

A propos de la division de la classe
des Coleopteres en sous-classes

A G PONOMARENKO

А. Г. Пономаренко

О ДЕЛЕНИИ ОТРЯДА ЖЕСТКОКРЫЛЫХ НА ПОДОТРЯДЫ

Деление отряда жуков, как и большинства других отрядов насекомых, на подотряды остается далеко не ясным. Два подотряда — *Adephaga* и *Polyphaga*, как кажется, уже устоялись.

Предпринимавшиеся попытки деления *Polyphaga* на несколько групп, равноценных *Adephaga*, вряд ли оправданы. Система Жаннеля и Польяна (Jeannel, Paulian, 1944), основанная на строении брюшка имаго, не может быть принята. Из-за явных многочисленных параллелизмов по этому признаку особенностям строения основания брюшка не следует придавать большого таксономического значения. Гологастрическое брюшко с полностью развитым вторым стернитом брюшка, считавшееся Жаннелем примитивным, в действительности у ныне живущих жуков таковым не является и появилось вторично. Среди многочисленных палеозойских и раннемезозойских жуков представители с гологастрическим брюшком неизвестны. Уже древнейшие раннепермские чекардоколеиды имели сильно редуцированный второй стернит брюшка, полностью скрытый под задними тазиками. Гологастрическое брюшко возникает вторично во всех группах с педоморфным имаго, у которых просто сохраняется куколочное строение брюшка. Поэтому наличие гологастрического брюшка ни в коем случае не может рассматриваться как свидетельство в пользу родства тех форм, где оно имеется.

Еще меньше оснований имел Кинг (King, 1955) для выделения *Apicalia*, включающего одного *Atractocerus*. Редукция поперечных складок на задних крыльях, послужившая основанием для этого выделения, довольно широко распространена среди жуков; в том числе она характерна для многих *Lymexylonidae*, к которым несомненно относится *Atractocerus*.

В то же время положение некоторых абберрантных форм все еще не определено.

Эти насекомые, часто редкие или экзотические, привлекли еще недостаточное внимание колеоптерологов. Между тем они очень интересны для выяснения филогенеза жесткокрылых и построения их системы, так как именно с ними оказались теснейшим образом связаны древнейшие и наиболее примитивные жуки.

Обособление архостемат и признание их группой подотрядового ранга в настоящее время принято большинством колеоптерологов. Эта группа в составе одного семейства *Cupedidae* была впервые обособлена Лямером в 1903 г. в составе подотряда *Adephaga*, к которому ее относили большинство авторов, вплоть до придания ей в 1926 г. Форбсом ранга подотряда. К иным выводам пришел Кольбе. В своих работах, посвященных системе жуков, он сначала также считал *Protadephaga* (= *Cupediformia* Latreille) представителями *Adephaga* (Kolbe, 1901, 1903). Впоследствии он (Kolbe, 1908) поместил их в подотряд *Polyphaga*, посчитав сходство с представителями *Adephaga* симплезиоморфиями (если говорить современным языком). Считая купедид группой, близкой к предкам *Polyphaga*, он предложил для них название *Archostemata*, которое и удержалось до настоящего времени. Это название, происходящее от греческих слов «archaios» — древний и «stema» — ветвь, оказалось очень удачным, так как изучение геологической истории жуков показало, что наиболее древние их представители относятся именно к архостематам.

Особенное значение для установления системы жесткокрылых имело предпринятое в 20-х годах Форбсом исследование жилкования (Forbes, 1922) и складывания (Forbes, 1926) крыльев у жуков. Задние крылья являются чисто имагинальным признаком и жилкование их практически не предсуществует даже у куколки; они очень важны для систематики. При их изменениях в филогенезе закон Долло о необратимости эволюции соблюдается строже, чем в морфогенезе любого другого органа. Вероятность обратного восстановления жилки, утраченной крылом в филогенезе, крайне низка. В тех случаях, когда крупные жуки происходят от мелких с редуцированным жилкованием, утраченные жилки вновь не восстанавливаются, а их механическую роль начинает играть сильно развитый гофр. Такое положение можно наблюдать среди *Staphyliniformia*, где крылья крупных *Silphidae* имеют бедное жилкование и сильно развитый гофр. Противоположное же мнение о неподчинении жилкования крыльев закону Долло (*Hydraenidae*: Crowson, 1955) представляется совершенно необоснованным.

