

На правах рукописи

**Волкович
Марк Габриэлевич**

**ЖУКИ-ЗЛАТКИ ПОДСЕМЕЙСТВА POLYCESTINAE
(COLEOPTERA, BUPRESTIDAE): МОРФОЛОГИЯ, ФИЛОГЕНИЯ,
КЛАССИФИКАЦИЯ**

03.02.05 – энтомология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2012

Работа выполнена в лаборатории систематики насекомых
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Зоологический институт Российской академии наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией
паразитологии Зоологического института РАН,
Медведев Сергей Глебович

доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии
Московского педагогического государственного университета,
Макаров Кирилл Владимирович

доктор биологических наук, профессор, ректор Санкт-Петербургского
государственного лесотехнического университета,
Селиховкин Андрей Витимович

Ведущая организация:

**Зоологический музей Московского государственного университета им.
М.В. Ломоносова**

Защита диссертации состоится 24 апреля 2012 г. в 14 часов на заседании
диссертационного совета Д002.223.01 по защите диссертаций на соискание
ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН по адресу:

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1
Факс: (812) 328-29-41
E-mail: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института
РАН

Автореферат разослан

2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Овчинникова О.Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Златки (Buprestidae) – одно из крупнейших семейств жесткокрылых (более 14700 видов из 492 родов, 50 триб, 7 подсемейств). Эта группа наиболее многочисленна в тропических и субтропических областях. Личинки златок развиваются в растительных тканях, изредка в почве, питаются на корнях растений; многие виды являются опасными вредителями лесного и сельского хозяйства. Несмотря на многочисленность и большое практическое значение златок, их система разработана слабо, а существующие классификации и филогенетические реконструкции недостаточно обоснованы и не соответствуют современному уровню развития систематики. Подсемейство *Polycestinae* по объему (1250 видов, 82 рода, 13 триб) занимает 4-е место в семействе, значительно уступая *Agriolinae*, *Buprestinae* и *Chrysochroinae* (рис. 14). Однако полицестины демонстрируют почти весь спектр эволюционных морфо-экологических и морфо-функциональных адаптаций и тенденций, свойственных семейству в целом и могут служить модельной группой для изучения направлений морфогенеза многих имагинальных и личиночных структур, разработки классификации и реконструкции филогении всего семейства.

Изучение полицестин связано с определенными трудностями, поскольку в составе подсемейства 35 монотипных родов и 4 монотипные трибы, 16 родов известны только по уникальным типовым экземплярам типовых видов. С другой стороны, только 11 родов включают более 20 видов, в том числе 4 рода – более 100 видов. Полицестины, кроме *Asmaeoderini* и представителей отдельных родов других триб, очень малочисленны в природе и бедно представлены в коллекциях. Другая проблема – сильная межвидовая и внутривидовая изменчивость, обусловленная широким спектром экологических адаптаций, определяющих многообразие направлений трансформации морфологических структур.

Принятая в настоящее время система подсемейства (Bellamy, 2008) основана большей частью на работах А. Кобоса (Cobos, 1980, 1981) с учетом изменений, предложенных автором (Volkovitsh, 2001). Ревизия Кобоса содержала многочисленные фактические ошибки, не охватывала трибы *Thrincopygini*, *Asmaeoderini* и *Haplostethini*, считавшиеся самостоятельными подсемействами, и в значительной степени устарела. Некоторые авторы объединяли *Polycestinae* с *Buprestinae* (Holynski, 1993). В последние десятилетия было описано большое число новых видов и родов, пересмотрены статус и систематическое положение многих таксонов, опубликованы ревизии отдельных групп и обзоры региональных фаун, накопились многочисленные новые сведения по морфологии, распространению и трофическим связям полицестин. Поэтому изучение и анализ морфологических признаков имаго и личинок, проведение таксономической ревизии на родовом и надродовом уровне, разработка и обоснование классификации, реконструкция филогении и обобщение данных по распространению и трофическим связям полицестин весьма актуальны.

Цели и задачи исследования. Цель настоящего исследования – ревизия системы подсемейства *Polycestinae* мировой фауны, доказательство его монофилии, уточнение объема, родственных связей и систематического положения в семействе *Buprestidae*, реконструкция филогении, обобщение данных по распространению и экологии, построение естественной классификации.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1) критический анализ взглядов на таксономическую структуру и родственные связи *Polycestinae*; 2) проведение сравнительно-морфологического анализа имагинальных и личиночных признаков; 3) реконструкция филогении подсемейства; 4) анализ географического распространения родовых и надродовых таксонов полицестин для выявления центров их разнообразия, возможных центров происхождения и путей расселения; 5) обобщение и анализ данных о трофических связях; 6) ревизия системы подсемейства с учетом полученных результатов морфологического и филогенетического анализов и с привлечением данных по распространению и трофическим связям; 7) реконструкция основных этапов эволюции полицестин.

Положения, выносимые на защиту. На защиту выносятся следующие основные положения диссертации: 1) направления генезиса морфологических структур, имеющих большое значение для систематики и филогении подсемейства; 2) филогенетические отношения подсемейств *Vuprestidae* и надродовых таксонов *Polycestinae*; 3) особенности географического распространения и структура трофических связей; 4) обоснование классификации подсемейства; 5) история происхождения и возможные пути расселения полицестин.

Научная новизна. Разработана принципиально новая классификация подсемейства *Polycestinae*, внутри которого выделены 3 главные филогенетические линии: просфероидная, полицестоидная и акмеодероидная. Пересмотрены состав и таксономическая структура 6 триб; установлены 1 новая триба, 4 подтрибы, 5 родов и 12 подродов, выделены 9 родовых и 26 видовых групп, описаны 87 новых видов и 10 подвидов; 2 подродам присвоен родовой ранг, восстановлен родовой статус 1 подрода; 1 род переведен в подсемейство *Vuprestinae*, изменено систематическое положение 2 триб, 9 родов и 10 подродов; сведены в синонимы 1 родовое, 1 подродовое и 98 видовых и подвидовых названий; восстановлены из синонимов названия 1 подтрибы и 4 видов; предложены 2 новые комбинации видовых названий. Впервые изучены личинки представителей 4 триб и 14 родов (~80 видов). Методами растровой электронной микроскопии впервые проведено сравнительно-морфологическое исследование антеннальных сенсорных органов в объеме всего семейства, проанализировано их строение, прослежены основные эволюционные тенденции и обсуждено значение для классификации и филогении; уточнено систематическое положение ряда таксонов родового и надродового ранга. Впервые определены основные направления морфогенеза мезонотума, промезостернального соединения, надкрылий, крыльев, постабдоминальных сегментов и гениталий обоих полов, многих личиночных структур; составлены трансформационные ряды, установлены основные направления их эволюции; изученные признаки, многие из которых впервые используются в систематике златок, включены в таксон-признаковую матрицу, на основе которой реконструирована филогения подсемейства. У представителей *Астаеодерина* (*Астаеодерини*) выявлен особый, акмеодероидный, тип полёта; изучен комплекс морфологических адаптаций, обеспечивающих его становление и развитие. Обобщены сведения по анатомии, результаты молекулярных и цитогенетических исследований, данные по трофическим связям и зоогеографии представителей подсемейства. Проведен анализ географического распространения родов и надродовых таксонов полицестин; даны характеристики фаун главных биогеографических доминионов, выявлены современные центры разнообразия. Впервые проанализированы кормовые связи полицестин и установлены

закономерности их трофической специализации; подчеркнута роль мангровых формаций в расселении некоторых групп. Обобщены палеонтологические данные и предложен эволюционный сценарий формирования и путей расселения представителей основных филетических ветвей полицестин.

Теоретическая и практическая ценность. Результаты проведенного исследования вносят существенный вклад в морфологию, систематику, филогению, экологию и зоогеографию не только подсемейства *Polycestinae*, но и всего семейства златок. Результаты исследования могут быть использованы в справочниках и учебных курсах по общей энтомологии, морфологии, систематике и зоогеографии, а также представляют интерес для специалистов сельского и лесного хозяйства.

Апробация результатов и публикации. Материалы диссертации докладывались на X съезде ВЭО (Ленинград, 11–15 сентября 1989 г.); 1-м Международном симпозиуме по златкам (Вышеград, Венгрия, сентябрь 1995 г.); Международном совещании «Базы данных и компьютерная графика в зоологических исследованиях» (Санкт-Петербург, 1994 г.); Международном симпозиуме «Vuprestonet Millennium Meeting» (Национальный парк Абрुццо, Италия, 12–18 сентября 2000 г.); XII съезде РЭО (Санкт-Петербург, 19–24 августа 2002 г.); на семинарах лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН в 2011–2012 гг.

По теме диссертации опубликовано 79 научных работ, в том числе 26 статей в периодических изданиях, рекомендованных ВАК, 43 работы на иностранных языках.

Структура и объем работы. Диссертация, изложена на 483 страницах (основная часть – 276 с., приложения – 207 с.) и состоит из введения, 8 глав, выводов, списка цитируемой литературы (357 источника, в том числе 105 – на русском и 252 – на иностранных языках). Приложения включают аннотированный систематический список таксонов *Polycestinae*, список обозначений на морфологических рисунках и 145 таблиц иллюстраций.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность сотрудникам лабораторий систематики насекомых, биосистематических основ интродукции и экспериментальной энтомологии ЗИН РАН за всестороннюю помощь и поддержку, в первую очередь Г.С. Медведеву, А.Ф. Емельянову, И.М. Кержнеру, В.Ф. Зайцеву, Ю.А. Песенко, С.Я. Резнику, М.Ю. Долговской; сотрудникам отделения жесткокрылых О.Л. Крыжановскому, М.Е. Тер-Минасян, Е.Л. Гурьевой, Б.А. Коротяеву, А.Г. Кирейчуку, А.Л. Лобанову, Б.М. Катаеву, А.Г. Мосейко, А.В. Фролову, А.К. Чистяковой и С.В. Андреевой; инженерам группы электронной микроскопии А.М. Игнатьеву и Т.К. Цогоеву, обеспечившим техническую поддержку электронно-микроскопических исследований; сотрудникам других лабораторий и подразделений ЗИН, с которыми автор работал в течение четырех десятилетий и участвовал в многочисленных экспедициях; кураторам зарубежных музеев, любителям-энтомологам и коллекторам, которым автор обязан возможностью изучения типовых экземпляров и других материалов, в первую очередь А.Ю. Исаеву, О.Н. Кабакову, В.Г. Каплину (Россия), М.Ю. Калашяну (Армения), проф. И.К. Лопатину (Белоруссия), А.В. Прохорову (Украина), А.М. Тлеппаевой, Р.В. Ященко (Казахстан), М. Барклаю (Великобритания), С. Билы, В. Кубаню (Чехия), Э. Ендеку (Словакия), Г. Мюле, М. Нигуису, М. Улигу (Германия), А. Декарпентри, И. Бруне де Мире (Франция), Г. Новаку, К. Хольцшу

(Австрия), Р. Холински (Польша), Т. Ландеру (Швейцария), Ч. Беллами, Г. Нельсону, Р. Весткотту, Н. Вудли, А. Константинову, С. Лингафельтеру и М.Л. Чаморро (США) и многим другим. Особую благодарность хотелось бы высказать моему учителю, А.В. Алексееву (Орехово-Зуево), в свое время помогшему в выборе объекта исследования.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты №№ 10-04-00539-а, 07-04-00482-а и др.) и Министерства образования и науки Российской Федерации (контракт № 16.518.11.7070).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Исторический очерк

1.1. История изучения семейства *Vuprestidae* и подсемейства *Polycestinae*

В истории изучения златок можно выделить 7 основных этапов: 1) раннелиннеевский этап (1735–1758 гг.); 2) позднелиннеевский этап (1758 г. – начало XIX вв.); 3) этап Латрейля (начало XIX в. – 1857 г.); 4) этап Лакордера (1857–1893 гг.); 5) этап Керреманса–Обенбергера (1893–1955 гг.); 6) этап Кобоса (1955–1988 гг.); 7) современный этап (после 1988 г.). Эти этапы характеризовались появлением фундаментальных работ, определявших основные тенденции и направления исследований в течение длительного периода времени.

1.2. Исследования в России и СССР

Изучение полицестин в России и СССР ограничивалось преимущественно видовыми описаниями и составлением разделов в фаунистических списках, региональных определителях и справочниках. Первые виды полицестин (*Acmaeodera* s. lato) с территории Российской империи описаны в работах Х. Стевена, Э. Менетрие, Б. Зубкова, Ф. Фалдерманна, К. Маннергейма, Е. Баллиона, Л. Гангльбауэра. Значительное число видов фауны России и сопредельных стран было описано Э. Рейттером, Э. Абеем де Перрэнном, А.П. Семеновым-Тян-Шанским, Я. Обенбергером и В.Н. Степановым; 1 род и 22 вида описаны автором. В отечественной литературе полицестины наиболее полно представлены в монографии Якобсона (1913). Немногочисленные сведения приведены в работах по фаунистике, биоценологии, вредителям сельского и лесного хозяйства.

