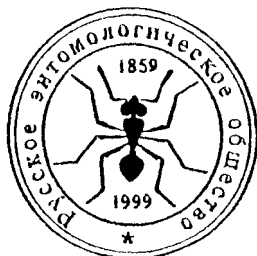


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО



Доклад
на пятьдесят втором
ежегодном чтении
памяти
Н. А. Холодковского
1 апреля 1999 г.

В. Г. Долин

**Значение личиночных признаков
и жилкования крыльев в
систематике Elateroidea
(Coleoptera)**

Санкт-Петербург
2000

Долин В. Г. Значение личиночных признаков и жилкования крыльев в систематике Elateroidea (Coleoptera). В серии: Чтения памяти Н.А. Холодковского. Доклад на пятьдесят втором ежегодном чтении 1 апреля 1999 г. СПб., 2000. 50 с.

Dolin V.G. A role of larval and wing venation characters in the systematics of Elateroidea (Coleoptera). Meetings in memory of N.A. Cholodkovsky. Lecture at the 52nd annual meeting, 1 April 1999. St-Petersburg, 2000. 50 p.

Редактор *С.Ю. Синёв*

По постановлению Президиума Российской академии наук ежегодно в первых числах апреля проводятся Чтения памяти выдающегося русского зоолога, почетного члена Русского энтомологического общества, профессора Николая Александровича Холодковского (1858-1921).

Настоящий выпуск содержит расширенное изложение доклада В.Г. Долина, выступившего на проводившихся 1 апреля 1999 г. 52-х Чтениях с сообщением о систематике жуков надсемейства Elateroidea. Доклад О.Г. Овчинниковой, посвященный обзору строения мускулатуры гениталий самцов двукрылых семейства Syrphidae, также представленный на этих Чтениях, публикуется отдельным выпуском.

© Зоологический институт РАН, 2000

© В.Г. Долин, 2000

В.Г. Долин

**Значение личиночных признаков и жилкования
крыльев в систематике Elateroidea (Coleoptera)**

Содержание

Введение.....	4
Материал и методика.....	7
Результаты.....	8
Дискуссия.....	10
Выводы.....	17
Описания новых таксонов.....	17
Summary.....	21
Литература.....	21
Рисунки.....	25

V.G. Dolin

**A role of larval and wing venation characters in the
systematics of Elateroidea (Coleoptera)**

Contents

Introduction.....	4
Material and methods.....	7
Results.....	8
Discussion.....	10
Conclusion.....	17
Descriptions of new taxa.....	17
Summary.....	21
References.....	21
Figures.....	25

Введение

Последние десятилетия характеризуются повышенным вниманием к разработке новых, а также критике существующих филогенетических схем и классификаций крупных таксонов насекомых. Для этого привлекаются различные методы оценки и математической обработки данных, включая методы кладистического анализа. Наибольший интерес проявлялся и проявляется к жесткокрылым, одному из крупнейших отрядов насекомых, огромную лепту в изучение систематики которых внес известнейший колеоптеролог Рой Кроусон, посвятивший разработке этих вопросов всю свою долгую жизнь.

Надсемейство *Elateroidea* принадлежит к одному из древнейших в подотряде *Polyphaga*, так как его истоки обнаруживаются уже в ранней юре. В последние десятилетия был опубликован целый ряд серьезных работ, посвященных детальным разработкам классификации отряда *Coleoptera* в целом и рассматриваемого надсемейства в частности (Crowson, 1955, 1967, 1971, 1973; Arnett, 1962; Долин, 1968, 1984; Lawrence, Newton, 1982, 1995; Lawrence, Britton, 1991; Lawrence et al., 1995). В некоторых из этих работ определилась тенденция объединения надсемейств в "линии", или серии. Лоренс и Ньютон (Lawrence, Newton, 1982, 1995) рассматривают *Elateroidea* в составе *Elateriformia*, куда, кроме *Buprestoidea*, они включают еще надсемейства *Scirtoidea* (= *Eucinetoidae*), *Byrrhoidea* и *Dascilloidea*, совершенно логично переставляя последнее из *Scarabaeiformia sensu* Crowson, 1971, в *Elateriformia sensu* Lawrence, 1988. Однако все еще преждевременно говорить о том, что к настоящему времени решены хотя бы основные вопросы систематики и филогении как самого семейства жуков-щелкунов, так и тем более всего надсемейства *Elateroidea*.

В состав *Elateroidea*, кроме жуков-щелкунов, обычно включают также семейства *Cebrionidae*, *Throscidae*, *Cerophytidae*, *Perothopidae* и *Eucnemidae*, а иногда еще и *Rhipiceridae* (Arnett, 1962). Семейство *Brachysectridae* отнесено Арнетом к *Cantharoidea*; в то же время Кроусон (Crowson, 1973) трактует *Elateroidea*, *Artematopodoidea* и *Cantharoidea* как представителей единого монофилума, а Лоренс

(Lawrence, 1988) вообще объединяет три этих надсемейства в одно - Elateroidea.

Как видим, по мнению разных авторов состав надсемейства Elateroidea весьма существенно отличается, причем на современном этапе развития кладистики в качестве доказательств той или иной точки зрения приводятся синапоморфии структур, набор которых обычно неодинаков. При этом выводы, к сожалению, основываются преимущественно на обобщении исследований лишь имагинальных признаков, поскольку личинки многих форм до настоящего времени остаются неизвестными, а известным должно внимание уделяется весьма редко. С другой стороны, когда анализируются личиночные признаки, упускаются из внимания некоторые принципиально важные структуры имаго. Примером может служить великолепная работа Бойтеля (Beutel, 1995), который провел детальный анализ наружного и внутреннего строения головы личинок ряда семейств Elateriformia и установил ряд синапоморфий, послуживших основанием для предположения о возможности рассмотрения Dryopoidea, Cantharoidea и Elateroidea в составе единого монофилума, что как будто бы совпадает с аргументированной ранее точкой зрения Кроусона (Crowson, 1972, 1973). Не противоречит это и выводам Лоренса и Ньютона (Lawrence, Newton, 1982), объединивших обоснованные Кроусоном надсемейства Armatopodoidea, Cantharoidea и Elateroidea в единое Elateroidea sensu lato, хотя в последней работе (Lawrence, Newton, 1995) Dryopoidea уже рассматриваются ими в составе Buryrhoidea. Монофилия перечисленных групп обосновывается комплексом общих имагинальных и личиночных признаков: у имаго - отсутствием мандибулярной моты, наличием поперечного метастерального шва, упрощенным складыванием крыла (при его наличии), присутствием 4 мальпигиевых сосудов (кроме семейств Armatopodidae и Brachypsectridae) и 8 брюшных дыхалец; у личинок - наличием крупных одиночных глазков по бокам головы, слиянием или редукцией верхней губы, отсутствием мандибулярной моты, образованием максиллолабиального комплекса и оральных волосяных фильтров. Исследования Бойтеля дополняют список общих признаков еще и сходным планом расположения мускулов в головной капсуле личинок.

К сожалению, поклонниками кладистики не учитывается тот факт, что так называемые "синапоморфии" могут носить адаптивный характер и возникать в аналогичных условиях независимо. В частности, эта возможность полностью игнорируется Бойтелем (Beutel, 1995), хотя им рассматриваются личиночные формы,

обитающие в одном и том же или в сходных субстратах (главным образом почва, частично подстилка и гнилая древесина). Следует также учитывать, что продолжительность жизни личинок элатероидных жуков и близких групп во много раз больше длительности жизни имаго, так что личиночные формы в деталях своего строения несут адаптационную нагрузку многократно большую, чем короткоживущие (2-4 недели) взрослые жуки. К тому же нельзя забывать, что традиционная кладистика не в состоянии объяснить и правильно оценить реверсии, регистрировать исчезнувшие признаки и наличие плезиоморфных признаков наряду с апоморфными (так называемую "гетеробатмию"), а также отразить явления вторичного и параллельного возникновения признаков. Все это может привести и приводит к ложным синапоморфиям.

Например, анализируя строение каудального сегмента личинок ряда семейств жесткокрылых методами традиционной кладистики, приходим к ложным синапоморфиям между Elateridae, Tenebrionidae, Cleridae и Chrysomelidae, или даже между Dilaridae (Neuroptera) и Cardiophorinae (Elateridae, Coleoptera) и т.д. В этом случае мы приближаемся к выводам профессора Ульрики Аспек, которая в своем докладе на последнем международном симпозиуме по энтомофауне Средней Европы в Базеле (Швейцария, 15-19 марта 1999) пришла к выводу о возможной монофилии Neuroptera и Coleoptera (непосредственно с Carabidae) на основании синапоморфий личиночных стадий. Кстати, общие черты строения ротового аппарата у жесткокрылых и сетчатокрылых отметил еще Снодграсс (Snodgrass, 1935).

Итак, согласно последнему обобщению современных представлений о классификации Elateroidea, сделанному Лоренсом и Ньютоном (Lawrence, Newton, 1995) в капитальном издании "Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera", посвященном 80-летию Роя Кроусона, состав этого надсемейства выглядит следующим образом:

- ARTEMATOPODIDAE Lacordaire, 1857 (=Artematopidae, +Eurypogonidae);
- BRACHYPSECTRIDAE Le Conte & Horn, 1883;
- CEROPHYTIDAE Latreille, 1834;
- EUCNEMIDAE Eschscholtz, 1829 (=Melasidae, +Perothopidae, +Phylloceridae);
- THROSCIDAE Laporte, 1840 (=Trixagidae);
- ELATERIDAE Leach, 1815 (+Cebriionidae, +Dicronychidae, +Lissomidae, +Balgidae);
- PLASTOCERIDAE Crowson, 1972;

и далее все семейства, входившие ранее в состав Cantharoidea до объединения их Лоренсом (Lawrence, 1988) с Elateroidea: Drilidae, Omalidae, Lycidae, Phengodidae, Lampyridae, Ometidae, Cantharidae.

Материал и методика

В ходе выполнения исследований были изучены коллекционные материалы Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), Института зоологии НАН Украины (Киев), а также музеев Базеля, Парижа, Мюнхена, Вены и Брюсселя. Руководителям означенных учреждений и их подразделений, профессору Г.С.Медведеву (Зоологический институт РАН), М.Бранкуччи (Dr. M.Brancucci, Naturhistorisches Museum Basel), К.Жирапу (Dr. Claude Girard, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris), М.Бэру (Dr. M.Baehr, Zoologische Staatssammlung München), Х.Шонманну (Dr. H.Schöhnmann, Naturhistorisches Museum Wien) и Ж.Кулсу (Jaques Cools, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles), а также доктору А.Г.Кирейчуку (Зоологический институт РАН) автор выражает глубокую благодарность за ценные советы и предоставление необходимого материала.

При выполнении работы были исследованы строение гениталий самцов и жилкование крыльев у представителей 216 родов Elateroidea, в том числе Artematopodidae (1), Brachypsectridae (1), Phylloceridae (2), Perothopidae (1), Cerophytidae (1), Eucnemidae (6), Plastoceridae (3), Throscidae (2), Elateridae (199, включая incertae sedis). Проведено также сравнение строения переднегрудного и среднегрудного сегментов у представителей различных семейств элатериформных жуков: Elateridae, Artematopodidae, Cebrionidae, Brachypsectridae, Plastoceridae, Dascillidae, Rhipiceridae, Callirhipidae, Lycidae, Cantharidae, Lampyridae, Byrrhidae, Dryopidae. На коллекционном материале и по опубликованным данным проанализирована морфология личинок представителей отдельных семейств, в том числе Artematopodidae, Brachypsectridae, Cebrionidae, Cerophytidae, Throscidae, Eucnemidae, Phylloceridae, Elateridae.

Препараты крыльев заливали между предметным и покровным стеклами канадским бальзамом, отпрепарированные гениталии самцов наклеивали на прозрачные пластинки клеем БФ-6. Номенклатура жилкования крыльев принята по Форбсу (Forbes, 1922).

Результаты

Даже первый внимательный взгляд на расположение жилок на крыльях жуков, отнесенных Лоренсом и Ньютоном (Lawrence, Newton, 1995) к группе *Elateriformia*, позволяет убедиться в принципиальном сходстве их жилкования и признать, что оно относится к одному типу (рис. 1-32, 93, 114). Жилкование крыльев является одним из самых стабильных признаков, которые в первую очередь следует учитывать при изучении родственных связей крупных таксонов и реконструкции филогении различных групп насекомых. Общими для всех элатериформных жуков являются степень развития и форма медиальной и кубитальной жилок, радиальной ячейки, разветвления жилки $1A$ (рис. 1). Отличия у разных крупных групп отмечаются в форме радиальной и в форме, а также наличии (рис. 4-9, 13-16, 19-21, 25-33) или отсутствии (рис. 1-3, 10-12, 17, 18) анальной ячейки, наличии и форме склеротизованных полей на вершине крыловой пластинки, расположении и форме изгибов 2-й кубитальной (CuP) и анальных жилок, в наличии или отсутствии и форме связей CuP и $1A_{1+2}$ с $1A_5$. Эти признаки служат основанием для группирования родов в трибы, подсемейства и семейства, значительно реже они могут быть характерны для некоторых "старых" родов.