Форбс обнаружил в строении задних крыльев представителей семейств *Cupedidae* и *Micromalthidae* столь существенные отличия от других жуков, что предложил считать эти семейства представителями особого подотряда. Наиболее важным он считал спиральный характер складывания вершины крыла (рис. 1). При объединении купедид и микромальтид в одном подотряде правильно иг-

норировалось глубокое несходство в строении взрослых жуков, долго не позволявшее определить истинное систематическое положение рода *Micromalthus*.

Объединение купедид и микромальтид в подотрядовый ранг этого объединения было вскоре поддержано Бёвингом и Крейгхедом (Böving, Craighead, 1930, 1931) на основании изучения строения личинок жуков. Следует, однако, отметить, что филогенетическое и систематическое значение этого сходства было несколько преувеличено, так как на строение тех и других наложило отпечаток параллельное приспособление к обитанию в древесине.

Необходимо обратить внимание на особое значение для установления системы и понимания филогенеза жуков именно тех

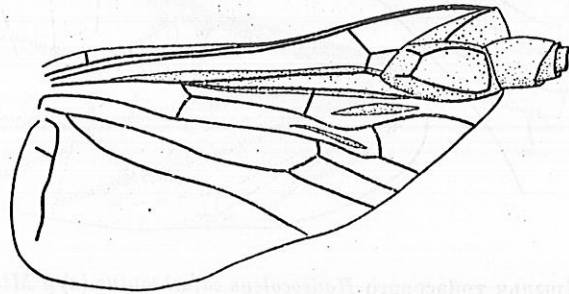


Рис. 1. Крыло *Priacma serrata* со спирально свернутой вершиной. (По: Пономаренко, 1969).

признаков, на которых основывались Бёвинг и Крейгхед. Изучение личинок особенно важно и интересно, так как педоморфоз был основным модусом эволюции жуков. Достигнув к концу перми практически неотличимого от современных жуков строения имаго, дальше на протяжении более 200 млн лет жуки преимущественно совершенствовались строение и особенно экологию личинок. Совершенствование личинок часто сопровождалось дегенерацией имаго. Имаго, по-видимому, с целью экономии на метаморфозе, становилось подобным куколкам, что приводило к неоднократному возникновению сходного строения в совершенно неродственных группах жуков.

Объединение в *Archostemata* купедид и микромальтид не является, однако, общепризнанным вплоть до настоящего времени. Оно не принято Жаннелем и Польяном (Jeannel, Paulian, 1949) и Арнеттом (Arnett, 1960). Наконец, Махачке (Machatschke, 1962) вообще противопоставил купедид всем остальным жукам, обособив их в отдельном отряде, что вряд ли можно считать справедливым.

Еще более дискуссионным является положение форм, для которых Кроусон (Crawson, 1955) предложил новый подотряд *Му-*

xophaga. Входившие сюда первоначально четыре семейства — *Lepiceridae*, *Sphaeriidae*, *Calyptromeridae* и *Hydroscaphidiidae* впервые были выделены Форбсом (Forbes, 1926) на основании строения задних крыльев — присутствия *oblongum* и характера складывания (рис. 2). На основании этих признаков он поместил их в *Hydradephaga*. Кроусон, предлагая новый подотряд, не упомянул о работе Форбса и не выдвинул никакой контраргументации. В своем докладе на XIII Международном энтомологическом конгрессе в 1968 г. он отметил факт выделения этих семейств Форбсом, но никак не опроверг указанного Форбсом систематического