Глава 2. Материал и методика

2.1. Изученный материал

Работа выполнялась в 1973–2011 гг. главным образом на материалах фондовой коллекции ЗИН РАН. В процессе исследования были также обработаны коллекции 42 отечественных и зарубежных музеев и материалы 37 частных коллекций. Обширные материалы были собраны автором в маршрутных экспедициях в Среднюю Азию, Казахстан и Закавказье (1973–1993 гг.); краткосрочных поездках на Северный Кавказ, в Поволжье, Западную Сибирь, Прибайкалье, Армению и Казахстан (1994–2011 гг.) и во время зарубежных поездок и экспедиций в Австралию, Болгарию, Израиль, Италию, на Канарские острова, в Китай, Мексику, Непал, США и Турцию (1988–2011 гг.). Изучено свыше 30 000 экз. полицестин, в том числе типовые экземпляры 1277 номинальных видов и подвидов, а также личинки 96 видов из 24 родов и 11 триб.

2.2. Методы сбора

Полевые сборы осуществлялись преимущественно кошением и отряхиванием, а также путем выведения жуков из кормовых растений.

2.3. Методы морфологических исследований

Изучение материала проводилось с помощью оптических и электронных сканирующих микроскопов с использованием рисовальной аппаратуры, пленочной и цифровой фототехники и компьютерной обработки изображений. Для исследования отдельных структур изготавливались временные и тотальные препараты в желатин-глицериновом геле или жидкости Фора–Берлезе по методике А.В. Алексеева (более 1880 тотальных препаратов гениталий и 55 препаратов крыльев). В ходе исследований было сделано свыше 8700 фотографий жуков, в т.ч. более 2000 микрофотографий различных морфоструктур, а также около 1000 рисунков. Изучены антенны 412 видов из 330 родов всех подсемейств златок, в том числе 64 видов из 40 родов всех триб *Polycestinae*, а также 6 родов других семейств *Elateriformia*; сделано свыше 2000 микрофотографий.

2.4. Оригинальные базы данных

При составлении разделов по географическому распространению, кормовым связям и классификации полицестин использовались оригинальные базы данных, выполненные в программе FOXPRO – MS DOS: INCOBUG (надвидовые таксоны златок мировой фауны), INCOBU (златки фауны России и сопредельных стран), BUPTYPE (типовые экземпляры златок в коллекции ЗИН), POLYCEST (*Polycestinae* фауны Палеарктики), ACMLOC (местонахождения палеарктических *Asmaeoderini*), ACMTRO (кормовые растения *Asmaeoderini*).

Глава 3. Морфология

В главе представлен детальный сравнительно-морфологический обзор имагинальных и личиночных структур с целью выявления и оценки таксономически и филогенетически значимых признаков и их использования для реконструкции филогении и построения системы подсемейства. Многие признаки (строение антеннальных сенсорных органов, про-мезоторакального соединения, мезонотума, маргинальных зубцов надкрылий, жилкование крыльев, тонкое строение гениталий, многие личиночные структуры) впервые используются в систематике полицестин и всего семейства златок. Основной упор сделан на выявление трансформационных рядов и основных направлений морфогенеза, особенно в отношении полимодальных признаков.

3.1. Морфология жуков

Габитус, покровы, окраска и рисунок. Длина тела полицестин варьирует от 1.5 мм (*Micrasta*) до 30 мм (некоторые *Polycestini*); по этому признаку выделены 4 размерные группы. Размеры подвержены индивидуальной и географической изменчивости, диморфизму и зависят от экологической специализации личинок, отражая определенные эволюционные тенденции (миниатюризацию или максимизацию), и коррелируют с другими признаками (например, с жилкованием и способом складывания крыльев). Миниатюризация, одно из главных направлений эволюции жесткокрылых, характерна для акмеодероидов (*Haplostethini*); максимизация проявляется у некоторых полицестоидов (*Thrincopygini*, *Polycestini*). По форме тела выделены 3 морфотипа (рис. 1): бупрестоидный (большинство групп), агрилоидный (у полицестин редок) и трахиоидный (некоторые *Sponsor*,

Paratrachys). Укорочение тела (трахизация, частный случай компактизации) проявляется параллельно во всех подсемействах златок и характерно для наиболее специализированных групп (*Polycestinae*: *Paratrachys*, *Agrilinae*: *Trachys*).

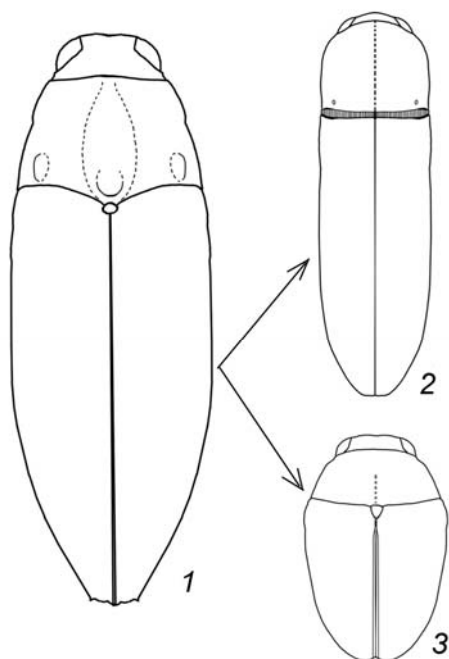


Рис. 1. Габитус *Polycestinae*
1 – бупрестоидный, 2 – агрилоидный, 3 – трахиоидный.

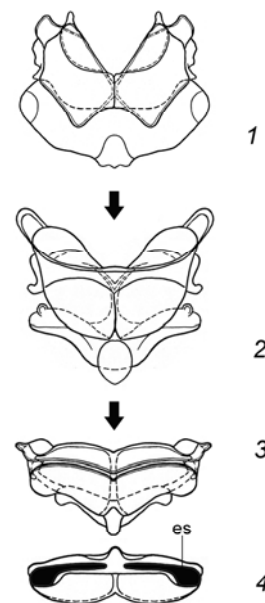


Рис. 2. Генезис мезонотума *Polycestinae*
1 – *Polycesta*; 2 – *Polycetes*; 3, 4, – *Acmaeodera*.

Поверхностная скульптура состоит из элементов разного происхождения – микро- и макроскульптуры. Микроскульптура (первичная скульптура) формируется поверхностными слоями экзокутикулы и определяет характерную металлическую (оптическую) окраску. Макроскульптура (вторичная скульптура) образована щетинконосными точками, состоящими из кутикулярной ямки, отверстия отростка трихогенной клетки (микроточки) с приподнятыми краями (гранулы) и волоска или его производных. Трансформация этих элементов определяет разнообразие типов скульптуры златок; за счет модификации точек образуются некоторые сложные структуры – пронотальная «кремальера» и краевые зубцы надкрылий. Характер макроскульптуры широко используется для видовой диагностики, однако из-за сильной изменчивости ее филогенетический вес невелик; это относится и к остальным габитуальным признакам.

Голова и ротовые органы. Строение головы типично для семейства; наибольшее значение для систематики имеют форма фронтотемпала, зависящая от размера и ориентации глаз, форма и расположение антеннальных впадин, строение наличника, присутствие продольной бороздки на лабруме. Ротовые органы демонстрируют тенденцию к слиянию элементов в связи с миниатюризацией, и их строение часто имеет адаптивный характер, снижающий их таксономический вес, хотя признаки некоторых структур используются для филогенетических реконструкций (Kolibáč, 2000). У *Harpostethini* выявлена недействительная синапоморфия – присутствие субантеннальной ямки.

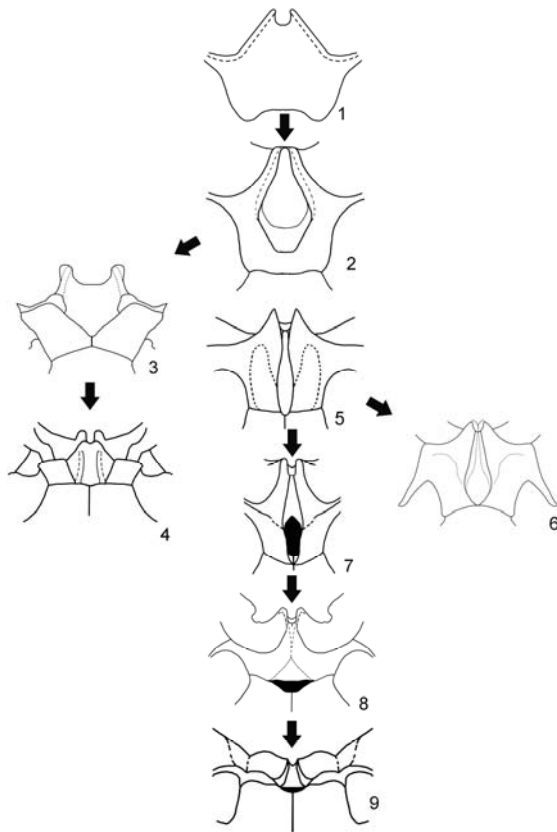
Антенны и антеннальные сенсорные органы. Строение антенн традиционно служило ключевым признаком для разграничения подсемейств

златок, однако, специальные исследования антеннальных структур ранее не проводились. Методами растровой электронной микроскопии автором было изучено строение антенн представителей многих родов и надродовых таксонов златок с целью анализа изменчивости, выявления трансформационных рядов и основных направлений морфогенеза и оценки значения антеннальных структур для систематики семейства (Volkovitsh, 2001). У златок найдено 7 основных типов антеннальных сенсилл, различающихся по строению и локализации, и 6 типов сенсорных органов, по расположению объединяемых в апикальные и боковые. Строение и положение сенсорных органов служат надежными таксономическими признаками, однако сходные образования могут принадлежать к разным трансформационным рядам и параллельно формироваться в разных филетических линиях. Сравнение антеннальных структур у златок и других семейств Elateriformia подтвердило обособленность *Vuprestoidea*. Выявлены 4 основных типа антеннальных структур златок: схизопоидный, юлоидный, бупрестоидный и халкофороидный; последние включают подтипы со свойственными им трансформационными рядами. Отдельные состояния признаков могут совпадать у представителей неродственных групп, но в целом трибы и подсемейства характеризуются определенными рядами изменчивости. Основные тенденции морфогенеза антеннальных структур у *Vuprestidae* – дифференциация сенсорных органов, их погружение в кутикулу, олигомеризация путем слияния боковых и апикальных органов и, иногда, редукции на проксимальных члениках. Морфогенез сенсорных органов сопровождается трансформацией члеников. По сходству антеннальных органов выделены группировки различного уровня, как правило, соответствующие формальным таксонам, но в некоторых случаях строение антенн противоречило систематическому положению. Антеннальные структуры позволили уточнить систематическую принадлежность и родственные связи многих таксонов родового и надродового ранга и в сочетании с другими признаками установить ряд новых триб и подтриб и усовершенствовать классификацию *Vuprestidae*.

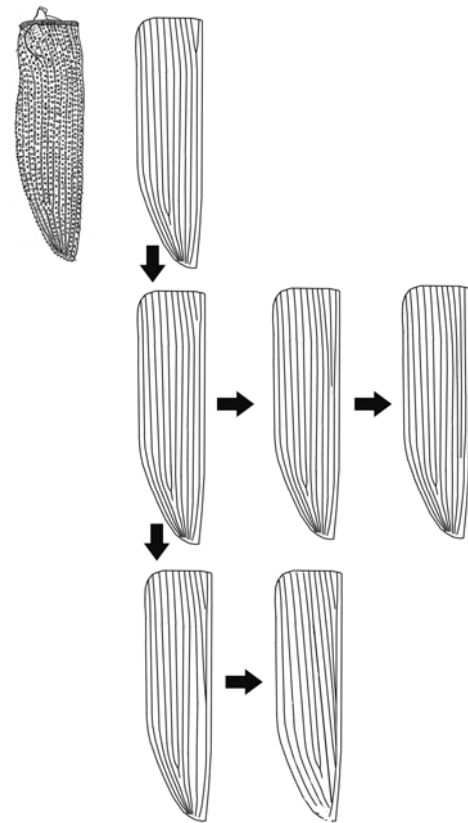
Антеннальные структуры *Polycestinae* соответствуют примитивным состояниям бупрестоидного типа. У них выявлены следующие типы и паттерны этих структур: 1) полицестоидный (просферинный, поликтезинный, хризофанинный, полицестинный), 2) тринкопигоидный, 3) акмеодероидный (акмеодеринный, паратрахиинный, мастогениинный). Генезис антеннальных структур полицестин идет в 2 направлениях, соответствующих полицестоидной и акмеодероидной линиям. Для полицестоидов характерны трансформация сенсорных органов в глубокие ямки, уменьшение их размеров и вентральное смещение апикальных ямок, а также погружение поверхностных сенсилл; для акмеодероидов – редукция сенсорных органов и развитие диморфизма, что, по-видимому, связано с миниатюризацией и усилением дистантной хеморецепции.