По характеру жилкования крыльев: образованию петли CuP и форме анальной ячейки, - *Rhipiceridae* (рис. 28-30) имеют общие черты с *Artematopodidae* (рис. 93) и в несколько меньшей степени - с *Dascillidae* (рис. 31); при этом первое семейство рассматривается Лоренсом и Ньютоном (Lawrence, Newton, 1995) в составе *Dascilloidea*, а второе включено ими в состав *Elateroidea*. На первый взгляд, к *Elateridae* наиболее близки по жилкованию крыльев *Lampyridae* (рис. 21), однако здесь имеются принципиальные отличия: субкостальная жилка у жуков-светляков полностью сливается с радиальной в передней четверти крыла, а медиальная жилка сильно развита и доходит почти до места прикрепления крыла к мезотергиту. Характерные различия в анальной группе жилок проявляются у *Cerophytidae*, *Throscidae*, *Eucnemidae* (рис. 18, 23, 24), почти ничем не отличаются от *Elateridae* по жилкованию крыла *Phylloceridae*, *Perothopidae* и *Cebrionidae* (рис. 25-27).

Принципиальное сходство жилкования крыльев у семейств, объединяемых Лоренсом и Ньютоном в серию *Elateriformia*, может быть в какой-то степени свидетельством происхождения их от близких

таксонов, поскольку поразительное сходство в расположении жилок отмечается даже у ряда групп, морфологически далеко отстоящих от рассматриваемой серии, например у жуков-чернотелок рода *Tenebrio* L. (отсутствует лишь жилка $1A_5$ - рис. 33), а также у Cleridae и некоторых других. Таким образом, крыло жуков, как наиболее консервативная структура, несет в себе признаки жилкования анцестральных форм, если только в процессе эволюции оно не подвергалось редукции и преформации при возникновении мелких форм с последующим обратным развитием более крупных.

Сравнивая строение простернума и мезостернума у представителей различных семейств жуков-элатероидов, легко убедиться в том, что у групп со сходным типом жилкования крыла имеются резкие принципиальные отличия в морфологии передне- и среднегруди. Обращает на себя внимание мощное развитие переднегрудного выроста и соответствующей ему мезостеральной ямки у представителей всех семейств, традиционно объединяемых в надсемейство Elateroidea (Cebrionidae, Phylloceridae, Elateridae, Perothopidae, Eucnemidae, Throscidae, Plastoceridae - рис. 35-49), а также у Armatopodidae (рис. 50), Brachypsectridae (рис. 52) и некоторых групп с неясным статусом и систематическим положением (Anischinae, Eudicronychinae, Morostominae - рис. 42), и значительная или полная редукция этих структур у представителей семейств, ранее относимых к надсемейству Cantharoidea (Drilidae, Lycidae, Omalisidae, Phengodidae, Cantharidae, Lampyridae - рис. 62, 64, 68).

Не менее важным признаком Elateroidea в традиционном понимании является наличие у них шаровидных передних тазиков (рис. 34, 36, 38, 40, 44, 46), структуры, характерной для всех ископаемых форм элатероидных жуков и хорошо выраженной у мезозойского семейства Praelateriidae (Долин, 1973), сочетающего признаки Elateridae, Plastoceridae, Buprestidae и Eucnemidae (сильно крестообразно расширенный за передними тазиками срединный отросток переднегруди). У представителей трех семейств (Armatopodidae, Brachypsectridae, Plastoceridae) проплевры сбоку расщеплены и видны базикоксы, как у представителей типичных Cantharoidea (рис. 48, 50, 52), что позволяет рассматривать эти семейства как переходные от Elateroidea: Armatopodidae (рис. 50) - к Dascilloidea (рис. 60), Brachypsectridae (рис. 52) - к Vyrrhoidea (рис. 66), Plastoceridae (рис. 48) - к Cantharoidea (рис. 62, 64, 68).

Морфология полового аппарата самцов также обнаруживает различия между группами семейств, но разброс признаков в каждой

группе столь широк, что более рационально использовать их для разделения таксонов рангом ниже семейства. С одной стороны, сходство морфологии эдеагуса представителей разных семейств, например, Cebrionidae, Elateridae и Phylloceridae (рис. 72, 73-76, 89-91), явно контрастирует с ее различиями у представителей одного семейства Elateridae (ср. рис. 73-76 с 78-80), с другой - в строении эдеагуса некоторых других семейств отмечаются принципиальные отличия (ср. рис. 72, 74 с 83-88, 92).

Дискуссия

Вызывает серьезные сомнения правильность и обоснованность рассмотрения некоторых перечисленных в работе Лоренса и Ньютона (Lawrence, Newton, 1995) семейств, объединяемых ранее в надсемейство Cantharoidea (начиная с Drilidae, Omalidae, Lycidae и др. и кончая Lampyridae и Cantharidae), в составе Elateroidea, хотя не имеется никаких возражений против объединения их, наряду с надсемействами Scirtoidea (Eucinetidae), Dascilloidea и Byrrhoidea, в одну серию Elateriformia. Все представители серии имеют сходный тип жилкования крыльев и сходный общий план строения гениталий и личиночной стадии. В то же время представители Cantharoidea имеют иное, по сравнению с настоящими элатероидами, строение переднегруди и форму передних тазиков (рис. 62-69), а их личинки имеют либо серьезные отличия в строении максилло-лабиального комплекса, либо иное число члеников нижнегубных щупиков, либо иное, хотя и внешне сходное, строение нижней губы и т. д. Личинки жуков-элатероидов характеризуются 13-члениковым телом, иногда с дополнительной ложной сегментацией 1-8 брюшных сегментов, редукцией верхней губы с тенденцией к образованию так называемого "назале", 3-члениковыми антеннами и 4-члениковыми максиллярными щупиками.

Крыло представителей Elateroidea имеет хорошо выраженную радиальную ячейку (рис. 1-20), у некоторых групп незамкнутую (рис. 19-21), медиальная и кубитальная жилки перед краем крыла сливаются, вторая кубитальная жилка по меньшей мере на 1/4 своей длины не доходит до основания крыла (рис. 1-20), анальных жилок четыре (исключая мелкие формы с редуцированным жилкованием), 1А имеет две развитые ветви, 2А сплошная непересекаемая (рис. 1), анальная ячейка отсутствует, а если имеется, то всегда с широкой прямой

вершиной и, как правило, с выпрямленными боковыми сторонами (рис. 4-6, 13-20). Принципиальным же отличием подлинных элатероидов от всех близких групп является строение переднегруди, имеющей хорошо развитые задние углы, нерассеченные проплекры, четко выраженный простернальный отросток с выростом-зацепкой на внутренней стороне, которому соответствует среднегрудная ямка, а наиболее характерными признаками являются шаровидные тазики передней пары ног и уже отмеченное мезостернальное углубление (рис. 34-49). Последние два признака позволяют диагностировать все ископаемые формы жуков-элатероидов, начиная с границы триаса и юры. Мне кажется просто некорректным игнорировать наличие этих принципиально важных признаков при построении филогенетических систем и объединять в одно надсемейство как подлинных элатероидов, так и таксоны, характеризующиеся наличием конических выступающих передних тазиков, иным строением среднегруди и отсутствием мезостернальной ямки. Исходя из этих соображений, проанализируем состав надсемейства Elateroidea.

Личинка *Artematopodidae* элатероидного типа, "назале" отсутствует, но верхняя губа редуцирована, а строение нижней губы как у *Elateridae* (рис. 95, 97). По общему габитусу (склеротизованное уплощенно-цилиндрическое тело, наличие лобной пластинки и площадки каудального сегмента, а также анальной подпорки) личинка *Eurypogon niger* Melsh. сходна с таковой *Elateridae* (рис. 94-98). В то же время, жилкование крыла у *Macropogon pachyi* Fairm., благодаря неизвестному ранее у представителей *Elateroidea* изгибу 4A перед вершиной (рис. 93), весьма своеобразно, и несет некоторые черты сходства с *Rhipiceridae* - *Callirhipidae* (изгиб CuP и образование петли). Представители семейства отличаются совершенно своеобразной формой параметера эдеагуса (рис. 87), однако наличие мембранозной базальной пластинки сближает их с истинными элатероидами. Вследствие наличия видимой базикоксы (при шаровидном тазике) в вырезке проплекры и особенностей жилкования крыла, это семейство, если принимать систему надсемейств, предложенную Лоренсом и Ньютоном (Lawrence, Newton, 1995), следует рассматривать как связующее звено между *Elateroidea* и *Scirtoidea*.

Вполне оправданным кажется и включение в состав "истинных" элатероидов семейства *Brachypsectridae*, имеющего видимые базикоксы (рис. 52) и необычную морфологию личинки (рис. 115, 116), но типичное для элатерид строение ее максилло-лабиального комплекса (рис. 117) и среднегруди имаго (рис. 53). По-видимому, это семейство

также следует рассматривать как переходное.

Cerophytidae по всем основным признакам имаго и личинок, в том числе и по способности жуков к прыжкам из перевернутого состояния, также близко стоят к Elateridae, несмотря на ряд специфических признаков личинок (рис. 107-110), подчеркивающих обособленность этого весьма немногочисленного семейства.

Не возникает никакого сомнения в принадлежности семейств Throscidae и Eucnemidae к Elateroidea, однако трудно согласиться с объединением Phylloceridae и Perothopidae в качестве подсемейств в семействе Eucnemidae (Muona, 1993). Жилкование крыльев (рис. 26, 27) и своеобразное строение эдеагуса (ср. рис. 89-91 с 84-86) этих жуков значительно ближе к Elateridae, чем к Eucnemidae. Особенности строения личинок Phylloceridae, детально изученных Клаузитцером (Klausnitzer, 1997), заключаются как в сильно склеротизованных покровах, так и ином строении всего ротового аппарата и переднего края головы, а не только усиков и щупиков (рис. 118-121); их сходство с личинками настоящих Eucnemidae является достаточным основанием поддержания для Phylloceridae статуса самостоятельного семейства. Возможно, близких к предыдущему семейству по жилкованию крыльев Perothopidae следует рассматривать в качестве подсемейства именно в составе Phylloceridae, но отнюдь не в Eucnemidae. Окончательное решение о статусе Perothopidae может быть принято после изучения неизвестных пока личинок.

В отношении собственно жуков-щелкунов еще около 150 лет назад известный систематик жесткокрылых Лакордер (Lacordaire, 1857) отмечал, что "классификация семейства Elateridae представляет трудности, из которых не видно выхода". Впоследствии это мнение полностью разделяли крупнейшие специалисты-элатеридологи Кандез (Candeze, 1891) и Флетью (Fleutiaux, 1947). Заканчивающийся XX век характеризуется новыми подходами к вопросам классификации жуков-щелкунов, привлечением для решения её проблем личиночных признаков, строения гениталий, грудных отделов и жилкования крыльев. Примечательно, что предположение о значении личиночных признаков для систематики впервые было высказано почти 150 лет назад Перри (Perris, 1852), а затем поддержано Шиодте (Schiödte, 1870) и Хенриксоном (Henriksen, 1911), но первую логичную систему, основанную на признаках личиночных форм, построил Гислоп (Hyslop, 1917). В отличие от современного ему разделения семейства на 25-30 подсемейств, он выделил в мировой фауне 4 подсемейства с 14 трибами. В дальнейшем эта схема была использована Бевингом и

Креггедом (Böving, Craighead, 1931), а затем и Гленом (Glen, 1950). К подобным же выводам, исходя из наличия 4 основных морфотипов личинок жуков-щелкунов, самостоятельно пришел М.С. Гиляров (1942). Таким образом, к середине нашего столетия сформировались 2 системы Elateridae, имагинальная и личиночная. Это соответствовало общей тенденции тогдашней энтомологической науки, не только предполагавшей возможность существования имагинальных и личиночных систем, но и узаконившей такое положение путем официального издания серии монографических работ "Larven-systematik der Insekten". Алогизм ситуации, когда сосуществуют две самостоятельные классификации одной и той же группы организмов, основанные на признаках разных фаз развития, привел к необходимости создания синтетической системы семейства, построенной с учетом комплекса признаков как взрослой, так и личиночной стадии.

Попытку логически объединить обе системы и создать единую классификацию элатерид сделали одновременно Кроусон (Crowson, 1961) для мировой фауны и автор (Долин, 1961) для фауны Палеарктики. Кроусон выделил 6 подсемейств, соответствующих личиночным рядам по Гислопу: Pyrophorinae, Cardiophorinae, Elaterinae, Pityobiinae, Corymbitinae, Oestodinae. Долин выделил 5 подсемейств, обосновав объективность выделения подсемейства Negastrinae (Nakane, Kishii, 1956), но дав ему неправильное название Cryptohypninae; позднее он же (Долин, 1973) обосновал разделение семейства по комплексам личиночных и имагинальных признаков на 11 подсемейств, включая одно ископаемое и 10 рецентных. За пределами системы остались представители ряда родов со своеобразным строением генитального аппарата и жилкования крыльев, личиночные формы которых остаются до сих пор неизвестными (*Eudycronychus* Meq., *Anisomerus* Schw., *Tarsalgus* Cand., *Elatichrosis* Hyslop, *Plasonis* Schw., *Anischia* Fleut.).