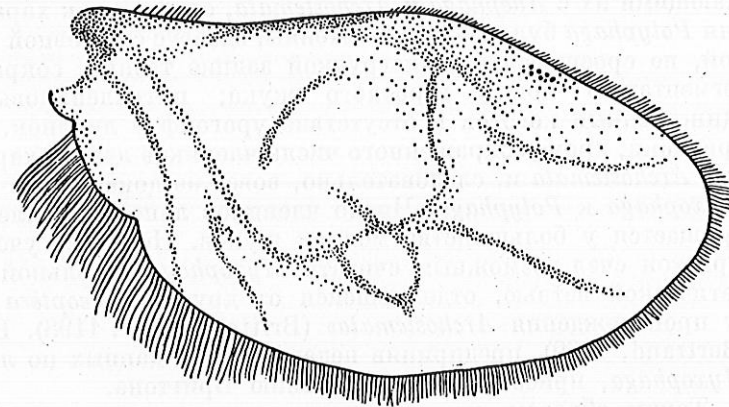


Рис. 2. Крыло *Torridincola rhodesica*. (По: Steffan, 1964).

положения этих форм. Кроусон сближает их с *Polyphaga*, основываясь на способе питания (водная детритофагия) и редуцированной ноге личинки, имеющей только пять члеников и со слитыми в тарзунгулюс лапкой и претарзом. Ни тот, ни другой признак, по нашему мнению, не может считаться достаточным, так как приводными и водными детритофагами были многие архостематы (Пономаренко, 1969), а редукция члеников лапок характерна не только для *Polyphaga*, но и для некоторых *Archostemata* и *Adephaga*. Питающаяся личинка *Micromalthus* имеет трехчлениковые ноги, у педогенетической они редуцированы полностью (Pringle, 1938). Ноги у некоторых паразитических жужелиц также редуцированы (личинка *Lebia*), у *Paussus* они вообще трехчлениковые. Таким образом, какие-либо признаки, действительно доказывающие близость так называемых *Мухопхага* с *Polyphaga*, отсутствовали.

В последнее время был предпринят ряд специальных исследований разных семейств *Мухопхага*. Стеффан (Steffan, 1964) описал новое семейство *Torridincolidae*; которое он отнес к этой группе. Были найдены и взрослые жуки и личинки, но, к сожалению, очень кратко описаны лишь имаго, личинка же была только изо-

бражена. Дальнейшие исследования *Mухорhаgа* (Britton, 1966; Hinton, 1967, 1969) также не подтвердили их близости к *Polyphaga*. Напротив, присутствие у личинок и куколок *Torridincola* и *Sphaerius* пластрона и спиракулярных жабр подчеркнуло изолированность этих форм.

Особенно большое значение имело изучение Бриттоном (Britton, 1966) многочисленного материала по *Sphaerius ovensensis*. Были изучены и личинки и имаго, на свежих невысохших взрослых жуках удалось показать, что вершина крыла у *Sphaerius* свертывается спирально, как у *Archostemata*. Обсуждая систематические связи *Mухорhаgа*, Бриттон наряду с признаками, сближающими их с *Adephaga* и *Archostemata*, отметил как характерные для *Polyphaga* булавовидные антенны, эдеагус с основной пластиной, не сросшиеся с заднегрудкой задние тазики, сокращенную сегментацию ног у взрослого жука; пятичлениковые ноги, единственный коготок и отсутствие урогомф у личинок. Все эти признаки, кроме сокращенного числа члеников лапок, характерны для *Archostemata* и, следовательно, вовсе не доказывают близость *Mухорhаgа* к *Polyphaga*. Число члеников лапок параллельно сокращается у большинства мелких жуков. Но и без учета этого Бриттон счел возможным считать *Mухорhаgа* отдельной филогенетической ветвью, отделившейся от других *Coleoptera* «близко от происхождения *Archostemata*» (Britton, 1966 : 1198). Берtrand (Bertrand, 1969), предприняв недавно обзор данных по личинкам *Mухорhаgа*, присоединился к мнению Бриттона.