Грудь. Среди изученных структур, наибольшее значение для систематики полицестин имеют строение про-мезоторакального сочленения, в первую очередь интеркоксального отростка простернума и стернальной впадины мезовентрита, и мезонотума (рис. 2). Основное направление генезиса про-мезоторакального сочленения – усиление иммобилизации за счет модификации интерсегментных сочленовных структур, ведущее к повышению структурной целостности (компактизации) и усилению защитной функции. Генезис про-мезостернального соединения включает дифференциацию стернальной впадины и вершины

простерального отростка с развитием предвершинных выступов и сочленовных структур, удлинение отростка, углубление дистальной части впадины, подгибание мезовентрита и смещение ямки под метавентрит (рис. 3). На финальных стадиях морфогенеза фиксацию выполняет вершина отростка, обеспечивая ограниченную подвижность всего соединения. В пределах семейства златок выявлены следующие типы про-мезостерального соединения: схизоподоидный (*Schizopodinae*), юлодоидный (*Julodinae*), полицестоидный (*Polycestinae*), бупрестоидный (*Chrysochroinae*; *Buprestinae*), агрилоидный (*Agrilinae*) и галбеллоидный (*Galbellinae*). Таким образом, полицестины характеризуются особым типом про-мезостерального соединения.



3



4

Рис. 3. Основные направления генезиса мезовентрита у *Buprestidae*.

1 – *Schizopodinae*; 2 – *Julodinae*; 3 – *Polycestinae*; 4 – *Galbellinae*; 5, 7 – *Buprestinae*; 6 – *Chrysochroinae*; 8, 9 – *Agrilinae*.

Рис. 4. Трансформация бороздчатой скульптуры надкрылий у *Polycestinae*.

Надкрылья. Форма надкрылий зависит от габитуса и варьирует от бупрестоидной до трахиоидной (некоторые *Sponsor*, *Paratrachys*). В строении бокового края проявляются противоположные тенденции – гипертрофия подплечевого выступа или его редукция с образованием вырезки, а также костализация или декостализация дистальной части эпиплевр, всего бокового края и вершин. Формирование апикальных и маргинальных зубцов надкрылий происходит независимо путем деформации вершин и/или редукции нижнего края эпиплевр, что необходимо учитывать в филогенетических реконструкциях. В пределах подсемейства встречаются примитивный бороздчатый и вторичный точечный типы скульптуры, связанные переходными формами. Трансформация

бороздчатой скульптуры выражается в слиянии скутеллярной стриолы с дистальной частью 1-й бороздки и образовании дополнительной стриолы, гомологичной проксимальному отделу этой бороздки; дальнейшая трансформация связана с соединением 3-й и, иногда, последующих бороздок с комплексной 1-й бороздкой (рис. 4). При формировании точечной скульптуры происходят редукция верхних отделов колумелл, образующих ряды, и дисперсия щетинконосных точек междурадий по всей поверхности надкрылий.

Крылья. В основе анализа крыловых структур лежит модель, предложенная Федоренко (2006, 2009). Большинство крыловых структур несет выраженную адаптивную нагрузку и коррелирует с другими системами признаков. Направления их трансформации во многом зависят от размеров и габитуса: миниатюризация и трахизация вызывают удлинение крыла, редукцию жилкования и усложнение системы складок; максимизация ведет к сокращению вершинной мембраны, удлинению костального ребра и упрощению складок. Тем не менее, крыловые структуры предоставляют ценную информацию для таксономии и филогении.

Для полицестин характерна редукция анальной жилки *2A1* (*AA3a'*), сохраняющейся в рудиментарном состоянии у *Chrysophanini*, *Polycetesini* и *Polycestini*. Другая апоморфия – размыкание 2-й, а часто и 1-й, анальной ячейки, не уникальна. Крыловые структуры подтверждают обоснованность выделения полицестоидной и акмеодероидной филетических линий, установленных по антеннальным структурам.

У *Polycestinae* выявлено три основных морфотипа крыловых структур: 1) полицестоидный (поликтезинный, просферинный и полицестинный подтипы); 2) акмеодероидный (акмеодеринный, птосиминный и паратрахииновый подтипы); 3) мастогеноидный. В их генезисе проявляются следующие тенденции: 1) изменение контура крыла от бупрестоидного к трахиоидному; 2) редукция или склеротизация радиальной ячейки; 3) усиление костальной пружины, способствующей резкому сгибанию костального ребра при поперечном складывании крыльев; 4) проксимальное смещение радиомедиальной жилки *r-m* на вершины *Rr* и *Mr* с последующей редукцией и сближением концов этих жилок; 5) усиление склеротизации и микрорельефа вершинной мембраны в результате миниатюризации и развития поперечного складывания; 6) десклеротизация и редукция базальной части дистального отдела *CuP*; 7) полная редукция 2-й анальной жилки и переднего «мостика»; 8) раскрытие 1-й анальной ячейки; 9) обособление крылышка в югальной области; 10) формирование системы поперечных складок и восстановление поперечного складывания крыльев.

Наибольшее число плезиоморфий выявлено у *Chrysophanini* и *Polycetesini*. У просфероидов различия в крыловых структурах незначительны по сравнению с другими признаками. Масштаб трансформаций крыловых структур акмеодероидов намного выше, чем полицестоидов. Последовательная редукция *rc* и костализация переднего края у *Acmaeoderini* несомненно связаны с особым типом полета. Противоположная тенденция (укорочение костального ребра, удлинение вершинной мембраны и склеротизация *rc*) в связи с трахизацией и миниатюризацией проявляется у *Ptosimini*. Крыловые структуры примитивных групп подтверждают близкое родство *Acmaeoderini* и *Ptosimini*. Сходство крыловых структур *Harlostethini* и *Paratrachys* очевидно возникло под воздействием сходных эволюционных факторов – миниатюризации и трахизации.

Ноги. В строении ног выявлен единственный надежный признак, являющийся синапоморфией акмеодероидов – зубчатые коготки (у просфероидов и полицестоидов коготки простые). Остальные структуры (форма тазиковых покрывок, форма и вооружение голеней и лапок, степень развития тарзальных щеточек) сильно варьируют на видовом уровне.

Брюшко (абдомен). В строении абдомена полицестин проявляются преимущественно плезиоморфии – число наружных тергитов (7–8), уровень дифференциации и склеротизации тергитов и вентритов, примитивное стерно-элитральное соединение и др. Направления трансформации абдоминальных структур у полицестин совпадают с тенденциями их генезиса у *Vuprestinae* и *Chrysochroinae*. С другой стороны, некоторые абдоминальные признаки *Ptosimini* и *Acmaeoderini* соответствуют состояниям высокоспециализированных *Agrilinae* и *Galbellinae*, демонстрируя наиболее широкий спектр состояний среди златок. По составу, склеротизации и способу сочленения тергитов, форме T1, степени дифференциации латеротергитов, латеростернитов и парастернитов, стерно-элитральному соединению, развитию шва между вентритами V1–2, количеству и локализации кутикуляриев абдомен полицестин принадлежит к бупрестоидному морфотипу (Jendek, 2001). Из упомянутых признаков только глубоко выемчатый тергит T1 уникален для подсемейства. Среди прочих признаков большое значение имеют форма интерсегментного шва между вентритами V1–2 (S3–4) и анального вентрита V5 (S7). 7 наружных тергитов и обособленные латеротергиты поддерживают монофилию *Ptosimini*.

Копулятивный аппарат включает постабдоминальные сегменты 8–9 и наружные гениталии. Сегменты постабдомена соединены с гениталиями и между собой мембранами, образуют генитальную капсулу, в покое втянутую в полость брюшка, а в активном состоянии телескопически выдвигающуюся наружу. У самки S9 входит в состав яйцеграда, таким образом, постабдомен самца состоит из 4 (T8, T9, S8, S9), а самки – из 3 (T8, T9, S8) компонентов.

Гениталии самца. Постгенитальные сегменты сильно варьируют по форме и склеротизации на видовом уровне, лишь в строении T9 и S9 прослеживаются определенные тенденции трансформации, характерные для высокоспециализированных групп (*Paratrachys*, *Haplostethini*), однако используемые в филогенетических построениях синапоморфии (Kolibáč, 2000) являются гомоплазиями, обусловленными миниатюризацией. Полицестины характеризуются плезиоморфией – отсутствием пучков хет на вершинах парамер эдеагуса, сближающей их с *Schizopodinae* и *Julodinae*. Важная синапоморфия – сильная редукция вентральной аподемы тегмена и усиление склеротизации бокового канта впервые выявлена у *Tyndarini*. Направления эволюции эдеагуса в пределах подсемейства выявить сложно, так как в его строении проявляются противоположные тенденции – склеротизация или мембранизация, дифференциация или редукция структур.

Гениталии самки. Многие признаки гениталий самки связаны с особенностями яйцеградки и носят адаптивный характер, поэтому их филогенетическое значение, в отличие от диагностического, относительно невелико, однако в некоторых случаях они характеризуют таксоны высокого ранга (*Schizopodinae*, *Julodinae*, *Stigmoderini*).

Многообразие яйцеградов златок сводится к 2 основным типам – трубчатому и уритообразному и их модификациям, связанным переходными

формами. Для яйцеклада златок характерны отсутствие кокситов, сильная мембранизация и наличие двух пар стержневидных бакул, лежащих друг над другом (дорсальных и вентральных гемистернитов). В состав опорного аппарата также входят парапрокты, обеспечивающие телескопическое выдвижение яйцеклада и его поддержку в эвагинированном состоянии, что придает структуре подвижность и жесткость (рис. 5). У других жесткокрылых удлинение яйцеклада происходит за счет удлинения вальвифера, а эвагинация осуществляется путем выворачивания лишенных опорных структур сочленовных мембран. Таким образом, яйцеклад златок уникален для жесткокрылых и относится к особому бупрестоидному типу.

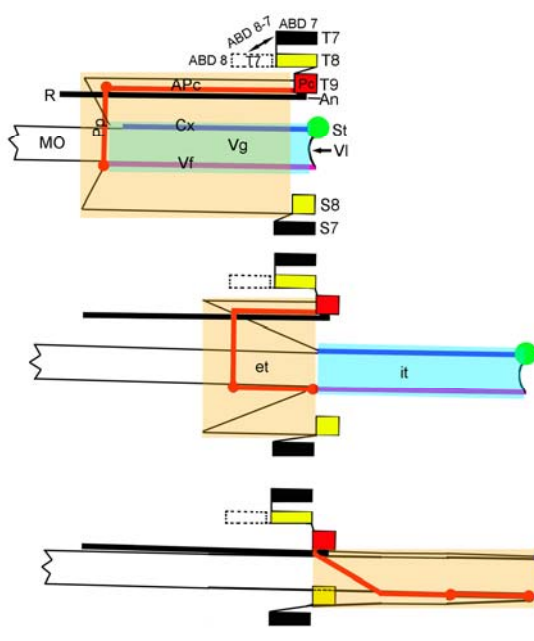


Рис. 5. Строение и схема эвагинации бупрестоидного яйцеклада.

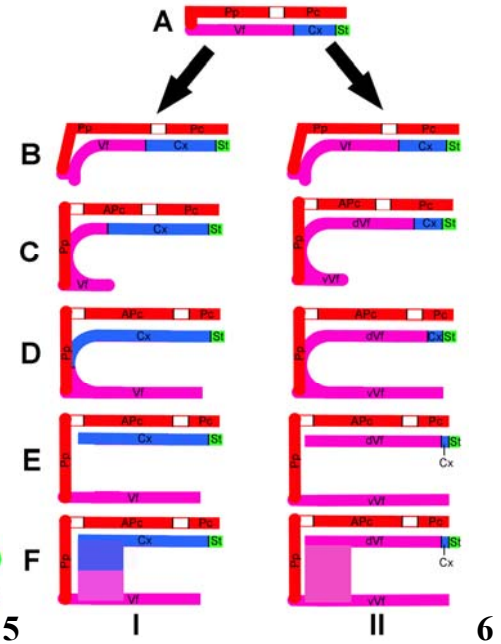


Рис. 6. Две гипотезы формирования бупрестоидного яйцеклада.

А – генерализованный яйцеклад *Elateriformia*, В–D – гипотетические анцестральные формы бупрестоидного яйцеклада, E – трубчатый, F – уритообразный яйцеклады.

Происхождение и гомология гемистернитов не вполне понятны. В генерализованном яйцекладе жесткокрылых вальвифер, парные кокситы и стили расположены последовательно, парапрокты причленяются к вальвиферу. В яйцекладе златок дорсальные гемистерниты, по-видимому, являются производными кокситов, а вентральные – вальвиферов, однако не исключено, что обе пары произошли из вальвифера (рис. 6). В уритообразных яйцекладах гемистерниты часто сливаются в единый базальный склерит.

У *Vuprestidae* встречаются 3 типа яйцекладов: 1) схизоподоидный (*Schizopodinae*), 2) юлодоидный (*Julodinae*) и 3) бупрестоидный (остальные подсемейства); последний отличается огромным многообразием форм в пределах родов и триб. Основные этапы эволюции бупрестоидного яйцеклада: 1) протобупрестоидный яйцеклад, возможно близкий к яйцекладу *Decliniidae* (неразделенные парапрокты, последовательно расположенные вальвифер, парные кокситы и стили) (рис. 6A); 2) примитивный бупрестоидный яйцеклад (разделение

парапроктов, редукция и смещение кокситов на дорсальную поверхность вагины, а вальвифера – на вентральную, образование вальв и боковых лопасти); 2а) схизопоидный яйцеклад (мембранизация склеритов, усиление вальвифера, частичная редукция кокситов полная – стилей); 3) бупрестоидный яйцеклад (слияние кокситов, образование дорсальных и вентральных гемистернитов) (рис. 6B–D); 3а) юлодоидный яйцеклад (склеротизация, усиление апикальных аподем, редукция стилей); 4) трубчатый яйцеклад (мембранизация, удлинение гемистернитов и всего яйцеклада, формирование внешней трубки) (рис. 6E); 4а) уритообразный яйцеклад (укорочение и базальное слияние гемистернитов, модификация всех структур) (рис. 6F). Предполагается, что трубчатый яйцеклад более примитивен, чем уритообразный, характерный для высокоспециализированных групп.