Классификация семейства Elateridae из всех элатероидов наиболее подвержена изменениям. В последние десятилетия трудно назвать год, когда не была бы предложена очередная система семейства (Crowson, 1955, 1961; Nakane, Kishii, 1956; Долин, 1961, 1964, 1968, 1973а, 1975, 1978, 1982; Laurent, 1961, 1966; Ohira, 1962; Zacharuk, 1962; Гурьева, 1974, 1979; Stibick, 1979). При этом, однако, ни у одного из авторов не вызывало и не вызывает сомнений выделение ряда подсемейств, хотя состав и названия некоторых из них не всегда совпадают: Agyrpninae, Pityobiinae, Diminae, Oxynopterinae, Negastrinae, Tetralobinae, Athoinae (Denticollinae), Oestodinae

(Drapetinae), Cardiophorinae, Elaterinae.

Я полагаю, что нет никакой необходимости выделять отдельное подсемейство Semiotinae, поскольку эта группа жуков по многим признакам укладывается в диагноз подсемейства Охуптеринае и может рассматриваться в его составе в качестве трибы (Долин, 1975, 1982). Вполне возможно, что выделение Флетью (Fleutiaux, 1947) подсемейства Hemiorinae имеет под собой надежное основание, но окончательно этот вопрос может быть решен лишь после изучения неизвестной пока личинки этой группы. То же следует отнести и к Eudicronychinae (Dicronychinae), характеризующимся своеобразным строением эдеагуса (рис. 77-80), а также к Physodactylinae, Anischinae и Subprotelaterinae, которые по всем признакам, в том числе и по жилкованию крыльев, несомненно относятся к жукам-элатероидам, но возможно не все непосредственно к Elateridae.

Пока не известна личинка, трудно однозначно решить вопрос о месте в системе семейства Elateridae (и в целом в надсемействе) рода *Lissomus* Dalm., строение эдеагуса, переднегрудного сегмента и жилкование крыльев которого существенно отличаются от таковых *Drapetes* Redtb. и *Oestodes* Lec. (рис. 16, 45, 83).

На основании особенностей строения личинки и эдеагуса Cebrionidae следует рассматривать в качестве самостоятельного семейства. Крыло цебрионид имеет вполне элатероидное жилкование, лишь возвратно-радиальная жилка укорочена (рис. 16). В то же время строение головы и переднегруди их личинки принципиально отличается от строения этих отделов тела у личинок типичных жуков-щелкунов, особенно образованием развитого мембранозного мешка переднегрудного сегмента (рис. 99), наличие которого не отмечено до сих пор у личинок ни одной из групп жуков. Форма и строение широких уплощенных мандибул личинок цебрионид (рис. 100) также не имеют аналогов в других группах, тогда как строение каудального сегмента тела идентично таковому представителей рода *Elater* L.

Изучение личиночных признаков позволяет вносить коррективы в систему семейства Elateridae. До недавнего времени роды *Senodonia* Cast. и *Allotrius* Cast. рассматривали в составе подсемейства (трибы) Diminae, либо наоборот, роды *Dima* Charp., *Penia* Cast., *Czikia* Szomb. и др. включали в состав подсемейства (трибы) Allotriinae. В великолепной ревизии этого подсемейства Шиммель (Schimmel, 1996) рассматривает род *Senodonia* в составе Diminae, но жилкование крыльев и морфология личинок позволяют развести эти группы по разным подсемействам. Жилкование крыльев видов рода *Senodonia*

резко отличается от *Penia* и типично для подсемейства *Athoinae* (*Denticollinae*), причем совпадают даже расположение и форма склеротизованной площадки на вершине крыла (ср. рис. 7 и 9). Форма и строение головы личинок, особенно форма лобной пластинки (рис. 128), практически неотличимая от таковой у *Selatosomus* Steph., наряду со своеобразным строением каудального сегмента (рис. 130, 131), позволяют рассматривать эту группу в качестве отдельной трибы, *Senodoniini trib. nov.*, в составе подсемейства *Athoinae*.

В великолепной ревизии подсемейства *Агрурпинае*, выполненной фон Хайек (Hayek, 1973), многие таксоны родового ранга были существенно укрупнены. Однако, проведенный анализ личиночных признаков (рис. 132-137) свидетельствует о том, что род *Аграеус* Cand. должен быть выделен из состава рода *Аделоцера* Latr. в качестве самостоятельного, не только исходя из уникальной морфологии имаго, но и по особенностям морфологии личинки, имеющей две пары равно-великих склеротизованных анальных крючков - признака, не известного ранее у личинок *Агрурпинае* (рис. 135). Своеобразие морфологии личинки *Октокриптус* Cand. также указывает на особое положение этого рода в подсемействе (рис. 140-141). Строение ее каудального сегмента не имеет аналогов, и подобная структура до сих пор у личинок жуков-щелкунов не была известна.

Несколько обособленное место занимает группа родов, объединяемая в подсемейство *Валгинае* и рассматриваемая многими авторами в качестве отдельного семейства. К сожалению, эти жуки в натуре остались мне неизвестными, а признаки личинки (рис. 111-113), описанной Гарднером (Gardner, 1936), вследствие схематичности изображения не дают достаточных оснований для надежного установления статуса этого таксона, несомненно относящегося к истинным элатероидам.

Статус и состав подсемейства *Пластоцеринае* имеют дискуссионный характер. По имагинальным признакам этих жуков можно относить как к настоящим *Елатериде*, так и к отдельному семейству, поскольку в вырезке проплееры у них просматриваются базикоксы передних тазиков (рис. 48), но среднегрудка имеет типичное для истинных элатероидов строение (рис. 49). Лоренс и Ньютон (Lawrence, Newton, 1995), вслед за Кроусоном (Crowson, 1972), ограничили объем подсемейства одним родом *Пластоцерус* (= *Серопластус*), исключив из его состава всех представителей неарктической фауны (роды *Апластус* Lec., *Африкус* Lec. и *Еутизанус* Lec., а также южноамериканские виды рода *Пластоцерус*). Вместе с тем, виды всех перечисленных родов

морфологически весьма сходны с палеарктическим *Ceroplastus angulosus* Germ. и имеют практически аналогичное жилкование крыльев, очень сходное с таковым Athoipae (рис. 24), так что для разделения этих родов и прояснения родственных отношений потребуются дополнительная аргументация, в первую очередь изучение морфологии не известных пока личинок.

В это же подсемейство Флетью (Fleutiaux, 1910) включал и роды *Didymolophus* Fairm., *Diplophoenicus* Cand., *Pyrapractus* Fairm., *Morostoma* Cand., *Mocquerysia* Fleut., *Practapyrus* Fleut. и *Hemiopinus* Fairm., однако все они обладают своеобразным однотипным жилкованием крыльев с практически незамкнутой радиальной ячейкой (рис. 19, 20) и, подобно Tetralobinae, имеют щетинки на наружной стороне коготков и совершенно отличное от настоящих щелкунов строение эдеагуса, лишенного хитинизированной мембраны на базальной пластинке (рис. 81, 82). Статус этой группы элатероидов остается не вполне ясным, и разными авторами и в различных сочетаниях перечисленные роды относились либо к Elateridae, либо к Plastoceridae (Candeze, 1891; Fleutiaux, 1910; Schenkling, 1927). С нашей точки зрения, исходя из особенностей строения эдеагуса и жилкования крыльев, ее следует рассматривать как отдельное подсемейство *Morostominae subfam. nov.* Для четкого определения его места в системе элатероидных жуков необходимо изучение не известных пока личинок.

Таким образом, в надсемействе Elateroidea в настоящее время насчитывается 9 семейств (не считая ископаемого Praelateriidae): Artematopodidae, Cebrionidae, Plastoceridae (?), Elateridae, Phylloceridae, Brachypsectridae, Cerophytidae, Eucnemidae, Throscidae. Представители всех этих семейств обладают способностью шелкать и подпрыгивать (я не держал в руках только живых артематоподид, брахипсектрид и *Ceroplastus angulosus*). Другие включаемые иногда в состав надсемейства группы, начиная с Drilidae и кончая Cantharidae, не имеют развитых заостренных задних углов переднегрудного сегмента, характеризуются иным строением переднегруди с редуцированным отростком и коническими тазиками передних ног, лишены мезостеральной ямки и не способны подпрыгивать и шелкать, а их личинки имеют иное число члеников максиллярных щупиков, а также отличия в строении максилло-лабиального комплекса и ряда других морфологических структур.

Выводы

1. Группа семейств, начиная с Telegeusidae и кончая Cantharidae, рассматриваемая Лоренсом и Ньютоном в составе Elateroidea, по комплексу имагинальных и личиночных признаков должна быть выделена в отдельное надсемейство Cantharoidea.

2. Механическое применение кладистического анализа родственных отношений крупных таксонов уровня подсемейств, семейств и выше приводит к ложным синапоморфиям и неверному толкованию филогенетических связей.

3. При построении филогенетического древа плодотворным, с получением близких к объективным выводам, может быть использование синтетического подхода к анализу имагинальных и личиночных признаков, объединяющего позитивные стороны кладизма (лаконизм и точность терминологии и возможность манипулировать с таксонами различного уровня) с принципами традиционной классической систематики.

Описания новых таксонов

Семейство *Elateridae*
Подсемейство *Athoinae*

Триба *Senodoniini* Dolin, *tribus nov.*

Типовой род: *Senodonia* Castelnau, 1838.

Диагноз. Имаго. Тело уплощенное, сильно вытянутое, отношение длины к ширине 3.5-3.8 : 1. Передний край лба не окаймлен, наличник слит с ним без шва и лежит в одной плоскости с верхней губой. Надусиковые кили хорошо развиты. Простернальные швы простые, спереди замкнутые. Передние тазиковые впадины сзади открытые. Средние тазиковые впадины замкнуты при участии мезэпимера. Жилкование крыльев типичное для подсемейства *Athoinae* (рис. 7-9). Бедренные покрывки постепенно суживающиеся от середины к боковому краю. Членики лапок 2-4 с хорошо развитыми лопастиками. Коготки простые, гладкие, без дополнительных щетинок. Эдеагус обычного для подсемейства строения, параметры с

крючками. Половой диморфизм слабо выражен.

Личинка. Тело плоское, покровы равномерно склеротизованы, тергиты сегментов брюшка, начиная со второго, и все стерниты густо усажены мелкими шипиками. Мандибулы мощные, серповидные, с крупным срединным и часто с предвершинным зубцами. Лобные швы хорошо выражены, лобная пластинка лишь с 2 основными парами щетинок, 1-3 пары на ее переднем крае редуцированы. Дистальный конец второго членика усиков с одной крупной слабо приподнятой чувствительной папиллой. Престернит переднегрудного сегмента расчлененный (как у *Stenicerini*). Гипостерниты брюшных сегментов достигают половины длины сегментов. Площадка каудального сегмента плоская, ее боковые края мелкобугорчатые, урогомфы разветвленные. Стернит каудального сегмента занимает 4/5 его поверхности, по заднему краю несет сильно склеротизованные зубцы (рис. 128-131). Описание выполнено по личинке *Senodonia sculpticollis* (Fairm.).

Состав: *Senodonia* Cast., *Sossor* Cand.

Распространение: Юго-Восточная Азия.

Подсемейство *Morostominae* Dolin, *subfam. nov.*

Типовой род: *Morostoma* Candeze, 1879.

Диагноз. Имаго (самец). Тело стройное, вытянутое, отношение длины к ширине 3.3-3.8 : 1. Передний край лба не окаймлен, надусиковые кили не выражены. Наличник без шва, слит с передним краем лба и образует тупой угол с горизонтально расположенной верхней губой. Простернальные швы простые, спереди замкнутые. Передние тазиковые впадины сзади открытые. В замыкании средних тазиковых впадин принимают участие эпимер и эпистерн (рис. 42, 43). Крылья хорошо развиты, радиальная ячейка не замкнута (жилка R отсутствует полностью или сильно редуцирована), анальная ячейка имеется, жилка $1A_{1+2}$ соединена поперечной жилкой с $1A_5$ (рис. 19, 20). Бедренные покрывки постепенно сужаются к боковому краю. Членики лапок без лопастинок, коготки простые, наружная сторона коготков с несколькими щетинками в основной трети (как у *Tetralobinae*). Эдеагус оригинального строения (рис. 81, 82). Половой диморфизм сильно выражен, самки часто лишены крыльев, значительно крупнее самцов, с цилиндрическим телом.

Личинки не известны.