Таким образом, на основании строения современных жуков нельзя определить систематические связи *Mухорhаgа*, а можно только считать их изолированной от остальных жуков группой. Изучение ископаемых остатков жуков значительно увеличивает известное разнообразие жесткокрылых, особенно в подотряде *Archostemata*. Вымершие *Archostemata* оказались крайне разнообразными по строению и экологии. Наряду с жуками, обитавшими подобно современным купецидам и микромальтидам в древесине, среди них оказались и многочисленные приводные и водные формы. Эти жуки имели обтекаемую или округлую форму тела, гладкие надкрылья, специальную зацепку на нижней поверхности надкрылий для их фиксации в сомкнутом положении и удержания субэлитрального воздуха под водой. Некоторые имели прицепные ноги, очень похожие на ноги *Dryopidae*. Антенны этих жуков были нитевидными или слабо булавовидными. По способу питания большинство из них скорее всего были детритофагами, хотя встречались и хищники. Крылья этих жуков по основному плану строения сходны с крыльями *Micromalthus* и *Mухорhаgа* (рис. 3).

Нетрудно видеть, что между этими жуками и *Mухорhаgа* нет никаких различий, за исключением признаков, связанных с мелничеством последних. По остальным признакам *Mухорhаgа* очень

напоминают уменьшенных представителей семейства *Catiniidae*, что, впрочем, было признано и Кроусоном (личное сообщение). Тенденция к уменьшению размеров, по-видимому, проявилась у предков современных *Mухорhаgа* еще очень рано. Так, из верхнепермских отложений на р. Нижней Тунгуске известен остаток жука хорошей сохранности длиной всего в 1.5 мм. На этом отпечатке можно явственно видеть стерноплевральный и нотоплевральный швы переднегруды, большие соприкасающиеся тазики, метэпистерны, достигающие впадин средних тазиков. Все

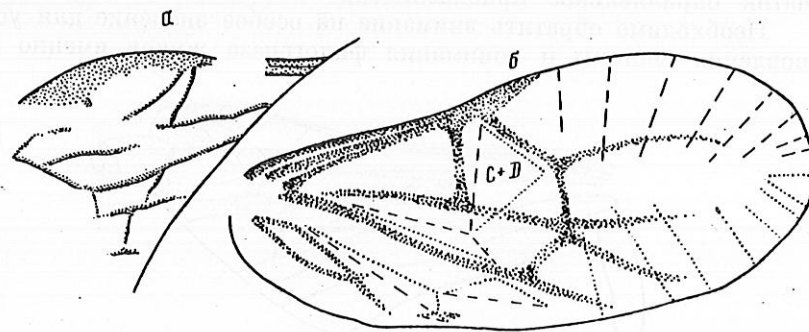


Рис. 3. Крылья триасового *Hadeocoleus catachtonius* (a) и *Micromalthus debilis* (б, по: Forbes, 1926).

эти признаки, как и общий характер строения груди, сходны с таковыми у катиниид. В то же время брюшко здесь явно состоит из шести видимых стернитов, что характерно для многих *Mухорhаgа*. К сожалению, достаточно подробно изучить детали строения этого жука не удастся, но тем не менее он в первом приближении вполне может считаться за форму, промежуточную между катинидами и *Mухорhаgа*.

Учитывая все сказанное выше, можно принять, что современные жуки, включаемые в *Mухорhаgа*, не имеют существенных признаков, выходящих за границы разнообразия жуков подотряда *Archostemata*. Следует учитывать при этом, что разнообразие архостемат могло быть отнюдь не меньше, чем у *Adephaga* и *Polyphaga*. В этом случае присутствие у *Mухорhаgа* таких необычных структур, как спиракулярные жабры, не кажется достаточным основанием для их обособления. В то же время такие важные признаки, как характер жилкования задних крыльев и тип их складывания, доказывают тесное родство *Mухорhаgа* и *Archostemata*. Поэтому выделение *Mухорhаgа* в самостоятельный подотряд представляется нам преждевременным. Более целесообразным был бы их перевод из *Polyphaga* в *Archostemata* и разделение отряда *Coleoptera* на три подотряда.