Анатомия, кариосистематика и молекулярные данные. Анатомические признаки златок (строение пищеварительной, репродуктивной и центральной нервной систем, мускулатуры брюшка) из-за недостатка сведений мало пригодны для систематики, но дают ценную информацию о родственных связях *Vuprestoidea* (Kasap, Crowson, 1975). Такие черты, как 6 криптонефрических мальпигиевых сосудов, парные цеки, локализация крипт и склеротизованный ректум подтверждают монофилию и изолированность *Vuprestoidea* от других элатериформных семейств. Некоторые признаки (строение семенников и сперматофорных желез, особенности брюшной мускулатуры) поддерживают сближение *Vuprestoidea* с *Dryopoidea* (*Byrrhoidea*).

Хромосомные числа установлены для 93 видов из 23 родов, 15 триб и 5 подсемейств златок, в т.ч. для 6 видов *Acmaeodera* и *Acmaeoderella* (Карагян, 2003), но большинство изученных таксонов относится к *Stigmoderini* (*Vuprestinae*) (Gardner, 1988). Роды подтрибы *Acmaeoderina* различаются по типам ассоциаций половых хромосом в кариотипах самцов (нео-XY или Xурr, последний найден только у *Acmaeoderella*) при почти одинаковом значении хромосомных чисел $2n = 18-20$. В одном роде иногда встречаются разные системы половых хромосом (*Capnodis*). Кариотипы *Acmaeoderina* близки к модальному для семейства значению $2n = 20$ ($18+Xур$), которое считается анцестральным для *Polyphaga*. Имеющиеся данные свидетельствуют о высокой изменчивости и недостаточной изученности кариологических признаков златок, что ограничивает их использование.

Молекулярные данные отрывочны, противоречивы и не дают серьезных оснований для пересмотра «классической» системы семейства. Результаты молекулярных исследований подтверждают самостоятельность *Polycestinae* и близкое родство *Vuprestoidea* и *Dryopoidea* (Hunt and al., 2007). В представленной этими авторами кладограмме *Polycestinae* (на примере *Acmaeoderini*) образуют сестринскую группу по отношению к *Vuprestinae*, однако из-за низкой репрезентативности результаты исследования малоинформативны.

3.2. Морфология преимагинальных стадий

Относительно подробно изучены только личинки златок. Сведения о строении яиц и куколок ограничены общими описаниями, преимущественно видов *Acmaeoderina*.

Личинка. Важность изучения личинок объясняется 2 причинами: 1) возможностью использования личиночных признаков в таксономии и филогении, и 2) необходимостью разработки диагностики личинок, как основной питающейся и вредящей стадии. С экологической и биоценологической точек зрения, личинки

играют гораздо более важную роль, чем взрослые жуки, являясь важнейшими компонентами пищевых цепей. В главе приведены описания основных личиночных структур (строение эпикраниума, ротовых органов, опорных площадок переднегруди, абдоминальных сегментов и дыхалец, вооружение провентрикулуса) и оценка их таксономического и филогенетического значения. Большинство личиночных признаков впервые используется для построения классификации и реконструкции филогении *Polycestinae*. Присутствие дополнительной максиллярной лопасти является единственной уникальной синапоморфией полицестоидов и акмеодероидов, в то время как у просфериоидов эта лопасть отсутствует (симплезиоморфия). Другая синапоморфия полицестин, одна пронотальная бороздка, не уникальна среди златок.

Выделены 5 морфо-экологических типов личинок златок: 1) схизоподоидный (*Schizopodinae*), 2) юлодоидный (*Julodinae*), 3) бупрестоидный (большинство *Polycestinae* и *Vuprestinae*, *Chrysochroinae*, *Galbellinae*), 4) агрилоидный (большинство *Agrilinae*), 5) трахиоидный (*Paratrachys*, *Trachyini*). Морфо-экологические типы отражают адаптации личинок к условиям обитания. В пределах основных морфотипов существуют формы, адаптированные к особенностям пищевого субстрата и часто различающиеся сильнее, чем личинки близких родов. Поэтому при анализе личиночных признаков необходимо выделять адаптивные и, условно говоря, инадаптивные признаки (Volkovitsh, 1996; Volkovitsh, Hawkeswood, 1999). К адаптивным признакам, отражающим экологическую специализацию, относятся форма тела, развитие двигательных бугорков, форма мандибул и лабиума, вооружение провентрикулуса; эти признаки имеют только диагностическое значение. Инадаптивные признаки отражают общность происхождения и имеют большое значение для филогении; к ним относятся строение ротовых органов, эпикраниума, антенн, дыхалец и пронотальных бороздок, присутствие или отсутствие провентрикулуса. Необходимость разграничения адаптивных и инадаптивных признаков можно проиллюстрировать на примере рода *Paratrachys*, который по форме тела жуков и личинок (адаптивные признаки) сходен с *Trachys* (*Agrilinae*), но отличается от них отсутствием пенициллуса на мандибулах, присутствием провентрикулуса, бупрестоидными дыхальцами и некоторыми другими инадаптивными признаками. Основным направлением эволюции личинок златок является дезэмбрионизация, упрощение строения, сопровождающееся редукцией ног, эндоскелета груди, дыхалец, провентрикулуса, вооружения ротовых органов и слиянием тергитов, стернитов и плейритов; эти трансформации обусловлены обитанием внутри пищевого субстрата. Редукция ног и переход к перистальтическому движению внутри личиночных ходов привели к формированию двигательных бугорков, терминальных отростков и поверхностных кутикулярных структур, слабо развитых у полицестин (кроме *Prospherini*).

Глава 4. Филогения

4.1. Исторический обзор

С конца 80-х годов прошлого века филогенетические реконструкции стали неотъемлемой частью таксономических ревизий златок, однако, в них анализировались родственные связи лишь отдельных таксонов с использованием ограниченного набора признаков. В зависимости от выбора анализируемых и внешних групп, положение одних и тех же таксонов на кладограммах обычно не

совпадало. Кладистический анализ филогенетических отношений подсемейств Buprestoidea с использованием большого числа признаков провел И. Колибач (Kolibáč, 2000). В семействе Buprestidae были выделены 3 главные филетические линии: полицестоидная (Polycestinae), бупрестоидная (Julodinae, Buprestinae) и агрилоидная (Sphenopterae, Galbellinae, Agrilinae); Schizopodinae в ранге семейства занимали на кладограмме базальное положение. Бупрестоидную и агрилоидную линии объединяет четкая синапоморфия – одиночная максиллярная лопасть (мала) у личинок, в то время как у Polycestinae имеются две лопасти, по мнению автора, гомологичные лацинии и галеа (симплезиоморфия). Однако, мала присутствует у личинок всех златок (Crawson, 1955), включая просфероидов, а дополнительная лопасть вторична и является общей синапоморфией полицестоидов и акмеодероидов. Другие спорные выводы – сближение Julodinae с Buprestinae (включающих Chrysochroinae), перевод Mastogeniini (Haplostethini) и некоторых родов Trachyini (Agrilinae) в Galbellinae, а Sphenopterini – в Agrilinae.

4.2. Методы филогенетического анализа

В основу реконструкции филогении и построения классификации Polycestinae положены принципы эволюционной систематики, т.е. система должна отражать родственные связи и эволюционную специфику монофиетических групп (Павлинов, 2005). При этом принимается широкое определение монофилии, допускающее как голо-, так и парафиетические группы. Для подкрепления и статистической оценки выделяемых группировок использовались методы кладистики. При реконструкции филогении применялся мануальный и компьютерный анализ признаков. Применение чисто компьютерных методов затруднено из-за отсутствия данных о малоизученных таксонах. Недостаток данных и изменчивость ряда признаков отразились на полноте заполнения исходной матрицы, что привело к генерированию кладограмм с неполным разрешением и многими политомическими узлами (рис. 7, 8). В ряде случаев для выяснения родственных отношений родов применялись методы априорного взвешивания признаков. На основе генерированных компьютерными методами кладограмм была построена компромиссная дендрограмма филогенетических отношений таксонов полицестин (рис. 8).

Кладистический анализ проводился в таксономической лаборатории USDA (NMNH, Вашингтон, США) с применением методов и программ, используемых в этой лаборатории. Заполнение матрицы осуществлялось в программе Microsoft Office 11 Excel; для машинной обработки данные конвертировались в формат программы MacClade 4. Для построения и анализа кладограмм использовались программы PAUP* v. 4.0 (Swofford, 2003), процедура «parsimony ratchet» (Nixon, 1999). Исходные кладограммы обрабатывались для получения обобщенной кладограммы с использованием следующих алгоритмов: 1) “strict consensus” (в процессе анализа менялся состав внешних групп) (рис. 7, 8); 2) “semistrict consensus” (все внешние группы); 3) “majority rule consensus” (все внешние группы). Также применялся метод вычисления байесовых вероятностей (“Bayesian tree”) с использованием программы «MrBayes 3.2», алгоритм “50 majrule consensus” (индекс PP, уровень поддержки клад). Значения PP > 0.95 рассматривались как высокий уровень поддержки. Для некоторых деревьев использовался метод случайного перераспределения данных или бутстреп для статистической оценки неслучайного характера топологии дерева (Павлинов, 2005).

4.3. Анализ признаков

В филогенетическом анализе использовались как бимодальные, так и полимодальные ординированные признаки. Их полярность определялась априорно на основе трансформационных рядов, обсуждаемых в гл. 3. Таксон-признаковая матрица включает 150 морфологических (118 имагинальных и 32 личиночных) и 2 неморфологических признака для 79 родов *Polycestinae* (3 малоизученных рода в анализ не включались).

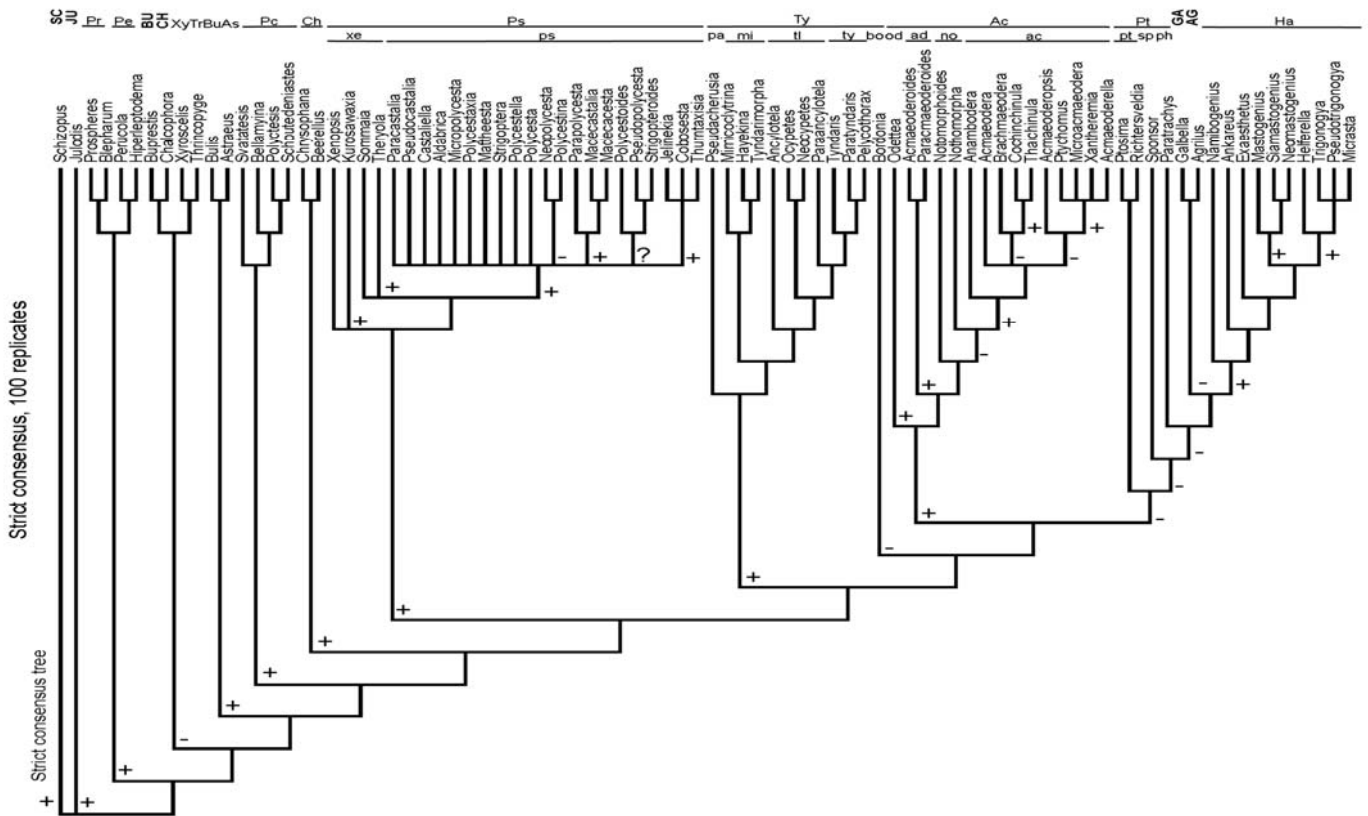


Рис. 7. Филогенетические отношения таксонов *Polycestinae* (алгоритм “strict consensus”, 100 replicates, 8047 trees: length: 971, CI: 0.50, RI: 0.75; RC: 0.40) (с включением всех внешних групп). «+» - монофилетические группы, «-» – полифилетические группы.