Состав: *Morostoma* Cand., *Parvistoma* Fleut., *Diplophoenicus*

Cand., *Didymolophus* Fairm., *Pyrapractus* Fairm., *Practapyrus* Fleut.,
Moquerisia Fleut., *Hemiopinus* Fairm.

Распространение: Мадагаскар.

Descriptions of new taxa

Family **Elateridae**

Subfamily **Athoinae**

Senodoniini Dolin, tribus nov.

Type-genus: *Senodonia* Castelnau, 1838.

Diagnosis. Imago (males). Body elongate, slender, subparallel-sided and moderately convex, length and width in ratio 3.5 - 3.8: 1. Frons flat, anterior edge of frons not bordered; clypeus merged with frons without suture, horizontal and subparallel to labrum. Overantennal keel well developed. Prosternal suture simple, closed anteriorly. Anterior coxal cavity open posteriorly, medial coxal cavity closed by mesosternum, meroepimeron and metasternum. Wing venation typical for Athoinae (Figs 7-9). Hind coxal plates gradually narrowed from middle to lateral edge. Tarsal joints 2-4 lamellate. Claws simple, smooth, without additional setae. Structure of aedeagus usual for Athoinae, lateral lobes of parameres hamate. Sexual dimorphism is poorly expressed.

Larvae. Body flat, integuments uniformly sclerotized, tergites from second abdominal segment, pleurites and sternites from first segment densely covered with fine spines. Mandibles massive, falciform, with large retinaculum and massive preapical additional tooth. Frontal sutures well expressed; frontoclypeal area with only 2 basic pairs of setae, first - third pairs on its anterior edge reduced. Distal apex of second antennal joint with one large slightly raised sensory papilla. Presternum of pronotum divided into 3 sclerites (as in Ctenicerini). Marginal keel on abdominal tergites absent. Hyposternites of the abdominal segments up to half of these segments length. 9th abdominal segment flat, its lateral edges finely tuberculated, urogomphi branched. 9th sternit occupies 4/5 of the segment surface with strongly sclerotized teeth on the posterior edge (Figs 128-131).

Description is based on larva of *Senodonia sculpticollis* (Fairm.).

Composition: *Senodonia* Cast., *Sossor* Cand.

Distribution: South East Asia.

Morostominae Dolin, subfam. nov.

Type-genus: *Morostoma* Candeze, 1879.

Diagnosis. Imago (males). Body slender, elongated, length and width in ratio 3.3 - 3.8: 1. Anterior edge of frons not bordered, subantennal keel not expressed. Clypeus merged with anterior edge of frons without any sutures and formed a blunt angle with horizontally stretched labrum. Prosternal sutures simple, closed anteriorly. Anterior coxal cavities opened posteriorly. The medial coxal cavities closed by mesosternum, mesoepimeron, mesoepisternum and metasternum (Figs 42, 43). Wings well developed, wing venation similar to Athoinae-type. Radial cell in some genera opened, R completely absent or strongly reduced (*Diplophoenicus*, *Didymolophus*, *Mocquerysia*), in some genera radial cell closed (*Hemiopinus*), and wing lacks the sclerotized area (stripe) on its apex (*Morostoma*); anal cell present, vein $1A_{1+2}$ connected with $1A_5$ (Figs 19, 20). Basal plate of hind coxa gradually narrowed to lateral edge. Tarsal joints not lamellated, claws simple, outer surface of claws with several setae on its basal third (as in Tetralobinae). Aedeagus of original structure (Figs 81, 82). Sexual dimorphism is strongly expressed: females in some genera with wings reduced or absent, much larger than males, with massive cylindrical body.

Larvae unknown.

Composition: *Morostoma* Cand., *Diplophoenicus* Cand., *Parvistoma* Fleut., *Pyrapractus* Fairm., *Didymolophus* Fairm., *Practapyrus* Fleut., *Mocquerysia* Fleut., *Hemiopinus* Fairm.

Distribution: Madagascar.

Note. For precise definition of the status and systematic position of this group of elateroid beetles the study of still unknown larvae is necessary.

Summary

A formal application of the cladistic method for relationships analysis of the higher taxa (subfamily and above levels) rather often resulted in false synapomorphies and erroneous interpretation of the phylogenetic relations.

The use of larval and imaginal characters seems to be the most productive way toward phylogenetic tree objective conclusions which integrates positive aspects of both cladism (conciseness, exact terminology and manipulatory possibilities with different level taxa), and the principles of classical systematics.

The composition of Elateroidea superfamily is discussed. On the base of both imaginal and larval characters Elateroidea and Cantharoidea are considered to be a separate superfamilies, and a new tribe Senodoniini in the subfamily Athoinae (=Denticollinae) and a new subfamily Morostomini are established. The genus *Agraeus* Cand. (Agrypninae) is resurrected from synonymy of *Adelocera* Latr. because of its special larval characters.

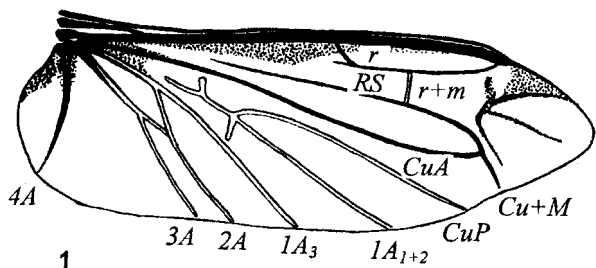
Литература

- Гиляров М.С. 1942. О причинах дивергентной эволюции обитающих в почве личинок шелкунов // Докл. АН СССР, 36, 8 : 268-270.
- Гурьева Е.Л. 1974. Строение грудного отдела жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae) и значение его признаков для системы семейства // Энтомол. обозр., 53, 1 : 96-113.
- Гурьева Е.Л. 1979. Жуки-шелкуны (Elateridae). Подсемейство Elaterinae. Трибы Megapenthini, Physorhinini, Ampedini, Elaterini, Potachiliini. Л., Наука. 452 с.
- Долин В.Г. 1961. Личинки жуков-шелкунов Украинской ССР [Автореф. канд. дисс.]. Киев. 16 с.
- Долин В.Г. 1964. Личинки жуков-шелкунов (проволочники) европейской части СССР. Киев, Урожай. 206 с.
- (Долин В.Г. 1968) Dolin W.G. Neue Vorstellungen über die Phylogenie und Systematik von Elateridae (Col.) // XIII Int. Kongr. Entomol. Zusammenfassung der Vorträge. Moskwa, Nauka : 64.

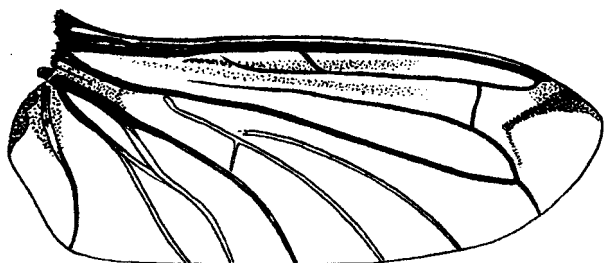
- Долин В.Г. 1973а. Жуки-щелкуны (*Elateridae*, *Coleoptera*). Морфология, экология, систематика, филогения, хозяйственное значение, меры борьбы [Автореф. докт. дисс.]. Киев. 44 с.
- Долин В.Г. 1973б. Ископаемые формы жуков-щелкунов (*Coleoptera*, *Elateridae*) из нижней горы Средней Азии // *Фауна и биология насекомых Молдавии*. Кишинев, Штиинца : 71-82.
- Долин В.Г. 1975. Жилкование крыльев жуков-щелкунов (*Coleoptera*, *Elateridae*) и его значение для систематики семейства // *Зоол. журн.*, 54, 11 : 1618-1633.
- Долин В.Г. 1978. Филогения жуков-щелкунов (*Coleoptera*, *Elateridae*) // *Вестн. зоол.*, 3 : 3-12.
- Долин В.Г. 1982. Жуки-ковалики. *Агриніни, Негастрийни, Диміни, Атоїни, Естодіни*. Київ, Наукова Думка. 285 с.
- Долин В.Г. 1984. Филогения и классификация надсемейства *Elate-roidea* (*Coleoptera*) // *IX съезд Всесоюзн. энтомол. о-ва*. Тез. докл., ч. 1. Киев, Наукова Думка : 145.
- Мамаев Б.М. 1976. Морфотипы личинок древоедов (*Coleoptera*, *Eucnemidae*) и их эволюционное значение // *Эволюционная морфология личинок насекомых*. Москва, Наука : 136-155.
- Мамаев Б.М. 1979. Морфология личинки *Cerophytum elateroides* Latr. и филогенетические связи семейства *Cerophytidae* (*Coleoptera*) // *Докл. АН СССР (зоол.)*, 238 : 1007-1008.
- Arnett R.H. 1962. Beetles of the United States, Fascicle 46, Elateroidea // Washington, Catholic Univ. of America Press : 491-533.
- Beutel R.G. 1995. Phylogenetic analysis of Elateriformia (*Coleoptera*: Polyphaga) based on larval characters // *J. Zool. Syst. Evol. Res*, 33 : 135-171.
- Blair K.G. 1930. *Brachypsectra*, Lec. - the solution of an entomological enigma // *Trans. Ent.Soc. London*, 78, 1 : 45-50.
- Böving A.G., Craighead F.C. 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the *Coleoptera* // *Entomol. Amer.(N.S.)*, 11 : 1-351.
- Candeze E. 1891. *Catalogue methodique des Elaterides connus en 1890*. T.1. Liege. XII + 246 p.
- Crowson R. 1955. *The natural classification of the families of Coleoptera*. London, N. Lloyd. 187 p.
- Crowson R. 1961. On some new characters of classificatory importance in adults of *Elateridae* (*Coleoptera*) // *Entomol. Monthl. Mag.*, 99 : 158-161.

- Crowson R. 1967.** On the systematic position of the genus *Cerocosmus* Gemm. (Coleoptera) // *Proc. Roy. Entomol. Soc. London (B)*, 1967: 36-99.
- Crowson R. 1971.** Observation of the superfamily Dascilloidea (Coleoptera, Polyphaga), with the inclusion of Carumiidae and Rhipiceridae // *Zool. J. Linn. Soc.*, 50 : 11-19.
- Crowson R. 1973.** A new superfamily Artematopoidea of polyphagan beetles with the definition of the new fossil genera from the Baltic amber // *J. Nat. Hist.*, 7 : 225-238.
- Fleutiaux E. 1910.** Note sur les genera *Morostoma* et *Phyllocerus* (Col.) // *Bull. Soc. Entomol. France*, 1910 : 111.
- Fleutiaux E. 1947.** Revision des Elaterides (Coleoptera) de l'Indo-Chine française // *Notes d'Entomol. Chinoise*, 11, 8 : 225-420.
- Forbes T.M. 1922.** The wing-venation of the *Coleoptera* // *Ann. Entomol. Soc. America*, 15 : 328-345, pl.29-35.
- Gardner J.M. 1936.** A larva of the subfamily Balignae (Col., Elateridae) // *Proc. Roy. Entomol. Soc. London*, 5, 1 : 3-5.
- Glen R. 1950.** Larvae of the elaterid beetles of the tribe Lepturoidini (Coleoptera, Elateridae) // *Smithson. Misc. Publ.*, 111, 11 : 1-246, pl. 1-40.
- Hayek C.M.F., von. 1973.** A reclassification of the subfamily Agrypninae (Coleoptera, Elateridae) // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Entomol.)*, Suppl. 20 : 1-309.
- Henriksen K.L. 1911.** Oversigt over danske Elateridae larvars // *Entomol. Medd.*, 4 : 225-331.
- Hyslop J.A. 1917.** The phylogeny of the Elateridae based on larval characters // *Ann. Entomol. Soc. America*, 10 : 343-397.
- Klausnitzer B. 1997.** Zur Kenntnis der Larve von *Phyllocerus* Lapeletier & Serville (Coleoptera, Eucnemidae, Phyllocerinae) // *Ber. Nat.-Med. Ver. Innsbruck*, 84 : 371-378.
- Lacordaire J.T. 1857.** *Histoire naturelle des Insectes. Genera des Coleopteres*, 4. Paris. 554 p.
- Laurent L. 1961.** Sur la suture meso-metasternale chez les Elateridae (Coleoptera) // *Bull. Soc. Roy. Liege*, 1-2 : 68-71.
- Laurent L. 1966.** Denticollinae, Pleonominiae, Athoomorphinae de la region Aethiopienne (Coleoptera, Elateridae) // *Bull. Soc. Roy. Liege*, 35 : 801-821.
- Lawrence J.F. 1988.** Rhinorhipidae, a new beetle family from Australia, with comments on the phylogeny of Elateriformia // *Invertebrate Taxonomy*, 2 (1987) : 1-53.