Рассмотрим теперь взаимоотношения этих трех подотрядов. *Archostemata* включает наиболее древних и примитивных жуков. Сравнение их с другими жуками показывает, что для любого признака плезиоморфное состояние может быть найдено среди представителей *Archostemata*. Мнение Кроусона (Crowson, 1960) о первичной дивергенции жуков на три ветви — ксилофагов (*Archostemata*), хищников (*Adephaga*) и детритофагов или мицетофагов (*Polyphaga* и *Mухophaga*) нельзя считать правильным. Среди вымерших палеозойских и раннемезозойских архостемат мы можем видеть представителей всех этих ветвей. Кроме того, вряд ли среди архостемат были настоящие ксилофаги. Современные *Cupedidae* и *Micromalthidae* встречаются только в древесине, сильно пораженной грибами, и питаются скорее всего уже переработанной древесиной вместе с остатками гиф и продуктами жизнедеятельности грибов. Следовательно, большинство архостемат имели в сущности один и тот же способ питания и были детритофагами. Таким образом, нет никаких препятствий для того, чтобы считать архостемат предками всех остальных жуков. Вышние представители архостемат обнаруживают большое число параллелизмов с представителями высших подотрядов жуков. Архостематы из семейства *Ademosynidae* по многим признакам похожи на представителей *Polyphaga*, особенно на *Hydrophilidae*. С другой стороны, вместе с *Ademosynidae* в нижнетриасовых отложениях найдены остатки жуков, у которых при значительном сходстве в строении с *Ademosynidae* метэпистерны не достигали средних тазиковых впадин и которые формально должны считаться представителями *Polyphaga*. Немногочисленные архостематы, для которых можно предположить наземный хищный образ жизни, обнаруживают значительное параллельное сходство с жуками вплоть до появления асимметричных мандибул, как у жуков-железниц-моллюскоедов.

Остается рассмотреть вопрос о связях высших подотрядов жуков с теми или иными группами *Archostemata*. Всех архостемат можно условно разбить на две группы. К сожалению, недостаточность наших современных знаний об архостематах не позволяет сделать это более точным образом. Подробное описание этих групп уже было дано ранее (Пономаренко, 1969), так что здесь можно остановиться только на тех их характеристиках, которые необходимы для установления их связей с высшими подотрядами жуков.

Для архостемат, названных купеидными, характерно длительное сохранение рядов ячеек на надкрыльях или немногочисленные правильные точечные борозды. Их крылья имели цельное, непрерывное основание *RS* и обычно изолированные складки *C* и *D*. При этом складка *C* расположена заметно проксимальнее, чем *D*, и вместе они образуют широкий равнобедренный треугольник, направленный основанием вперед и проксимально. *RS* пере-

сечен этой складкой, дистальнее складки расположена поперечная *r-rs* (рис. 4).

У архостемат, названных схизофоройдными, складки *C* и *D* слиты в одну и образуют высокий треугольник, обращенный вперед вершиной. Складка *D* здесь расположена перед *C*, а не дистальнее ее. Жилка, которая называется обычно основанием *RS*, в действительности таковой не является. Это скорее всего бывшая поперечная *r-rs*, образующая теперь основание *RS* (рис. 3, а). Кроме вымерших схизофоройдных архостемат, такое строение

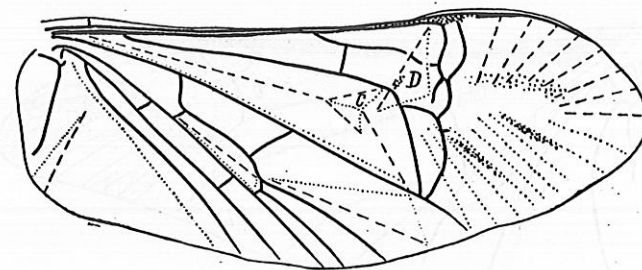


Рис. 4. Крыло *Prolixocupes latreillei*. (По: Forbes, 1922).

крыльев имеют *Micromalthidae* (рис. 3, б) и семейства, объединяемые в *Mухophaga*.