4.4. Филогенетические связи *Vuprestoidea* и подсемейств *Vuprestidae*

Родственные связи *Vuprestoidea* в системе *Elateriformia* до сих пор не вполне понятны, что создает проблему выбора внешних групп для проведения кладистического анализа (Bellamy, Volkovitsh, 2005). Попытки выявления близкородственных групп *Vuprestoidea* путем анализа различных групп признаков дают противоречивые результаты. Существуют 2 основные гипотезы о ближайших родственных связях златок: дасциллоидная и дрипоидная. Дасциллоидную гипотезу, основанную на сходстве жилкования и складывания крыльев *Schizopodinae* и *Dascillidae*, поддерживают исследователи, изучающие крыловые структуры. Однако эта гипотеза конфликтует с данными по другим группам признаков и не поддерживается большинством филогенетических реконструкций. Дрипоидная гипотеза подкреплена не только анализом различных систем морфологических признаков, но и молекулярными данными, поэтому она рассматривается как основная.

Предлагаемая схема филогенетических отношений подсемейств златок (рис. 10), построенная вручную, во многом сходна с кладограммой в работе Колибача (Kolibač, 2000). Внешние группы не входили в анализ, а каждое подсемейство, кроме Polycestinae, представлено одним родом (учитывалась изменчивость признаков в объеме всего подсемейства), поэтому эта сугубо гипотетическая и компромиссная схема носит предварительный характер.

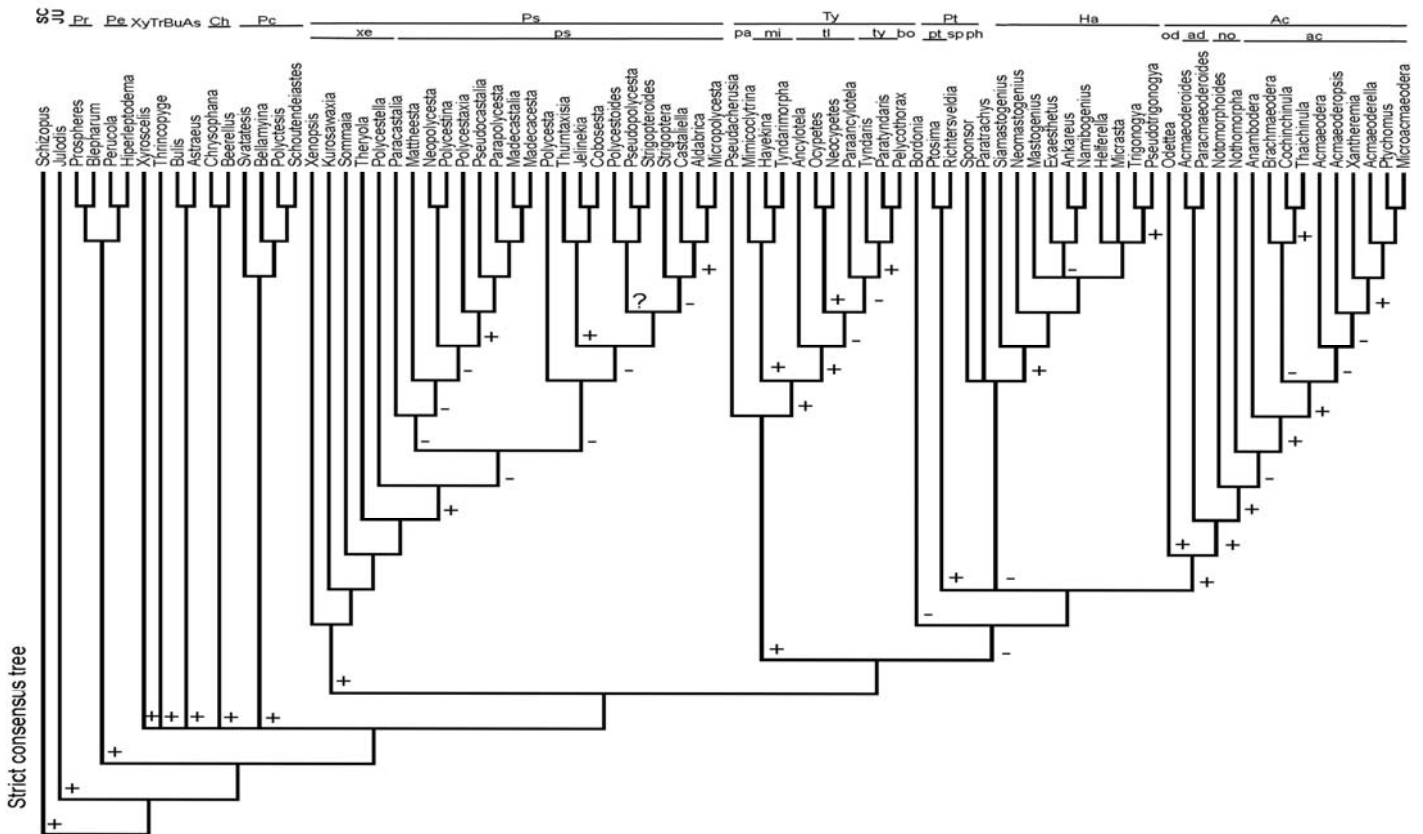


Рис. 8. Филогенетические отношения таксонов Polycestinae (без *Buprestis*, *Chalcophora*, *Galbella* и *Agrilus*), алгоритм “strict consensus”, 100 replicates.

Базальное положение на дендрограмме занимают Schizopodinae, характеризующиеся значительным числом плезиоморфий, а с другой стороны набором аутапоморфий, поддерживающих их монофилию и изолированное положение; ряд общих плезиоморфий сближает Schizopodinae с Julodinae. Монофилия Julodinae поддерживается уникальными синапоморфиями – особым типом покровных волосков, антеннальных структур, строением стеральной впадины, эдеагуса, яйцеклада и ряда личиночных структур. В некоторой степени Julodinae представляют собой промежуточное звено между Schizopodinae и остальными подсемействами, с которыми их объединяет заметная дифференциация антеннальных органов и стеральной впадины, бупрестоидный паттерн жилкования крыльев, редукция стемм и структура личиночных дыхалец. Монофилия Polycestinae подтверждается синапоморфиями в строении стеральной впадины и жилкования крыльев (полицестоидные морфотипы), дополнительной максиллярной лопастью личинки (кроме просфероидов), одиночной бороздкой пронотума. Монофилия комплекса (*Buprestinae*+*Chrysochroinae*)+*Galbellinae*+*Agrilinae* поддерживается следующими синапоморфиями: стеральная впадина сформирована мезо- и метавентритами; парастерниты отделены от

латеростернитов; параметры с субапикальными пучками хет. Уникальных синапоморфий Vuprestinae выявить не удалось, а большинство синапоморфий в работе Колибача ошибочны и основаны на ограниченном материале. Не исключено, что Vuprestinae представляют собой полифилетическую группу. Вопрос о самостоятельности Chrysochroinae остается открытым – их монофилия

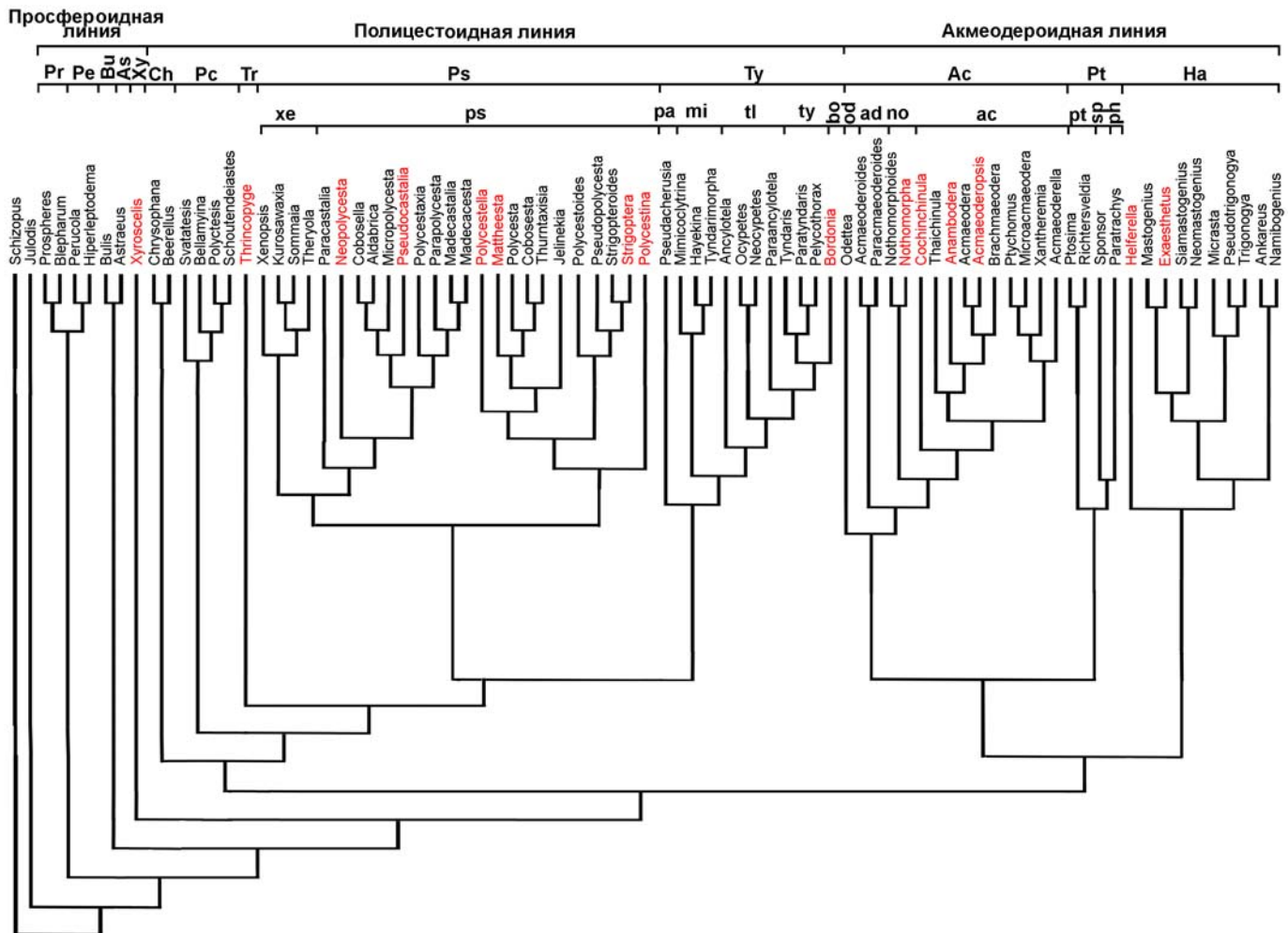


Рис. 9. Компромиссная дендрограмма филогенетических отношений таксонов Polycestinae. Шрифтом выделены роды, положение которых отличается от положения на исходной кладограмме (рис. 7).

поддерживается единственной синапоморфией – халкофороидными антеннальными органами. Монотипное подсемейство Galbellinae характеризуется уникальным строением простернума, небных и латеро-базального склеритов максилл личинок. Общие синапоморфии с комплексом Vuprestinae+Chrysochroinae: бупрестоидный тип строения стеральной впадины, габитус и дыхальца личинки (Volkovitsh, Bílý, 2001). Включению Galbellinae в агрилоидную линию (Kolibáč, 2000), помимо других признаков, противоречит отсутствие стеральной бороздки. Главная синапоморфия Agrilinae – присутствие стеральной бороздки или ее рудиментов, остальные признаки неуникальны, а некоторые из них являются широко распространенными гомоплазиями.