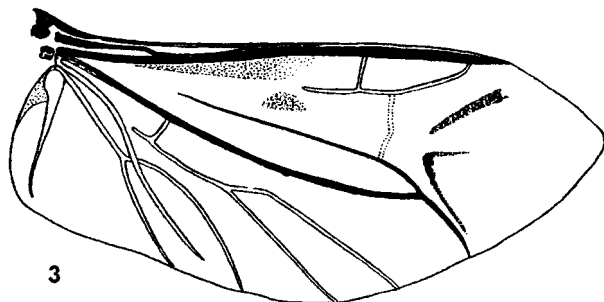
- Lawrence J.F., Britton E.B. 1991.** Coleoptera (Beetles) // *The Insects of Australia*. 2. A text book for students and research workers. 2nd ed. Ithaca / London, Cornell Univ. Press : 543-683.
- Lawrence J.F., Newton A.F. 1982.** Evolution and classification of beetles // *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **13** : 261-290.
- Lawrence J.F., Newton A.F. 1995.** Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family group names) // *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera*. 1. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy Crowson. Warszawa : 779-1006.
- Muona J. 1993.** Review of the phylogeny, classification and biology of the family Eucnemidae (Coleoptera) // *Entomologica*, **Suppl. 44** : 1-133.
- Nakane T., Kishii T. 1956.** On the subfamilies of Elateridae from Japan (Coleoptera) // *Kontyu*, **24**, **4** : 201-206.
- Ohira H. 1962.** *Morphological and taxonomic study on the larvae of Elateridae in Japan (Coleoptera)*. Okazaki City, Aichi Gakugei Univ. 179 p., 61 pls.
- Perris E. 1854.** Histoire des insectes du pin maritime. 1. Coleopteres // *Ann. Soc. Entomol. France*, **3**, **1** (1852) : 189-198.
- Schenkling S. 1927.** Elateridae // **W. Yunk. (Ed.)** *Coleopterorum Catalogus*. Berlin. 636 S.
- Schimmel R. 1996.** Das Monophylum Diminae Candeze, 1863 (Insekta: Coleoptera: Elateridae) // *Pollichia-Buch*, Bad Dürkheim, **33** : 1-227+502 Figs.
- Schiödte J.C. 1870.** De metamorphosi Eleutheratorum // *Naturhist. Tidskr.*, **3**, **6** : 467-536.
- Snodgrass R.E. 1935.** *Principles of insect morphology*. Ithaca/London, Cornell Univ. Press. 667 p.
- Stibick J.N.L. 1979.** Classification of the Elateridae (Coleoptera). Relationships and Classification of the Subfamilies and Tribes // *Pacific Insects*, **20**, **2-3** : 145-186.
- Zacharuk R.Y. 1962.** Some new larval characters for the classification of Elateridae (Coleoptera) into major groups // *Proc. Roy. Entomol. Soc. London (B)*, **31**, **3-4** : 24-32.



1



2



3

Рис. 1-3. Жилкование крыльев Elateridae.
 1 - Агрупниновые, *Chalcolepidius limbatus* Esch.;
 2 - Тетралобинные, *Tetralobus flabellicornis* (L.);
 3 - Кардиофоринные, *Aptopus pruinosus* (Er.).

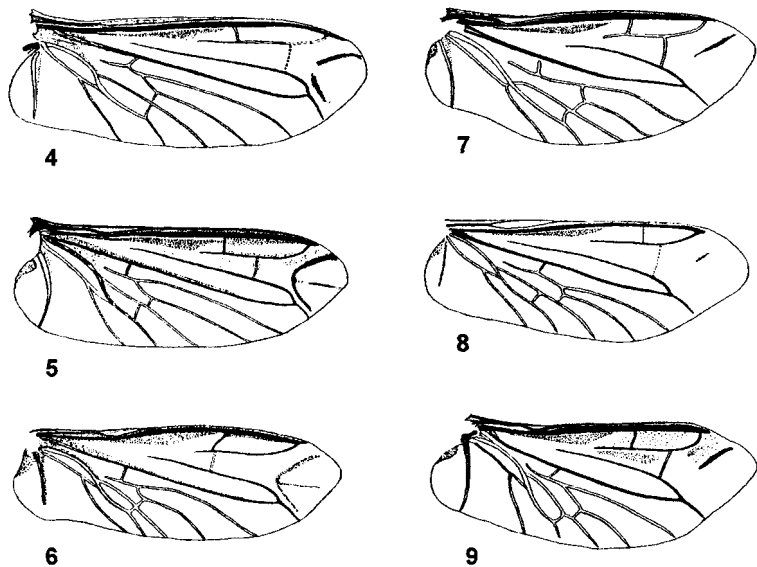
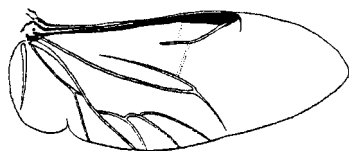
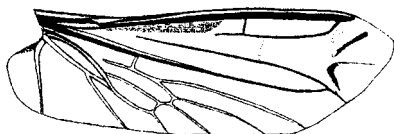


Рис. 4-9. Жилкование крыльев Elateridae.

- 4 - Pityobiinae, *Pityobius anguinus* Lec.;
- 5 - Elaterinae, *Elater ferrugineus* L.;
- 6 - Hemiopinae (?), *Hemiops flava* Cast.;
- 7 - Athoinae, *Selatosomus aeneus* (L.);
- 8 - Athoinae, Pleonomini, *Pleonomus tereticollis* Sem.;
- 9 - Athoinae, Senodoniini tribus nov., *Senodonia sculpticollis* Fairm.



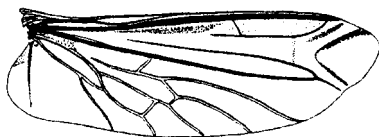
10



13



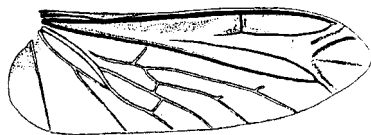
11



14



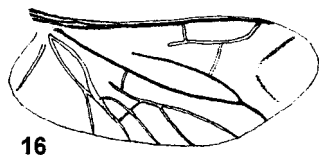
12



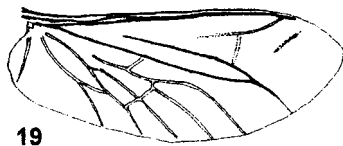
15

Рис. 10-15. Жилкование крыльев Elateridae.

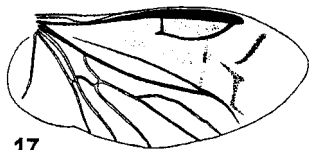
- 10 - Negastrinae, *Zorochrus alysidotus* Kiesw.;
11 - Negastrinae, *Arhaphes minusculus* Cand.;
12 - Negastrinae, *Oedostethus femoralis* Lec.;
13 - Incertae sedis, *Plasonis illita* Cand.;
14 - Incertae sedis, *Elatichrosis trisulcata* (Er.);
15 - Incertae sedis, *Anisomerus haquardi* Cand.



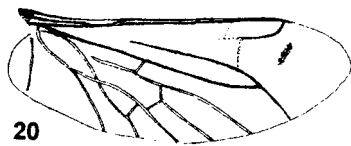
16



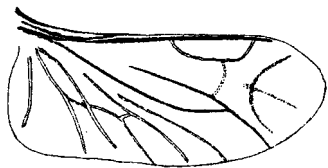
19



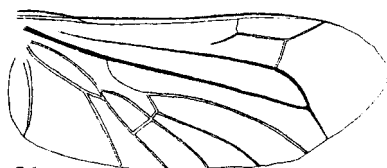
17



20



18



21

Рис. 16-21. Жилкование крыльев Coleoptera.

- 16 - Throscidae, Lissominae, *Lissomus* sp. (Перу);
17 - Eucnemidae, Melasinae, *Dirhagus lepidus* (Rosenh.);
18 - Eucnemidae, Eucneminae, *Fornax* sp. (Кения);
19 - Elateridae (?), Morostominae **subfam. nov.**, *Diplophoenicus* sp.n.;
20 - Elateridae (?), Morostominae **subfam. nov.**, *Didymolophus* sp.;
21 - Lampyridae, *Luciola mingrelica* Mén.

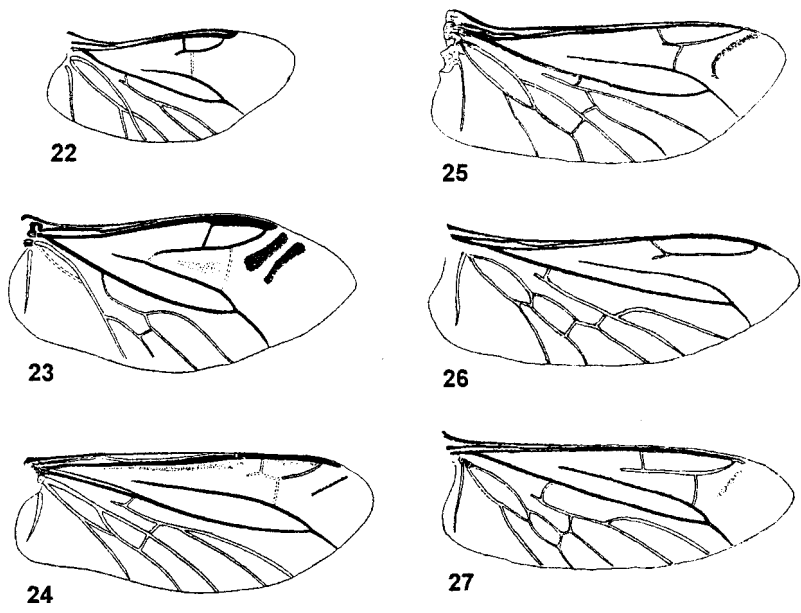
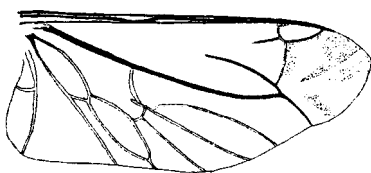


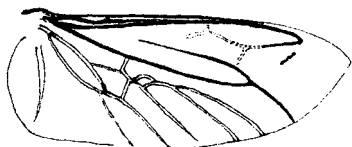
Рис. 22-27. Жилкование крыльев Coleoptera.
 22 - Elateridae, Oestodinae, *Drapethes biguttatus* Pill.;
 23 - Cerophytidae, *Cerophytum elateroides* Latr.;
 24 - Plastoceridae, *Ceroplastus angulosus* Germ.;
 25 - Cebriionidae, *Cebrio superbus* Dav.;
 26 - Phylloceridae, *Phyllocerus elateroides* Mén.;
 27 - Perothopidae, *Perothops mucida* Say.



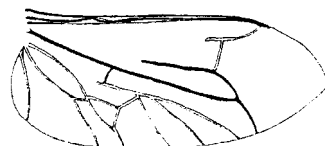
28



31



29



32



30



33

Рис. 28-33. Жилкование крыльев Coleoptera.

28 - Callirhipidae, *Callirhipis fulvula dejeani* Lap.;

29 - Callirhipidae, *Zenoa brunnea picea* Fairm.;

30 - Rhipiceridae, *Rhipicera marginata* Latr.;

31 - Dascillidae, *Dascillus cervinus* (L.);

32 - Dryopidae, *Dryops auriculatus* Geoffr.;

33 - Tenebrionidae, *Tenebrio molitor* L.

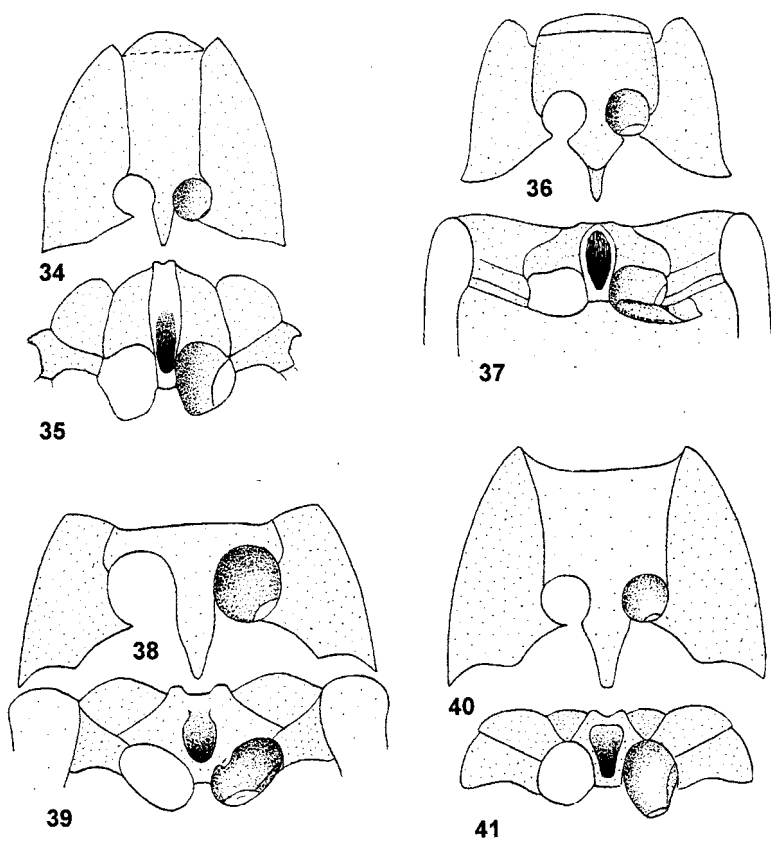


Рис. 34-41. Строение простернума и мезостернума Elateroidea.