У *Polyphaga* строение крыльев гораздо ближе к таковому у купеидных архостемат (рис. 5). Складки *C* и *D* у них всегда разделенные, причем *C* обычно сильно оттянута проксимально, основание *RS* всегда отсутствует. По строению надкрылий *Polyphaga* сходны с высшими купеидными архостематами. Все это позволило высказать предположение о происхождении *Polyphaga* от купеидных архостемат, близких к семейству *Ademosynidae*. Высшие купеидные архостематы близки ко всем трем группам (*Staphiliniformia*, *Eucinetoidae*, *Dermestoidae*), которые считаются Кроусоном (Crowson, 1960) лежащими в основании первичной дивергенции *Polyphaga*. Первичные *Polyphaga* произошли от *Archostemata*, где-то близ границы палеозоя и мезозоя, и в триасе их разнообразие быстро нарастало, хотя вплоть до середины юры они были еще очень немногочисленны и резко уступали по численности архостематам. Большинство серий и надсемейств *Polyphaga* (в смысле Кроусона) сформировалось уже к началу юры, т. е. заметно раньше, чем он предполагал. Во всяком случае в ранней юре уже существовали *Silphidae*, *Staphylinidae*, *Elateridae*, *Derodontidae*, принципиально не отличающиеся от современных; встречались и жуки, напоминающие дасциллоидов или эвцинетоидов.

Представление Кроусона о происхождении *Polyphaga* от очень мелких жуков, по-видимому, неверно. Для принятия этого предположения, нужного ему, чтобы связать предков *Polyphaga* с *Mухорhaga*, Кроусону пришлось в нескольких местах постулировать несоблюдение закона Долло в строении крыльев (восстановление утраченного жилкования). Мельчанием жуков Кроусон объяснял некоторые черты упрощения, наблюдающиеся у *Polyphaga* (редукция швов, утрата питающих клеток в яичниках). Однако это упрощение может быть просто прогрессивным упрощением, связанным с рационализацией метаморфоза, подобным олигомеризации.

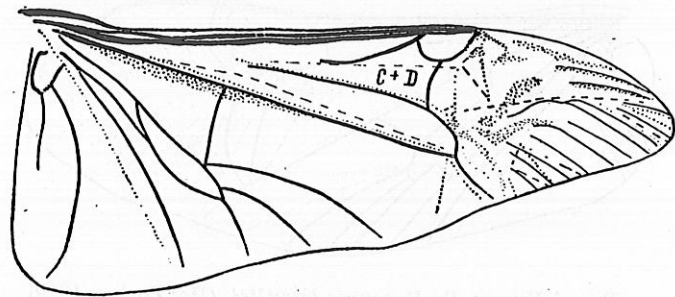


Рис. 5. Крыло *Hydrous triangularis*. (По: Forbes, 1922).

Более сложно решить вопрос о происхождении *Adephaga*. Эти жуки объединяются целым рядом синапоморфий, таких как неподвижное срастание заднегруди, задних тазиков и первых стернитов брюшка, редукция основной пластинки в гениталиях самца, срастание верхней губы с головной капсулой у личинок, утрата молярного выступа на мандибулах и склеромы на гипофаринксе личинок. В то же время они резко разделяются по строению задних крыльев (рис. 6) на две группы, как было показано еще Форбсом (Forbes, 1926). Интересно, что эти группы в основном соответствуют двум группам архостемат по строению передней части крыла и *Geadephaga* ближе купеодоидным, а *Hydradephaga* — схизофороидным архостематам. *Geadephaga* и *Hydradephaga* не так резко различаются между собой, как группы архостемат, что, впрочем, может быть связано просто с тем, что для последних нам известны только немногочисленные крайние формы. Сравнивая переднюю половину крыльев *Adephaga*, мы, как кажется, можем видеть параллельное с таковым у архостемат превращение купеодоидного жилкования в схизофороидное. Дело, однако, сильно осложняется тем, что именно *Hydradephaga*, традиционно считающиеся происшедшими от *Geadephaga*, имеют наиболее близкое к архостематам, практически идентичное строение задней части крыла. Более того, Форбс отмечал для некоторых

Hydradephaga (Haliplidae, Bidessini) явственные следы недавнего спирального сворачивания вершины крыла, что является одним из главных признаков *Archostemata*.