4.5. Филогения *Polycestinae*

Сравнение обобщенных кладограмм, полученных с помощью различных алгоритмов, позволяет выделить два крупных кластера, соответствующих полицестоидной и акмеодероидной линиям и обладающих общей синапоморфией – дополнительной максиллярной лопастью у личинок (рис. 6). Просфероиды характеризуются общей симплезиоморфией – отсутствием лопасти (личинки *Perucolini* и *Vulini* неизвестны, однако высокая поддержка клад *Prospherini*+*Perucolini* и *Astraeini*+*Vulini* позволяет предположить ее отсутствие) и являются парафилетической группой, представляющей собой амфитаксон (плезион) с неясной кладиристической структурой (Павлинов, 2005). Проведенный анализ подтвердил монофилию большинства триб и подтриб *Polycestinae*, за исключением *Polyctesini* (*sensu* Cobos, 1980), *Xenopsina*, *Tylaucheniina*, *Nothomorpha* и *Paratrachyini*. На Байесовом древе наиболее высокую поддержку получили клады, соответствующие *Vulini*+*Astraeini*, *Perucolini*, *Polycestini*,

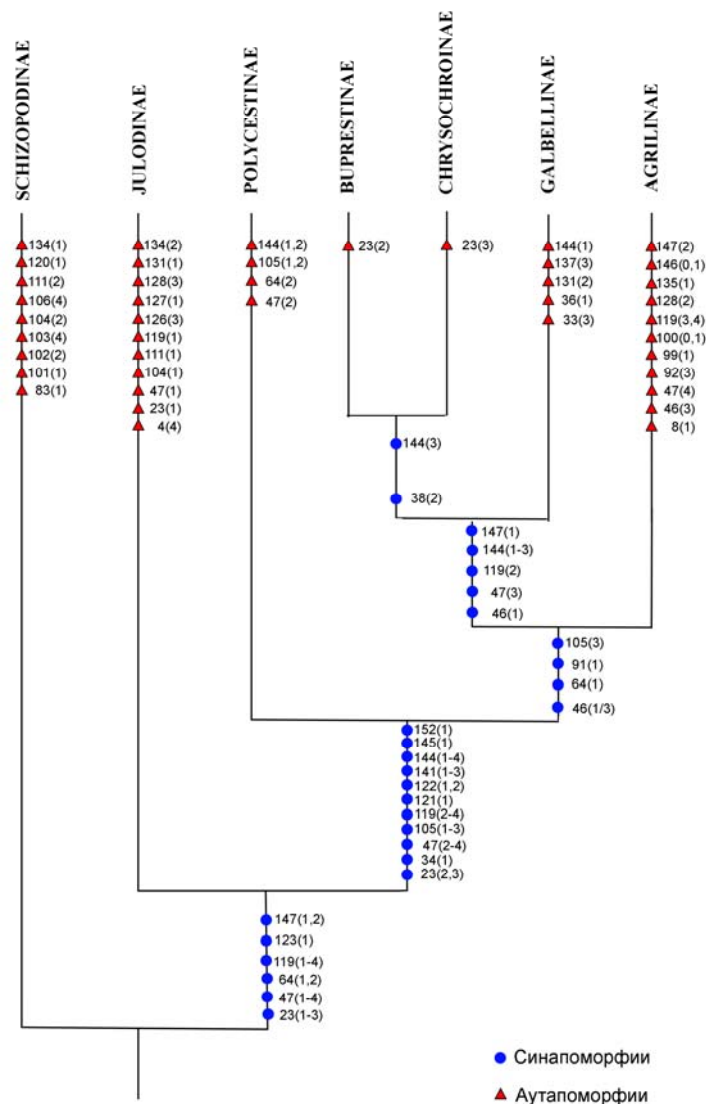


Рис. 10. Филогенетические отношения подсемейств златок.

Mymicoclytrinina, *Acmaeoderina* (PP = 1.00); *Prospherini*, *Acmaeoderini*, *Haplostethini*, *Tyndarina*, *Acmaeoderoidina*, *Ptosimina* (0.99); *Chrysophanini* (0.98); *Polyctesini* (*sensu* nov.) (0.97); *Tylaucheniina*+*Tyndarina* (0.95). В то же время ряд группировок на обобщенных кладограммах (*Xyroscelis*+*Thrincopege*, *Bordonia*+*Acmaeoderini*,

Paratrachys+*Haplostethini* и некоторые другие) носит искусственный характер, вероятно, в результате неполноты заполнения матрицы, поэтому в сомнительных случаях для выяснения филогенетических отношений родов использовался ограниченный набор «ключевых» признаков (Павлинов, 2005). Компромиссная дендрограмма представлена на рис. 9.

Глава 5. Географическое распространение

Из-за ограниченности материала по многим группам географическое распространение полицестин рассматривается в общих чертах. При анализе распространения использована система биогеографического деления Палеарктики и Неарктики А.Ф. Емельянова (1974, 1980), для остальных регионов – схемы флористического районирования А.Л. Тахтаджяна (1978) и зоогеографического районирования О.Л. Крыжановского (2002) с изменениями.

5.1. Распространение надродовых таксонов *Polycestinae*

Полицестины распространены всемирно, главным образом, в тропическом и субтропических поясах мира (табл. 1). В Северном полушарии некоторые виды достигают Южной Канады (*Polycesta*, *Acmaeoderina*, *Ptosima*, *Mastogenius*), в Южном – Новой Зеландии (*Prospheres*) и Патагонии (*Tyndaris*).

Просфероидная линия. Просфероиды обладают гондванским ареалом, охватывающим Австралазию (*Prospherini*, *Astraeini*, *Xygoscelidini*), Южную Америку (*Perucolini*) и крайний юг Африки (*Bulini*).

Полицестоидная линия. Полицестоиды характеризуются всемирным распространением, примитивные таксоны (*Chrysophanini*, *Thrinopygini*, *Polyctesini*) приурочены преимущественно к Северному полушарию. *Polycestini* демонстрируют космополитный тропическо-субтропический ареал, однако на его протяжении таксоны распределяются неравномерно, образуя несколько центров диверсификации. Представители трибы *Tyndarini* встречаются почти исключительно в Неотропике; лишь ареал рода *Paratyndaris* (*Tyndarina*) захватывает южную часть Неарктики.

Акмеодероидная линия. *Acmaeoderini* обладают палео-неогейским типом ареала (отсутствуют в Австралии) с четко выраженными центрами разнообразия в районах со средиземноморским типом климата и на аридных территориях, прилегающих к ним. *Ptosimini* встречаются на всех континентах, кроме Южной Америки, однако ареалы подтриб почти не перекрываются. *Haplostethini* распространены всемирно в тропических и субтропических областях; по числу видов наиболее богата фауна Неотропики.

5.2. Краткая характеристика ареалов надвидовых таксонов *Polycestinae*

На основе анализа распространения установлено 19 основных типов ареалов полицестин (табл. 2). По протяженности выделенные ареалы объединяются в 3 группы. Мультирегиональные ареалы (космополитный, палео-неогейский, голаркто-ориентальный и др.) охватывают более двух доминионов. Бирегиональные ареалы (палеотропический, австралазиатский, голарктический и др.) занимают территории двух соседних доминионов. Монорегиональные ареалы не выходят за пределы одного доминиона или даже области, хотя отдельные виды могут встречаться на переходных или смежных территориях соседних доминионов. Для большинства родов характерны узкие монорегиональные ареалы, например, ареал одного из крупнейших родов полицестин, *Acmaeoderella*, ограничен

Палеарктикой, фактически областью Древнего Средиземья; мульти- и бирегинальные ареалы встречаются значительно реже.

5.3. Характеристика фаун главных биогеографических доминионов

Австралийское царство (рис. 11, AUS). Ядро фауны, характеризующейся бедностью и высоким уровнем эндемизма, составляют просфериоды. В Северо-Восточной Австралии заметную роль играют выходцы из Юго-Восточной Азии; в Эремейской области полицестины практически отсутствуют, за исключением нескольких видов *Astraeus* в Южной Австралии.

Ориентальное царство (рис. 11, ORR). Ориентальная фауна значительно уступает остальным тропическим доминионам по числу видов, но сравнима с ними по числу родов. Основу фауны составляют палеотропические роды с центрами разнообразия либо в Юго-Восточной Азии, либо в Африке. Наиболее богата и разнообразна фауна регионов, лежащих западнее линии Уоллеса. В Полинезийской и Гавайской подобластях Пацифической области полицестины отсутствуют.

Табл. 1

Число родов и видов полицестин в главных биогеографических доминионах мира

Трибы / подтрибы	# родов	# видов	Регионы					
			AUS	NTR	ORR	AFR	NAR	PAL
PROSPHERINI	2	9	1/2		2(1)/7			
PERUCOLINI	2	2		2(2)/2				
BULINI	1	1				1(1)/1		
ASTRAEINI	1	55	1(1)/54		1/1			
XYROSCOLIDINI	1	2	1(1)/2					
CHRYSOPHANINI	2	4					2(1)/3	1/1
THRINCOPYGINI	1	3		1/2*			1/3	
POLYCTESINI	4	18			2/11	1/1		4(3)/10
POLYCESTINI	27	121	2/2	5(4)/41	7(5)/22	16(12)/36	1/16	5(2)/11
Xenopsina	4	11			3(3)/10			1(1)/1
Polycestina	23	110	2/2	5(4)/41	4(2)/12	16(12)/36	1/16	4(1)/10
TYNDARINI	12	61		12(11)/41			2/23	
Pseudacherusina	1	2		1(1)/2				
Mimicoclytrinina	3	8		3(3)/8			1/1*	
Tylaucheniina	4	9		4(4)/9				
Tyndarina	3	40		3(2)/20			1/22	
Bordoniina	1	2		1(1)/2				
ACMAEODERINI	15	703		1/101	6(3)/31	7(3)/165	5(4)/204	5(1)/242
Odetteina	1	1			1(1)/1			
Acmaeoderoidina	2	13					2(2)/13	
Nothomorphina	2	8				2(2)/8		
Acmaeoderina	10	681		1/101	5(2)/30	5(1)/157	3(2)/191	5(1)/242
PTOSIMINI	4	159	1/2	1/1*	3(1)/26	2(1)/118	1/4	3/12
Ptosimina	2	12		1/1*	1/4	1(1)/1	1/4	1/3
Sponsorina	1	120			1/2	1/117		1/1
Paratrachyina	1	27	1/2		1(1)/20			1/8
HAPLOSTETHINI	10	117	1/9	4(3)/58	5(2)/12	2(1)/24	3(1)/10	2/4
Всего	82	1254	7(2)/71	26(20)/246	26(11)/110	29(18)/345	15(7)/263	20(6)/280

Выделены эндемичные таксоны, в скобках указано число эндемичных родов; звездочкой (*) отмечены таксоны, выходящие за пределы основного ареала группы.

Афротропическое царство (рис. 11, AFR). Афротропическая фауна отличается наибольшим богатством и разнообразием, включая как палео-, так и неоэндемиков; ведущую роль играют акмеодероиды. Подавляющее большинство таксонов, в т.ч. эндемиков высокого ранга, распространено в Южноафриканской области; фауна Мадагаскарской области, превышающая ее по числу видов за счет многочисленных *Sponsor*, гораздо более однородна.

Табл. 2

Ареалы надвидовых таксонов Polycestinae

№ пп.	Тип ареала	Таксон
	Мультирегиональные	
1	Космополитный тропическо-субтропический	Polycestini, Haplostethini
2	Палео-неогейский	Acmaeoderini
3	Голаркто-палеотропико-австралийский	Ptosimini
4	Неотропико-голаркто-ориентальный	<i>Mastogenius</i>
5	Голаркто-ориентальный	<i>Ptosima</i>
6	Палеотропико-палеарктический	Polyctesini, Ptychomus
7	Ориентально-палеаркто- австралийский	<i>Paratrachys</i> (s.str.)
	Бирегиональные	
8	Палеотропический	<i>Schoutedeniastes, Strigoptera, Ptychomus (Paracmaeodera), Sponsor, Ankareus</i>
9	Афро-палеарктический	<i>Pseudocastalia, Thurntaxisia, Ptychomus (Acmaeotethya, Ptychomus), Xantheremia</i>
10	Ориентально-палеарктический	<i>Xenopsina, Microacmaeodera</i> (s.str.)
11	Австралазиатский	<i>Prospheres, Helferella, Paratrachys (Friendiella)</i>
12	Панамериканский	<i>Polycesta (Tularensia), Tyndarini</i>
13	Голарктический	Chrysophanini
	Монорегиональные	
14	Австралийский	Xyrosclidini, Astraeni
15	Ориентальный	<i>Xenopsis, Kurosawaxia, Sommaia, Polycestella, Polycestoides, Odetteina, Cochinchinula, Thaichinula, Siamastogenius, Neomastogenius, Blepharum</i>
16	Афротропический	Bulini, Paracastalia, Neopolycesta, Cobosella, Micropolycesta, Pseudopolycesta, Polycestaxia, Parapolycesta, Madecastalia, Madecacesta, Mattheesta, Cobosesta, Polycestina, Nothomorphina, Brachmaeodera, Richtersveldia, Namibogenius
17	Неотропический	Perucolini, Jelinekia, Agenjosiana, Kogania, Mimicoclytrinina, Bordoniina, Pseudacherusiina, Tylauchenina, Tyndaris, Pelycothorax, Exaesthetus, Pseudotrigonogya, Micrasta
18	Неарктический	<i>Beerellus, Thrincopygini, Acmaeoderoidina, Anambodera, Acmaeoderopsis, Trigonogya</i>
19	Палеарктический	<i>Bellamyina, Svatatesis, Polyctesis, Theryola, Strigopteroides, Acmaeoderella</i>

Неотропическое царство (рис. 11, NTR). Неотропическая фауна характеризуется присутствием эндемичных *Perucolini* и субэндемичных *Tyndarini* с 4 эндемичными подтрибами; ядро фауны составляют также виды *Acmaeodera*, *Polycesta*, *Micrasta* и *Mastogenius*. Наиболее своеобразна фауна Чилийско-Патагонской области.

Неарктическое царство (рис. 12, NAR). По числу видов неарктическая фауна немного превосходит неотропическую (возможно, за счет лучшей изученности), но заметно уступает ей по числу родовых и надродовых таксонов. Ядро фауны составляют *Acmaeodera* и близкие роды с заметным участием *Paratyndaris*, *Polycesta*, *Ptosima* и *Mastogenius*. Неарктическая фауна полицестин является преимущественно ксерофильной, большинство видов встречается в Калифорнийской и Колорадско-Мексиканской областях.