34, 35 - Elateridae, *Athous* sp.;

36, 37 - Cerophytidae, *Cerophytum elateroides* Latr.;

38, 39 - Cebriionidae, *Cebrio superbus* Dav.;

40, 41 - Phylloceridae, *Phyllocerus nigripennis* Mann.

(34, 36, 38, 40 - простернум; 35, 37, 39, 41 - мезостернум).

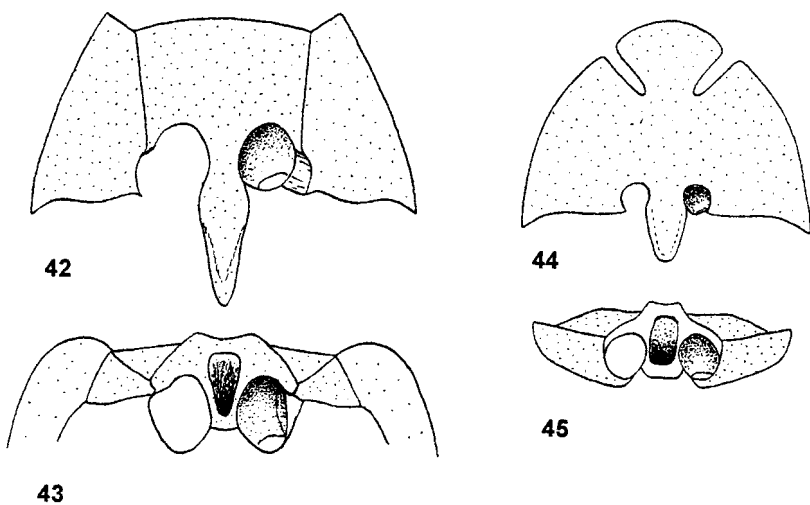
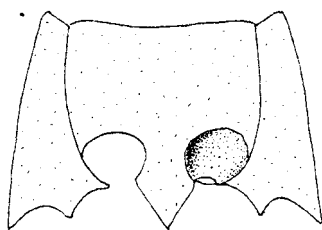
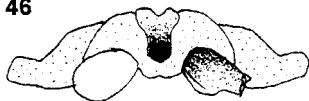


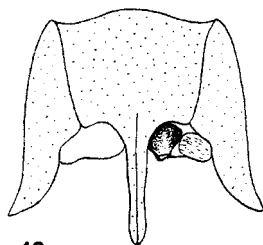
Рис. 42-45. Строение простернума и мезостернума Elateroidea.
 42, 43 - Elateridae (?), Morostominae **subfam. nov.**, *Diplophoenicus* sp.;
 44, 45 - Throscidae, *Lissomus* sp.
 (42, 44 - простернум; 43, 45 - метастернум).



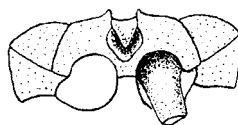
46



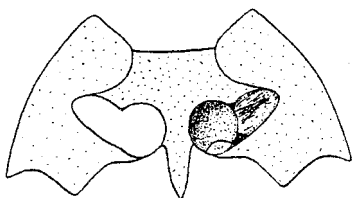
47



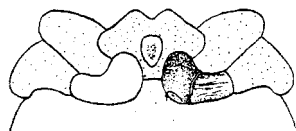
48



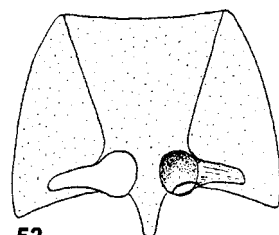
49



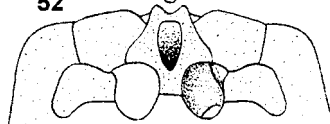
50



51



52



53

Рис. 46-53. Строение простернума и мезостернума Elateroidea.

46, 47 - Eucnemidae, *Fornax* sp.;

48, 49 - Plastoceridae, *Ceroplastus angulosus* Germ.;

50, 51 - Artematopodidae, *Macropogon pachyi* Fairm. (Гонг-Конг);

52, 53 - Brachypsectridae, *Brachypsectra fulva* Lec.

(46, 48, 50, 52 - простернум; 47, 49, 51, 53 - метастернум).

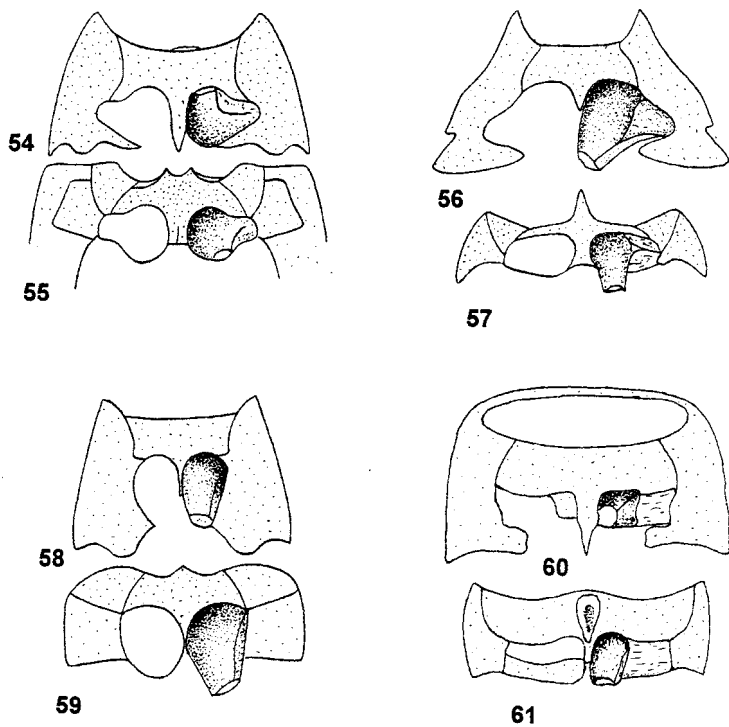


Рис. 54-61. Строение простернума и мезостернума Elateriformia.

54, 55 - Callirhipidae, *Callirhipis fulvula dejeani* Lap.;

56, 57 - Rhipiceridae, *Sandalus segnis* Lap.;

58, 59 - Callirhipidae, *Zenoa brunnea picea* Fairm.;

60, 61 - Dascillidae, *Dascillus cervinus* L.

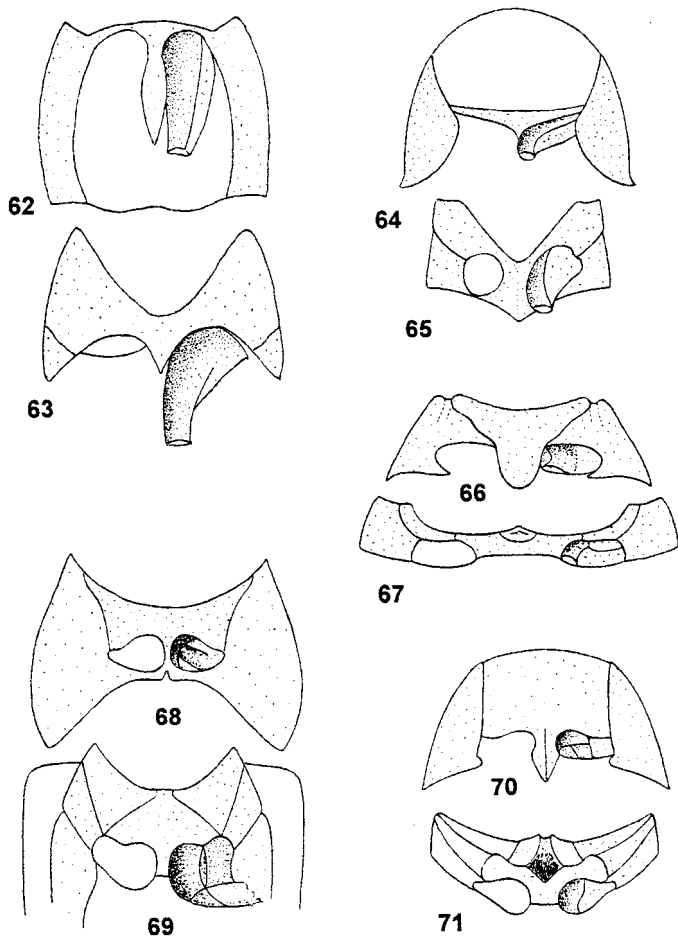


Рис. 62-71. Строение простернума и мезостернума жуков Elateriformia.

62, 63 - Cantharidae, *Rhagonycha testacea* (L.);

64, 65 - Lampyridae, *Lampyrus noctiluca* L.;

66, 67 - Byrrhidae, *Byrrhus pilula* L.;

68, 69 - Lycidae, Gen. sp. (Карпаты);

70, 71 - Dryopidae, *Dryops auriculatus* Geoffr.

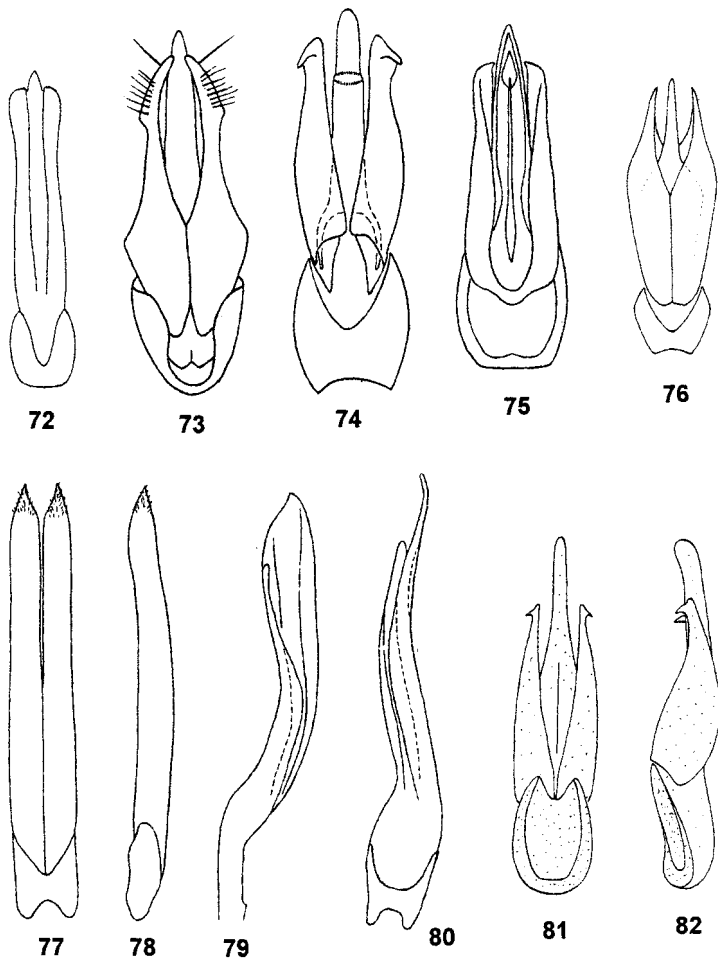


Рис. 72-82. Формы эдеагуса Elateroidea.

72 - Cebriionidae, *Cebrio superbus* Dav.;

73-76 - Elateridae:

73 - *Alaus parreysii* Stev.;

74 - *Agriotes sericatus* Schw.;

75 - *Pleonomus tereticollis* Sem.;

76 - *Cardiophorus terskeyensis* Doin.;

77-82 - Elateridae incertae sedis:

77, 78 - Eudicronychinae, *Anisomerus hacquardi* Cand.;

79, 80 - Eudicronychinae, *Eudicronychus flabellicornis* Fairm.;

81, 82 - Morostominae subfam. nov., *Diplophoenicus* sp.

(77, 79, 81 - вид сверху; 78, 80, 82 - сбоку).