Для некоторых признаков плезиоморфное состояние, сходное с таковым их у *Archostemata*, также характерно именно для *Hydradephaga*. Так, у всех *Hydradephaga* задние тазики полностью

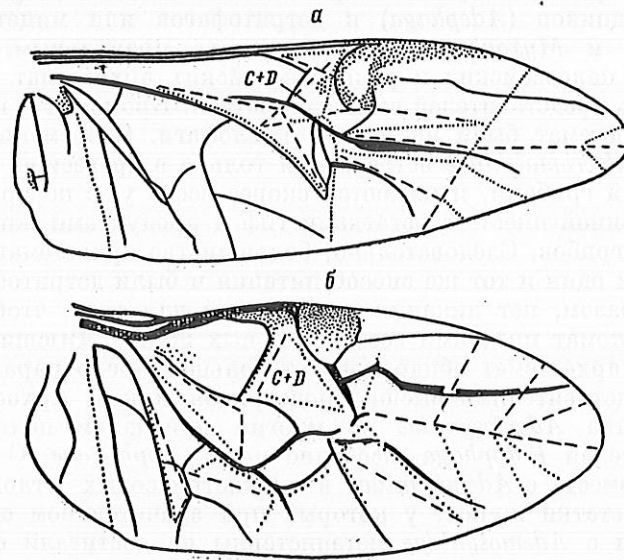


Рис. 6. Крылья представителей *Adephaga*: *Harpalus caliginosus* (a) и *Peltodytes edentulus* (b). (По: Forbes, 1922).

разделяют заднегрудь и брюшко, как и у *Archostemata*; причем такое строение тазиков характерно не только для плавунцов с сильно увеличенными тазиками, но и для примитивных ныне живущих и для вымерших *Hydradephaga* с неувеличенными тазиками. Все известные мезозойские *Geadephaga* также имеют полностью разделенные тазиками грудь и брюшко. Многие *Hydradephaga* имеют доходящие до средних тазиковых впадин метэпистерны, что также является одним из основных признаков *Archostemata*. Таким образом, *Hydradephaga* по многим признакам похожи не на своих, казалось бы, непосредственных предков *Geadephaga*, а на гораздо более отдаленных от них архостемат.

Большая часть апоморфных признаков, характерных для *Adephaga*, легко истолковываются как приспособления к хищничеству. Наибольшую трудность представляет интерпретация характера взаимоотношений задних тазиков, заднегруди и брюшка. Задние тазики погружаются в тело так, что образуют одну поверхность с заднегрудью и брюшком. Для этого изменения было

предложено два объяснения: обеспечение быстрого бега и обеспечение передвижения под корой. И то и другое маловероятно, особенно второе. Ни один из жуков, не относящихся к *Adephaga*, не обнаруживает подобной адаптации ни при быстром передвижении, ни при жизни под корой. Гораздо естественнее было бы объяснить это приспособлением к плаванию. Действительно, здесь погружение тазиков обеспечивает возможность отведения ноги далеко вперед, что очень важно при гребке.

Происхождение наземных *Adephaga* от водных, тем более с довольно развитыми адаптациями к плаванию, представляется маловероятным. Однако такие случаи, по-видимому, все же имели место, по крайней мере среди водолюбов. Белл (Bell, 1964) высказал предположение, что *Amphizoa*, адаптированные только к ползанию под водой и всегда считавшиеся переходной формой от наземных жуков к плавунцам, в действительности происходят от довольно сильно продвинутых плавунцовых, утративших способность к плаванию в связи с обитанием в быстротекущих водах.

То немногое, что известно в настоящее время о геологической истории *Adephaga*, не противоречит предположению о происхождении наземных *Adephaga* от водных форм. Уже в начале юры мы встречаем разнообразных продвинутых и довольно высоко специализированных водных *Adephaga*, тогда как наземные гораздо более редки и представлены почти исключительно примитивными формами, совмещающими признаки собственно жукелиц и форм, близких к *Otomphron* и *Trachypachys*. Даже такие формы, как высоко специализированные *Gyrinidae*, более продвинутые, чем современные *Dineutes* или *Enhydrus*, известны из конца юры, тогда как настоящие жукелицы только в мелу.