Палеарктическое царство (рис. 12, PAL). В Палеарктике отсутствуют эндемики надродового ранга, хотя по числу родов и видов ее фауна немного превосходит неарктическую, главным образом за счет ориентальных и афротропических элементов; ядро фауны составляют *Acmaeoderina*, в первую очередь виды *Acmaeoderella*. В связи с усилением континентальности и выклиниванием неморальной и субтропической зон в центральной части Евразии, некоторые роды образуют дизъюнктивные ареалы в Западной и Восточной Палеарктике (*Polycetes*, *Ptosima*). Наиболее разнообразна и многочисленна фауна полицестин Ирано-Туранской подобласти Сетийской области.

5.4. Современные центры разнообразия Polycestinae

В пределах биогеографических царств полицестины распределены неравномерно, образуя центры разнообразия (рис. 13), часто расположенные на границах соседних доминионов, что способствует фаунистическим обменам. Как правило, эти центры охватывают горные и смешанные территории, отличающиеся широким спектром климатических и физико-географических условий и растительных сообществ; фауна равнинных регионов более однородна.

Австралийское царство. На территории доминиона выделяются *восточноавстралийский* и *юго-западноавстралийский* центры разнообразия. По-видимому, они представляют собой фрагменты некогда единой биоты, разделившейся в результате аридизации Австралии в постэоценовое время.

Ориентальное царство. *Индокитайский* центр охватывает страны Индокитая и тропическую часть Китая, наиболее богата фауна Таиланда. Обилие примитивных таксонов при общей бедности видового состава дает основания считать эту территорию скорее рефугиумом, чем центром активной радиации полицестин. Очевидно, стабильность климата способствовала сохранению в фауне региона реликтовых групп.

Афротропическое царство. На территории доминиона выделяются *южноафриканский*, *мадагаскарский* и *восточноафриканский* центры. В отличие от изолированного на протяжении длительного времени Мадагаскара, южноафриканский и восточноафриканский центры сохраняют тесные фаунистические связи и включают значительное число общих видов. По-видимому, разделение этих центров произошло в результате усиления аридизации Африки в постмиоценовое время. Фауна Мадагаскара и Маскаренских о-вов носит типично островной характер – с бурной радиацией отдельных групп (*Sponsor*) при относительно бедном родовом составе.

Неотропическое царство. Включает *чилийско-патагонский* (чилийско-североаргентинский) и *центральноамериканский* центры. Последний представляет собой фрагмент *мадреанского* центра и не имеет самостоятельного значения.

Неарктическое царство. *Мадреанский* центр расположен на стыке Неарктики и Неотропики и является мощным очагом радиации ксерофильных *Acmaeodera* и близких родов *Acmaeoderina*.

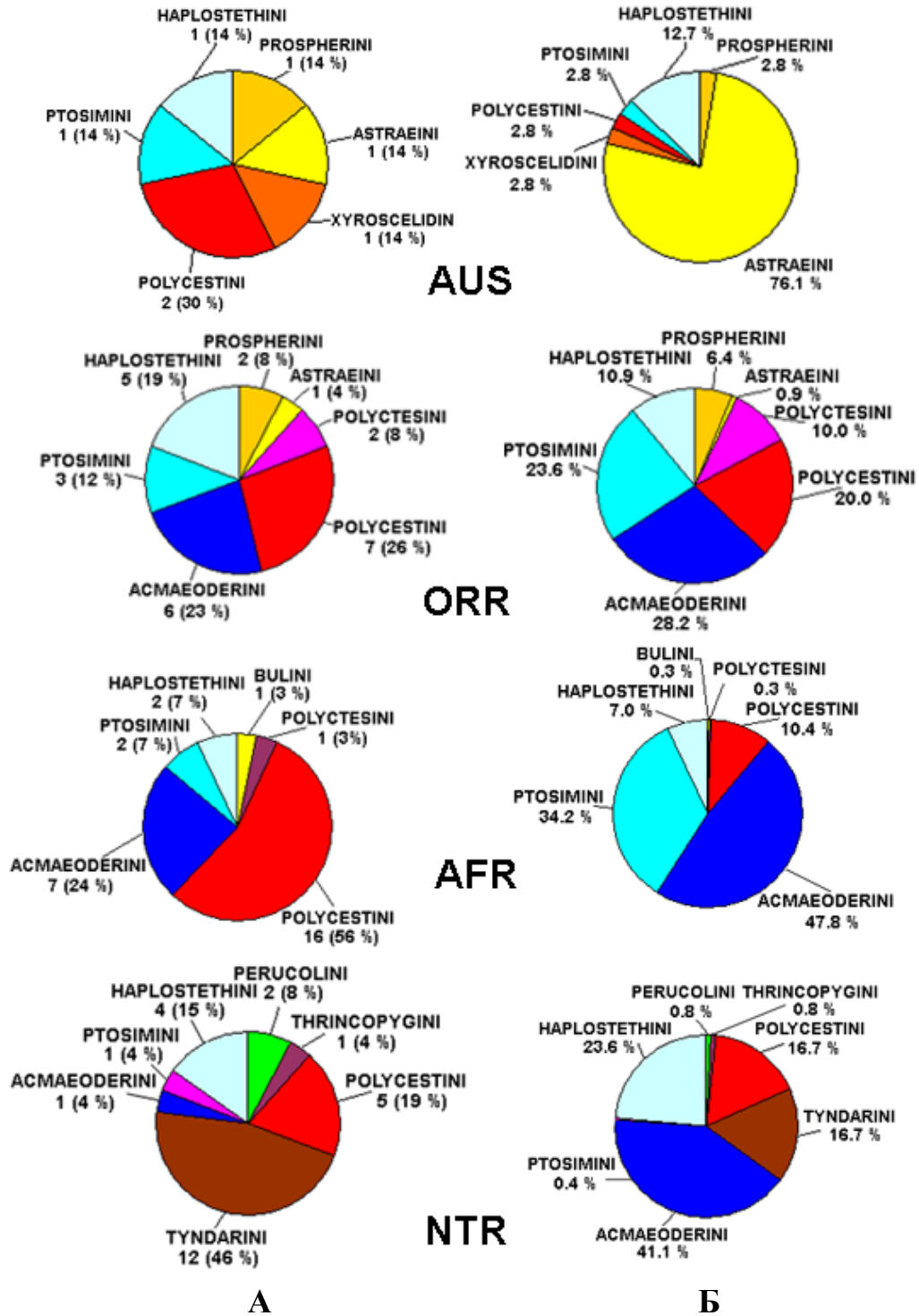


Рис. 11. Таксономический состав фаун основных биогеографических доминионов: А – роды, Б – виды (AUS – Австралийский, ORR – Ориентальный, AFR – Афротропический, NTR – Неотропический) (продолжение на рис. 12).

Палеарктическое царство. *Тетийский* (гесперийско-сетийский) центр расположен в западной части области Древнего Средиземья. В составе фауны преобладают виды *Acmaeoderina*, в первую очередь *Acmaeoderella*. Присутствие близких викарных видов некоторых родов в Западной и Восточной Палеарктике свидетельствует о том, что современный тетийский центр является фрагментом более крупного древнететийского центра, распавшегося в результате усиления континентальности и аридизации центральной части Евразии.

Из перечисленных центров разнообразия ведущую роль играют южноафриканский, мадагаскарский, мадреанский (более 100 видов в каждом), тетийский (около 80 видов) и, в меньшей степени, чилийско-патагонский и юго-западноавстралийский (20–40 видов при ограниченном числе родов). Большинство центров характеризуется средиземноморским и близкими к нему типами климата и растительности. Многие исследователи отмечали высокое таксономическое разнообразие биомов средиземноморского типа (БСТ) и выдвигали идею о возможной активизации видообразования под воздействием средиземноморского климата. Одна из гипотез, объясняющих этот феномен, рассматривает БСТ как «экологические или климатические острова» (Ackerly, 2009). С другой стороны, относительная стабильность условий в БСТ способствует выживанию реликтов, что заметно сказывается на таксономическом разнообразии. Возраст БСТ оценивается как позднеогеновый (10–5 млн. лет), т.е. они являются центрами современной (или относительно недавней) радиации. В противоположность БСТ, повышенное родовое разнообразие в индокитайском и восточноавстралийском центрах объясняется их ролью рефугиумов для выживания реликтов и мигрантов, а процветание некоторых групп в мадагаскарском центре – бурной радиацией в условиях островных биомов.

Глава 6. Образ жизни и трофические связи

6.1. Абиотические факторы

Подобно остальным златкам, большинство полицестин термо-, ксеро- и фотофильные насекомые, что определяет их географическое распространение, биотопическое и стациальное распределение. Вместе с тем, некоторые группы обитают во влажных тропических и субтропических лесах, рипарийных и прибрежных сообществах и даже в таких специфических экосистемах, как мангровые формации.

Температура и освещенность. Наиболее важным климатическим фактором в распространении и регуляции жизненного цикла полицестин служит температура. Большинство полицестин приурочено к субтропическим и тропическим областям Земного шара, лишь немногие виды проникают в теплоумеренные зоны суббореального пояса. В то же время таксономическое разнообразие полицестин, кроме *Acmaeoderini*, резко снижается в районах с экстремальными температурами, свойственными аридным и экстрааридным территориям. Во внетропических поясах максимальное разнообразие полицестин наблюдается в районах со средиземноморским или близкими к нему типами климата. У *Acmaeoderini* ксерофилизация является одной из главных эволюционных тенденций, что позволило им заселить огромные территории пустынь Старого и Нового Света, от тропических до холодноумеренных. Гораздо реже ксерофилизация проявляется в преимущественно мезофильных группах и сопровождается сменой кормовых растений, в частности переходом на доминанты

пустынных сообществ. В ее основе лежат как эколого-физиологические и этологические, так и морфологические механизмы. По-видимому, ксерофилизация связана с прогрессирующей аридизацией климата в неогене–плейстоцене.

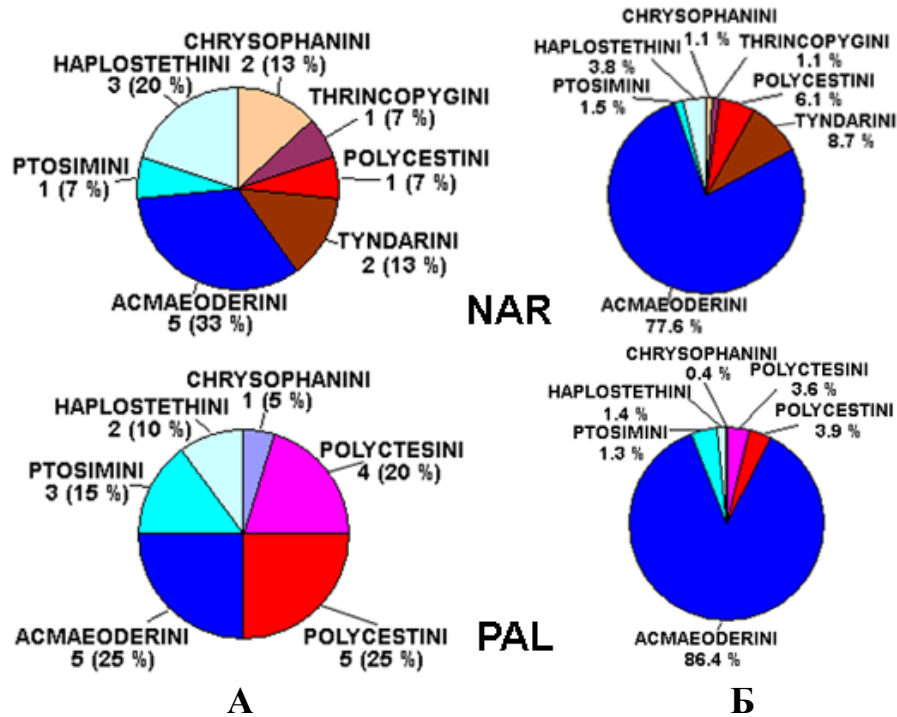


Рис. 12. Таксономический состав фаун основных биогеографических доминионов: А – роды, Б – виды (NAR – Неарктика, PAL – Палеарктика).