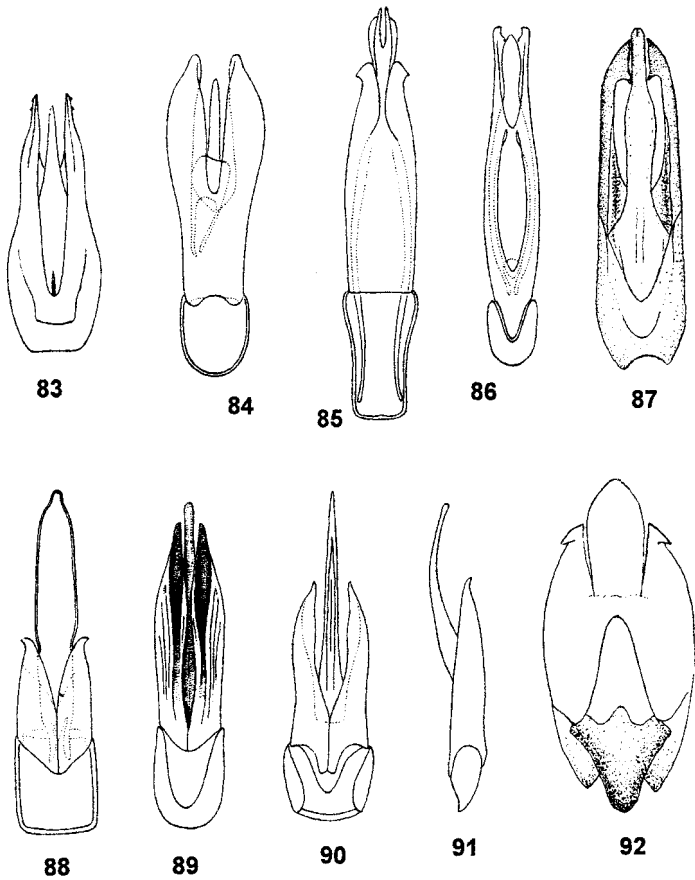


Рис. 83-92. Формы эдеагуса Elateroidea.

- 83 - Throscidae, *Lissomus* sp.;
 84-86 - Eucnemidae (по: Муона, 1993):
 84 - *Myal maroo* Muona;
 85 - *Fornax* sp.;
 86 - *Dendrocharis bombycina* Guer.- Men.;
 87 - Armatopodidae, *Macropogon pachyi* Fairm.;
 88 - Perothopidae, *Perothops mucida* (Say) (по: Muona, 1993);
 89-91 - Phylloceridae:
 89 - *Phyllocerus elateroides* Mén.;
 90, 91 - *Phyllocerus ghilarovi* Gur. et Valiachm.;
 92 - Cerophytidae, *Cerophytum elateroides* Latr.

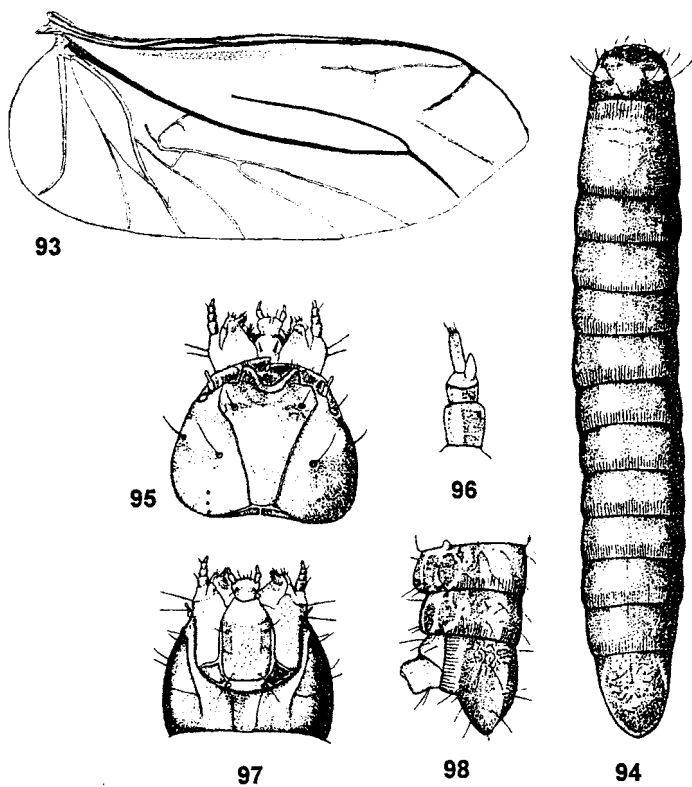
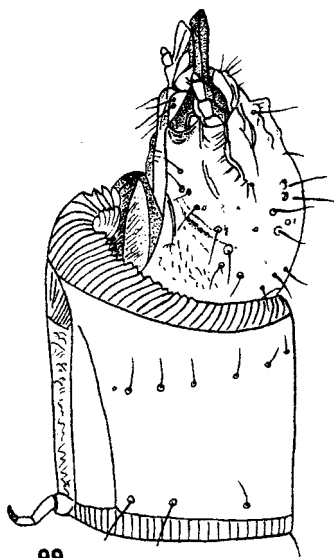
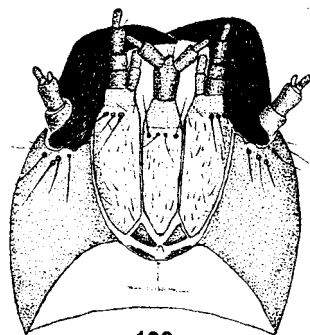


Рис. 93-98. Морфология Argematoropodidae.

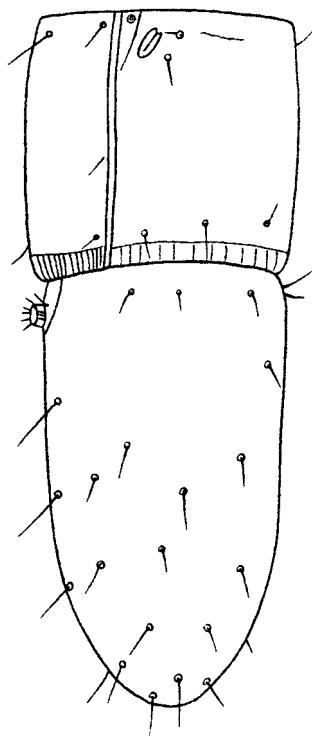
93 - имаго, жилкование крыла; 94-98 - личинка: 94 - общий вид, сверху; 95 - голова, сверху; 96 - усик; 97 - голова, снизу; 98 - три последних членика брюшка, сбоку.



99



100



101

Рис. 99-101. Детали строения личинки Cebrenionidae.
 99 - голова и первый грудной сегмент, сбоку; 100 - голова, снизу; 101 - последний и предпоследний сегменты брюшка, сбоку.

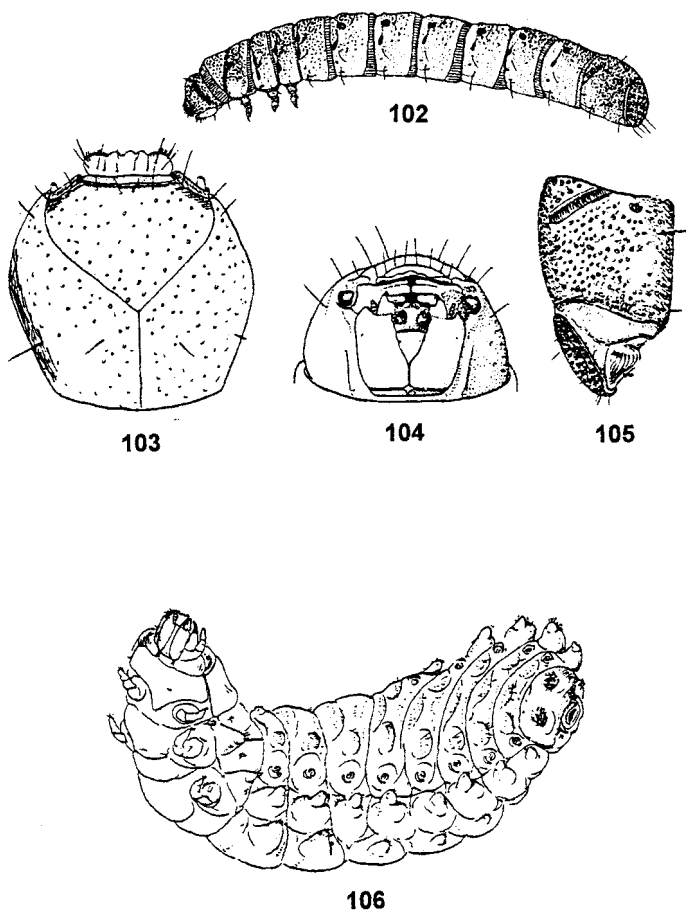


Рис. 102-106. Детали строения личинок Elateriformia (по: Böving, Craighead, 1931).

102-105 - Callirhipidae, *Zenoa* sp.; 106 - Drilidae, *Drilus* sp.

(102, 106 - общий вид, сбоку; 103, 104 - голова: 103 - сверху, 104 - снизу; 105 - последний и предпоследний сегменты брюшка, сбоку).

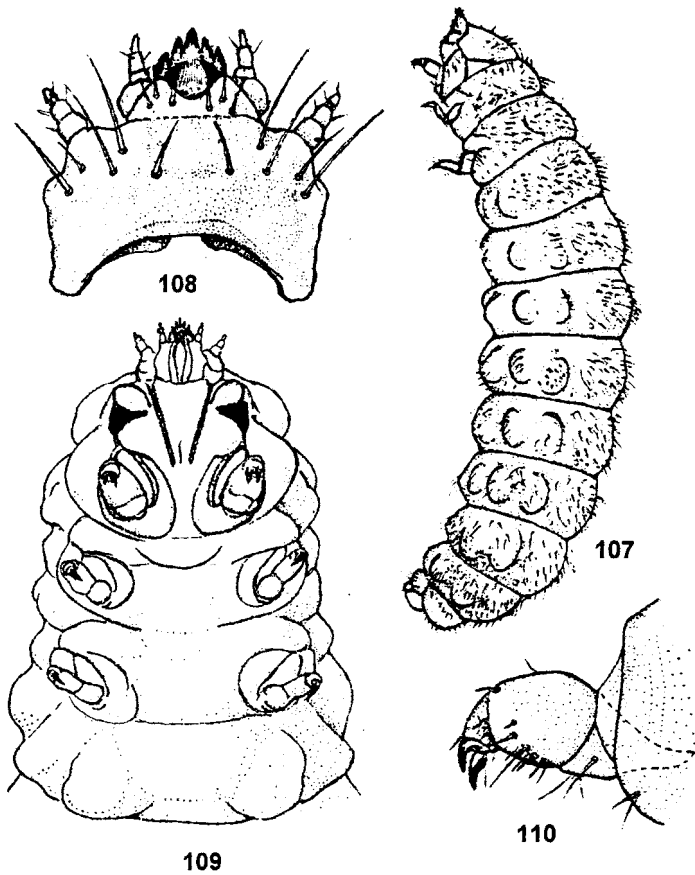


Рис. 107-110. Детали строения личинки *Cerophytum elateroides* Latr.
(Cerophytidae) (по: Мамаев, 1978).
107 - общий вид, сбоку; 108 - голова, сверху; 109 - передний конец тела, снизу;
110 - нога.

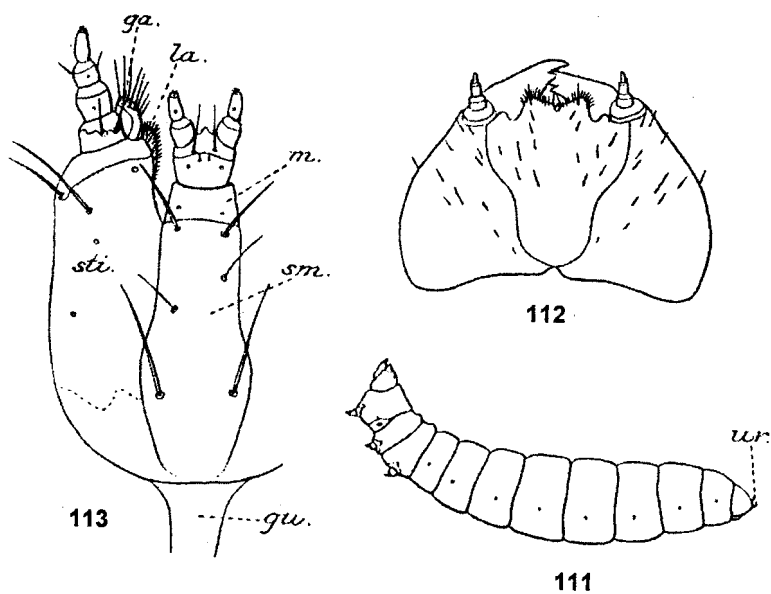
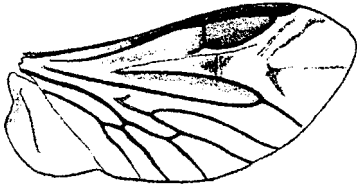
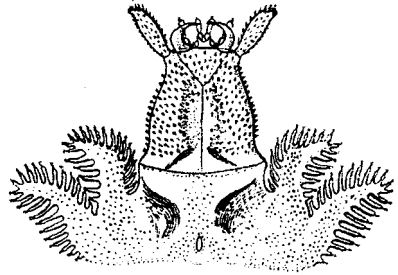


Рис. 111-113. Детали строения личинки *Cussolenis mutabilis* Bonv.
 (Elateridae, Balginae) (по: Gardner, 1932).