Предположение о водном происхождении *Adephaga*, причем возможно, что первичные *Adephaga* не были хищными, позволяет истолковать и ряд таких трудно объяснимых фактов, как сохранение *lacinia mobilis* на мандибулах личинок пауссид, сильное расхождение разных групп *Hydradephaga*. Такие жуки, как *Gyrinidae* и *Haliplidae*, несомненно дальше от других *Hydradephaga*, чем любые группы *Geadephaga*, за исключением, возможно, *Rhyssodidae*, между собой. Жуки подотряда *Adephaga* заслуживают пристального филогенетического изучения, в результате которого скорее всего окажется, что их филогенез был вовсе не таким, как он представляется в настоящее время.

ЛИТЕРАТУРА

- Пономаренко А. Г. 1969. Историческое развитие жесткокрылых — архостемат. Тр. ПИН АН СССР, 125: 1—239.
 Arnett R. H. 1960. The beetles of the United States. Washington: 1—210.
 Bell R. T. 1964. Coxal cavities and phylogeny of the *Adephaga*. — Proc. XII Int. Entom. Congr. London: 80—81.

- Bertrand H. 1969. Nouvelles familles de coléoptères aquatiques. L'Entomologiste, 25, № 5—6: 99—108.
 Böving A. G., Craighoad F. 1930, 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order *Coleoptera*. Entomol. Amer., II, № 1—4: 1—351.
 Britton E. B. 1966. On the larva of *Sphaerius* and the systematic position of the *Sphaeriidae* (*Coleoptera*). Austral. J. Zool., 14, № 6: 1193—1198.
 Crowson R. A. 1955. The natural classification of the families *Coleoptera*. London, Lloyd: 1—187.
 Crowson R. A. 1960. The phylogeny of *Coleoptera*. Ann. Rev. Entomol., 5: 111—134.
 Forbes W. T. M. 1922. The wing venation of the *Coleoptera*. Ann. Entomol. Soc. America, 15: 328—352.
 Forbes W. T. M. 1926. The wing folding patterns of *Coleoptera*. J. N. Y. Entomol. Soc., 34: 42—68, 91—139.
 Hinton H. E. 1967. On the spiracles of the suborder *Myxophaga* (*Coleoptera*). Austral. J. Zool., 15: 955—959.
 Hinton H. E. 1969. Discovery of *Hydroscapha* in Bulgaria (*Coleoptera*, *Myxophaga*). Bull. Inst. Zool. Mus., 30: 153—157.
 Jeannel R., Paulian R. 1944. Morphologie abdominale des Coléoptères et systématique de l'ordre. Rev. franc. Ent., II: 65—110.
 Jeannel R., Paulian R. 1949. Les Coléoptères. In: Traité de Zoologie, IX, Paris: 1—1117.
 King E. W. 1955. The phylogenetic position of *Atractocerus* Palis. Coleopterist's Bull., 9: 65—74.
 Kolbe H. 1901. Vergleichende-Morphologische Untersuchungen an Coleopteren nebst Grundlage zu einem System und sur Systematik derselben. Arch. Nat. Ges., 57: 89—150.
 Kolbe H. 1903. Zur Systematik der Coleopteren. Allg. Zeitschr. Entomol.: 137: 145.
 Kolbe H. 1908. Mein System der Coleopteren. Zeitschr. wiss. Insektenbiol.: 116—400.
 Machatschke J. W. 1962. Bemerkungen zum System der *Coleoptera*. Bericht über die Wanderversammlung Deutscher Entomologen, Berlin: 121—137.
 Pringle J. A. 1938. A contribution to the knowledge of *Micromalthus debilis* Lec. (*Coleoptera*). Trans. R. Entomol. Soc. London, 87, № 12: 271—286.
 Steffan A. W. 1964. *Torridincolidae*, coleopterorum nova familia a regione aethiopica. Entomol. Z., 74, № 17: 193—200.

Палеонтологический институт АН СССР
 Москва