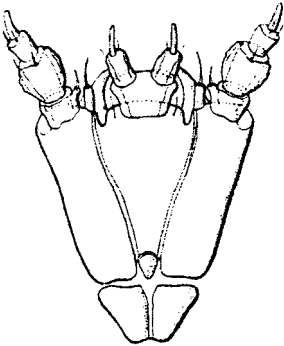
111 - общий вид, сбоку; 112, 113 - голова: 112 - сверху, 113 - снизу.



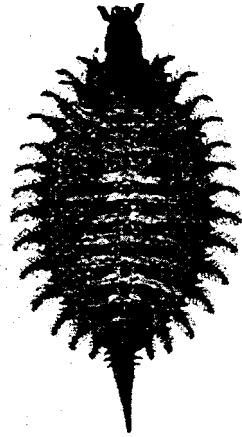
114



116



117



115

Рис. 114-117. Морфология Brachypsectridae.
114 - имаго, жилкование крыла, 115-117 - личинка *Brachypsectra fulva* Lec. (по: Blair, 1930): 115 - общий вид, сверху; 116 - голова и переднегрудной сегмент, сверху; 117 - голова, снизу.

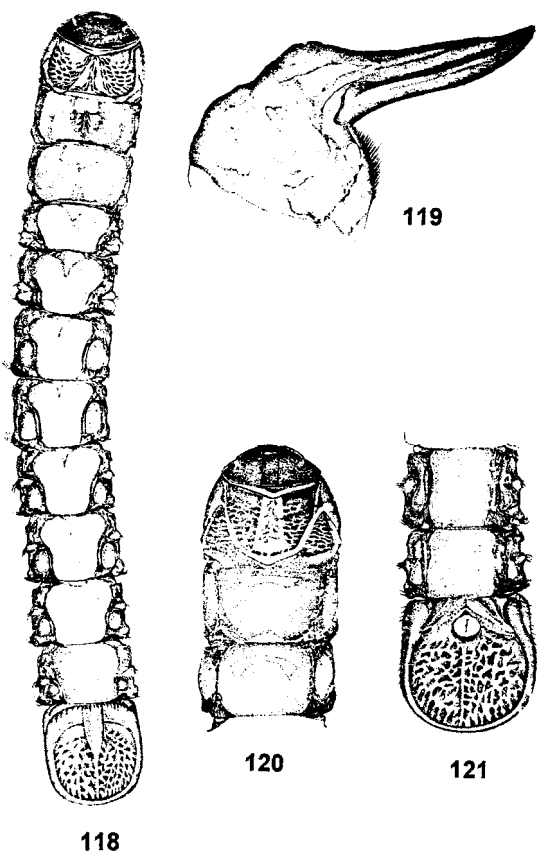


Рис. 118-121. Детали строения личинки *Phyllocerus ghilarovi* Gur. et Valiachm. (Phylloceridae) (по: Гиляров, 1979).

118 - общий вид, сверху; 119 - верхняя челюсть; 120 - голова и первые грудные сегменты, сверху; 121 - последние три сегмента брюшка, снизу.

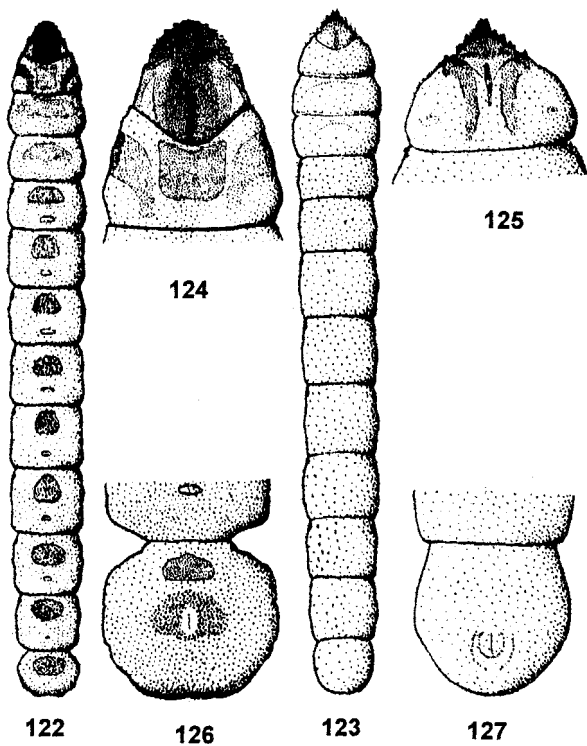


Рис. 122-127. Детали строения личинки *Eucnemis zaitzevi* Mamajev (Eucnemidae).
 122-123 - общий вид: 122 - сверху, 123 - снизу; 124-125 - голова: 124- сверху (с переднегрудным сегментом), 125 - снизу; 126-127 - каудальный сегмент: 126 - сверху, 127 - снизу.

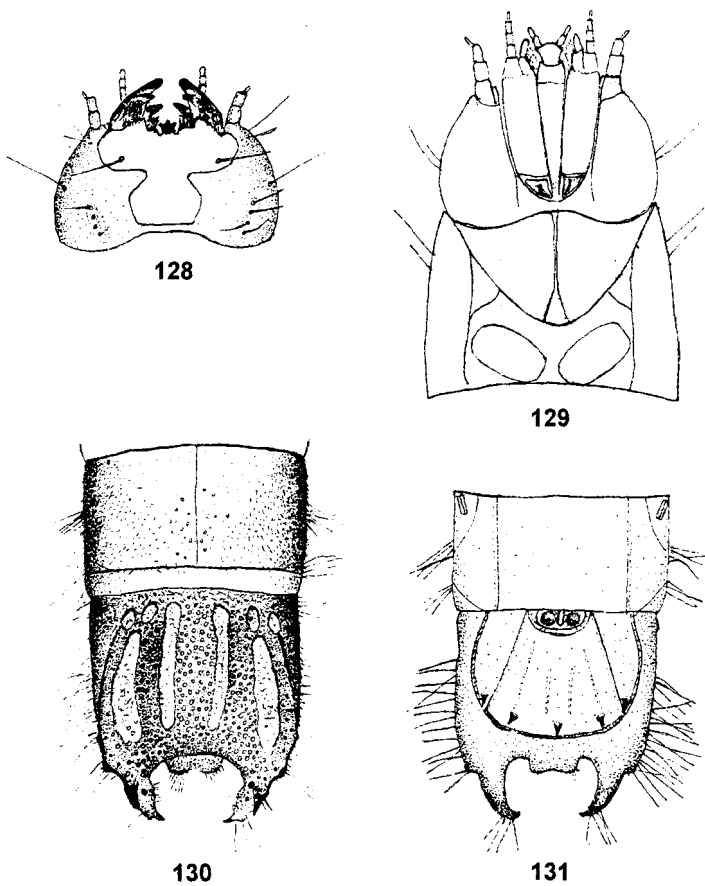
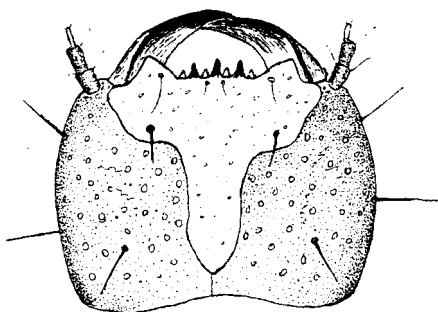
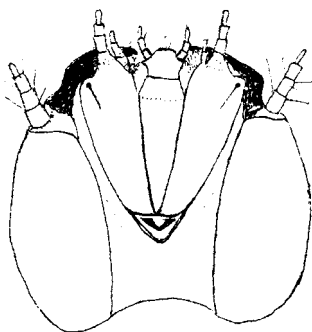


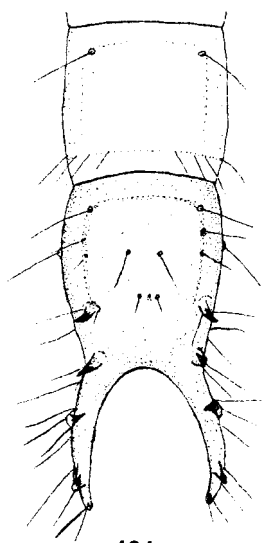
Рис. 128-131. Детали строения личинки *Senodonia sculpticollis* Fairm.
 (Elateridae, Athoinae).
 128 - голова, сверху; 129 - голова и переднегрудной сегмент, снизу; 130, 131 -
 последний и предпоследний сегменты брюшка: 130 - сверху, 131 - снизу.



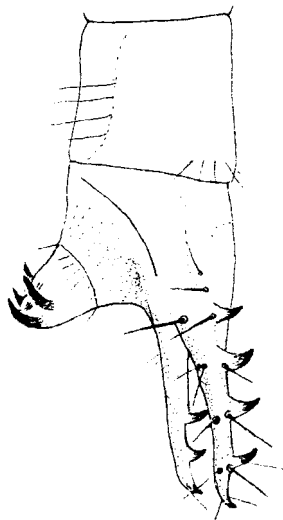
132



133



134



135

Рис. 132-135. Детали строения личинки *Agraeus tripartitus* (Cand.)
(Elateridae, Агрупниае).

132, 133 - голова: 132 - сверху, 133 - снизу; 134, 135 - последний и предпоследний
сегменты брюшка: 134 - сверху, 135 - сбоку.

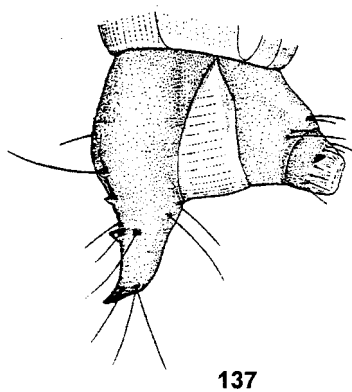
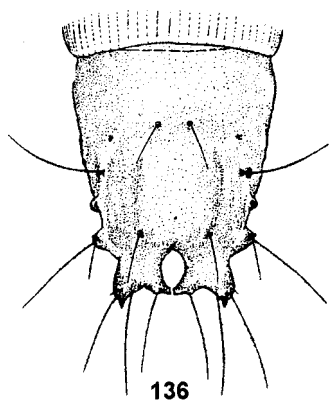
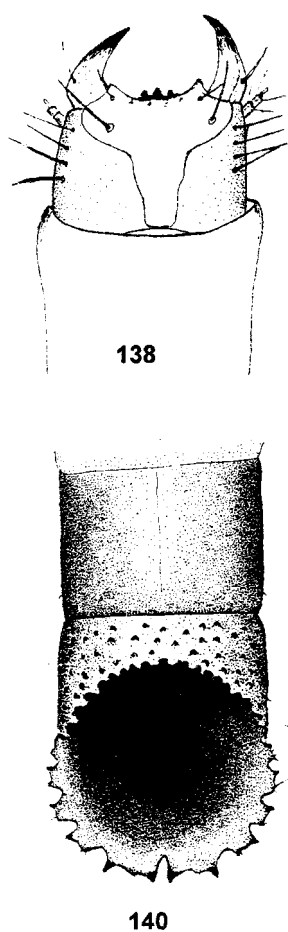
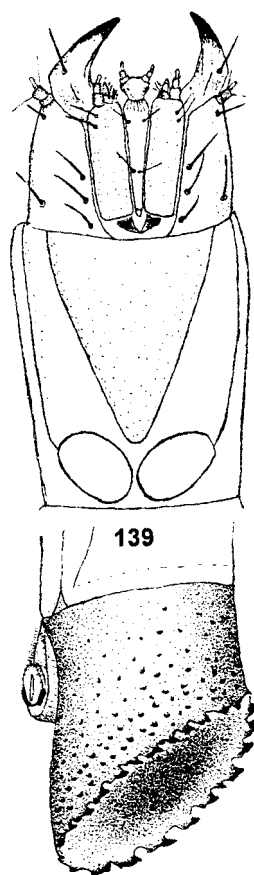


Рис. 136-137. Детали строения личинки *Adelocera (Brachylacon?)* sp.
(Elateridae, Агрупниае) (по: Ohira, 1962).
136 - каудальный сегмент, сверху; 137 - то же, сбоку.



138

140



139

141

Рис. 138-141. Детали строения личинки *Octocryptus radula* Cand.
(Elateridae, Agyrpninae).

138 - голова, сверху; 139 - голова и переднегрудной сегмент, снизу; 140 - последний и предпоследний сегменты брюшка, сверху; 141 - каудальный сегмент, сбоку.



Долин Владимир Гдалевич

**Значение личиночных признаков
и жилкования крыльев в систематике Elateroidea
(Coleoptera)**

Чтения памяти Н.А. Холодковского
Доклад на пятьдесят втором ежегодном чтении 1 апреля 1999 г.

Утверждено к печати
Русским энтомологическим обществом
25.10.1999

Оригинал-макет *В.А.Кривохатский*

Подписано к печати 30.12.1999.

Формат 60x84 $\frac{1}{16}$. Печ. л. 3.25. Тираж 300 экз.

Зоологический институт РАН, 199034, СПб., Университетская наб., 1