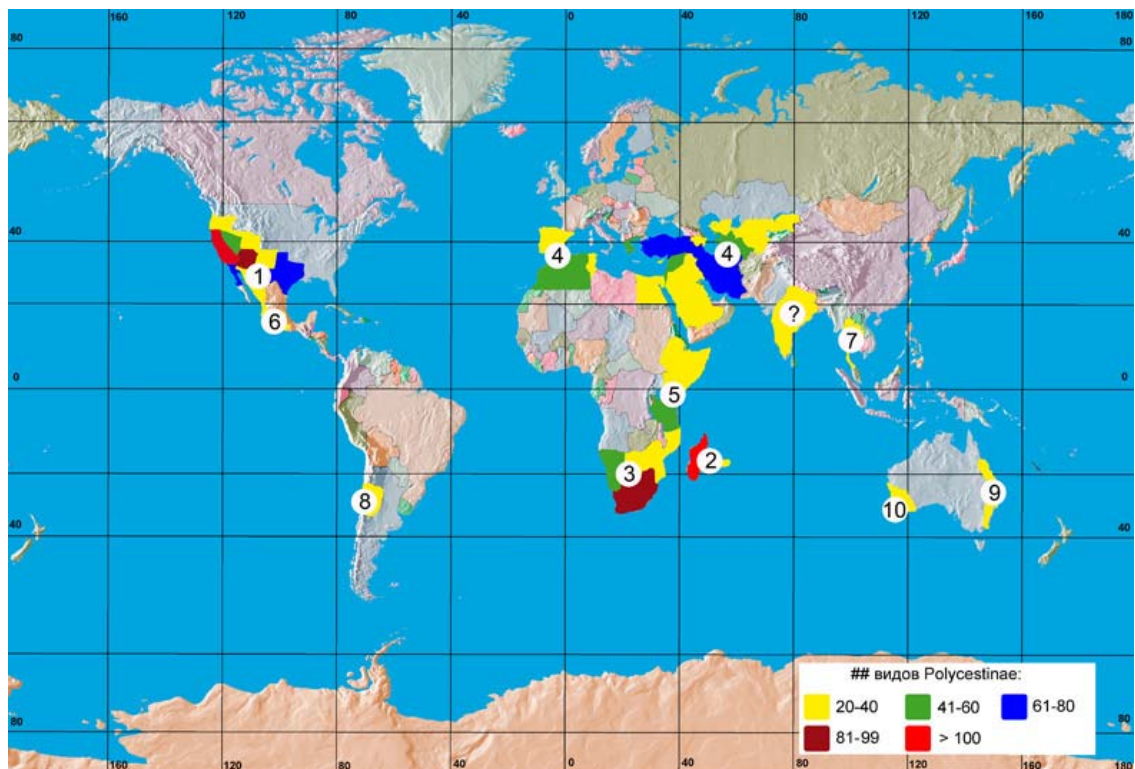


Рис. 13. Современные центры разнообразия полицестин. 1 – мадрейский, 2 – мадагаскарский, 3 – южноафриканский, 4 – тегийский, 5 – восточноафриканский, 6 – центральноамериканский, 7 – индокитайский, 8 – чилийско-патагонский, 9 – восточноавстралийский, 10 – юго-западноавстралийский, ? – «индийский».

Влажность. В гумидных регионах полицестины заселяют открытые станции с разреженной, часто склерофильной растительностью. Подобно другим ксилофагам, при дефиците влаги личинки впадают в факультативную, иногда многолетнюю диапаузу. Задержкой развития, вызванной дефицитом влаги, вероятно, объясняются случаи выхода жуков некоторых видов из деревянных изделий, поскольку самки не откладывают яйца на обработанную древесину.

6.2. Жизненный цикл

Немногочисленные сведения о продолжительности и особенностях жизненного цикла полицестин имеются лишь для отдельных видов сельскохозяйственных и лесных вредителей. Поскольку продолжительность личиночной стадии напрямую зависит от влажности кормового субстрата, она может растягиваться на многие годы. В условиях достаточного увлажнения мелкие и средние виды, особенно развивающиеся в живых древесных тканях и на травянистой растительности, проходят цикл развития в течение 1 года; крупные виды, питающиеся мертвой сухой древесиной, развиваются 2–4 года, подобно представителям других подсемейств златок. Очевидно, задержка развития способствует выживанию вида в неблагоприятных условиях.

6.3. Трофические связи

Имаго. Для развития гонад жукам необходимо дополнительное питание. Большинство жуков питается вегетативными органами, обычно листьями, реже – корой побегов различных растений, на которых часто развиваются их личинки. В некоторых группах распространена антофагия (*Asmaeoderini*); у *Xyroscelis* отмечена уникальная для златок лимфофагия. Структура имагинальных трофических связей проанализирована только для антофагов трибы *Asmaeoderini* палеарктической фауны, у которых отмечено отсутствие специализации в выборе систематических групп кормовых растений, хотя наблюдается явное предпочтение представителей некоторых семейств (Волкович, Лобанов, 1997).

Личинки. Кормовые растения установлены для личинок 285 видов (22.9 % видового состава) из 32 родов (39.0 %) полицестин (табл. 3); на уровне триб неизвестны кормовые растения *Regicolini*. Учитывая высокий процент полифагов среди видов с установленными трофическими связями, можно предположить, что спектр кормовых растений представителей большинства родов намного шире, чем известно в настоящее время.

Пищевая специализация. Хотя для многих видов известен только один вид кормовых растений (даже среди сравнительно хорошо изученных *Asmaeoderina* такие виды составляют 56 %), доля монофагов среди полицестин, по-видимому, крайне невелика и их следует считать условными монофагами. Анализ трофических связей многоядных видов показал преобладание полифагов (27 % видов среди *Asmaeoderina*) и олигофагов (17 % видов). Ограниченные пищевые режимы свойственны либо древним, реликтовым группам (*Prospherini*, *Bulini*, *Xyroscelidini*, *Thrinopygini*, *Chrysophanini*), либо высокоспециализированным и процветающим в настоящее время таксонам (*Asmaeoderina*, *Paratrachyina*). В первом случае ограничение трофических связей, вероятно, обусловлено вымиранием древних групп растений, а во втором – со специализацией и радиацией в современных условиях. Характер трофических связей многоядных видов определяется структурой растительных сообществ, составом доминирующих таксонов и жизненных форм растений. По сравнению с открытоживущими филлофагами, ксилофаги обладают гораздо более низкой избирательностью.

Способы (типы) питания. Личинки всех златок, включая полицестин, являются фитофагами, за редкими исключениями питающимися вегетативными органами растений, в первую очередь древесными тканями (ксилофагия). Ксилофаги и флоэмофаги составляют подавляющее большинство во всех систематических группах полицестин, за исключением *Paratrachys*. В отличие от многих других ксилобионтов, личинки златок не заселяют сильно разложившуюся древесину, развиваясь в сухой мертвой, отмирающей и живой древесине. По-видимому, исходным для полицестин было питание отмирающей и мертвой древесиной, характерное для большинства примитивных групп. Питание живыми растительными тканями распространено в эволюционно продвинутых группах, в первую очередь у листовых минеров (*Paratrachys*), хаме- и хортобионтов (многие *Acmaeoderina*). Переход от питания мертвой древесиной к питанию живыми тканями сопровождается редукцией провентрикулуса, укорочением и упрощением цек и задней кишки. Ризофагия распространена в ксерофильных группах, позволяя личинкам развиваться в доминирующих в пустынных сообществах полукустарниках и кустарничках с их мощной корневой системой. Филлофагия отмечена в родах *Paratrachys* и *Xyroscelis* (личинки последних развиваются в деревянистых осях фронд *Macrozamia*, хотя этот способ питания скорее является частным случаем ксилофагии). Каулофагия встречается только в нескольких наиболее эволюционно продвинутых видовых группах *Acmaeoderella*. Единственный случай стробилофагии в шишках *Pinus* известен у *Chrysophana conicola* VanD. Морфологической дифференциации по имагинальным признакам в перечисленных группах выявить не удалось. Различия в форме тела, строении ротовых органов и вооружении провентрикулуса в зависимости от твердости пищевого субстрата выявлены у личинок, однако разные морфо-экологические типы часто встречаются в пределах одного рода *Acmaeoderella* (Волкович, 1979). Единственное исключение – трахиоидные минирующие личинки *Paratrachys*, резко отличающиеся от личинок других групп.

Распределение по жизненным формам кормовых растений. Большинство полицестин трофически связано с древесно-кустарниковой растительностью (дендро- и тамнобионты); хаме- и хортобионты достоверно известны только среди *Acmaeoderina*. Число хамебионтов, заселяющих полукустарники и кустарнички, и хортобионтов заметно возрастает в аридных регионах, особенно в холодно- и теплоумеренных пустынях, однако в тропических и субтропических пустынях доминируют дендробионты. Среди дендрофагов особый интерес представляет небольшая группировка обитателей рипарийных и прибрежных сообществ, в том числе мангров, включающая по крайней мере 9 видов из 3 триб. Предположительно, адаптации к мангровым сообществам, существовавшим уже в начале позднего мела, способствовали расселению некоторых групп полицестин в тропических областях.

Распределение по таксонам кормовых растений. Общая картина для подсемейства соответствует распределению голарктических *Acmaeoderini* (Волкович, Лобанов, 1997). Имеющиеся данные позволяют выявить некоторые особенности пищевых связей родовых и надродовых таксонов полицестин. В их пищевом рационе доминируют двудольные покрытосемянные (более 90 % установленных трофических связей). Особый интерес представляют трофические связи жуков и личинок *Xyroscelis* с цикадофитами рода *Macrozamia* (*Zamiaceae*). Среди *Pinopsida* наиболее древними следует считать связи реликтовых групп

Prospherini и Bulini с Araucariaceae и Podocarpaceae, остатки этих хвойных известны с конца юры – нижнего мела. На однодольных отмечено около 10 видов, но

Табл. 3

Трофические связи личинок Polycestinae

Таксоны Polycestinae			Кормовые растения	
Триба/Подтриба*	Род**	% изуч. видов	Кол-во сем.	Семейства
Prospherini (2/2)	<i>Prospheres</i> (4/2)	50	1	Araucariaceae
	<i>Blepharum</i> (5/1)	20	1	Podocarpaceae
Perucolini (2/0)				
Bulini (1/1)	<i>Bulis</i> (1/1)	100	1	Podocarpaceae
Astracini (1/1)	<i>Astraeus</i> (53/4)	7.5	4	Casuarinaceae, Myrtaceae, Proteaceae, Pittosporaceae
Xyrosclidini (1/1)	<i>Xyrosclis</i> (2/2)	100	1	Zamiaceae
Thrincopygini (1/1)	<i>Thrincopyge</i> (3/3)	100	1	Nolinaceae
Chrysophanini (2/2)	<i>Chrysophana</i> (3/3)	100	1	Pinaceae
	<i>Beerellus</i> (1/1)	100	1	Cupressaceae
Polyctesini (4/3)	<i>Svatatesis</i> (1/1)	100	1	Fagaceae
	<i>Bellamyina</i> (1/1)	100	1	Anacardiaceae
	<i>Polyctesis</i> (6/2)	33.3	1	Anacardiaceae
Polycestini (27/5) Xenopsina (4/0) Polycestina (23/5)	<i>Cobosella</i> (2/1)	50	1	Anacardiaceae
	<i>Polycesta</i> (55/18)	32.7	20	Fagaceae (6), Fabaceae (5)***
	<i>Thurntaxisia</i> (3/1)	66.7	3	Fagaceae, Anacardiaceae, Oleaceae
	<i>Strigopterooides</i> (3/2)	66.7	2	Platanaceae, Fagaceae
	<i>Strigoptera</i> (11/1)	9.1	2	Bombacaceae, Rhizophoraceae
Tyndarini (12/2) Pseudacherusiina (1/0) Mimicoclytrinina (3/0) Tylaucheniina (4/0) Tyndarina (3/2) Bordoniina (1/0)	<i>Tyndaris</i> (3/1)	33.3	2	Rhamnaceae (1)
	<i>Paratyndaris</i> (36/9)	25	3	Rhizophoraceae (1), Fabaceae (13)
Acmaeoderini (15/7) Odetteina (1/0) Acmaeoderoidina (2/1) Nothomorphina (2/0) Acmaeoderina (10/6)	<i>Acmaeoderoides</i> (12/2)	16.7	1	Simmondsiaceae
	<i>Acmaeodera</i> (300/77)	25.7	32	Fabaceae (23), Fagaceae (19), Rosaceae (17)***
	<i>Acmaeoderopsis</i> (14/7)	50	4	Fabaceae (6)
	<i>Ptychomus</i> (205/49)	23.9	23	Fabaceae (34), Fagaceae (13), Rosaceae (11)***
	<i>Microacmaeodera</i> (12/1)	8.3	1	Fagaceae
	<i>Xantheremia</i> (15/14)	93.3	6	Fabaceae (14)***
<i>Acmaeoderella</i> (123/59)	48	34	Fabaceae (32), Apiaceae (32), Asteraceae (20)***	
Ptosimini (4/3) Ptosimina (2/1) Sponsorina (1/1) Paratrachyina (1/1)	<i>Ptosima</i> (11/6)	54.5	3	Rosacea (7), Fabaceae (4), Fagaceae (1)
	<i>Sponsor</i> (120/1)	0.8	1	Fabaceae
	<i>Paratrachys</i> (25/4)	16	1	Moraceae
Haplostethini (10/4)	<i>Mastogenius</i> (40/7)	17.5	6	Fagaceae (3), Fabaceae (3)***
	<i>Helperella</i> (16/1)	6.3	1	Sapindaceae
	<i>Trigonogya</i> (1/1)	100	1	Oleaceae
	<i>Micrasta</i> (23/1)	4.3	1	Euphorbiaceae
32 (39.0 %) рода	284 (22.9 %) видов			

* В скобках общее число родов / число родов с известными кормовыми связями.

** В скобках общее число видов / число видов с известными кормовыми связями.

*** Только доминирующие семейства.

большинство связей вероятно вторично. Специализированными фитофагами однодольных семейства Nolinaceae являются виды неарктической трибы Thrincorygini. Среди двудольных более половины кормовых растений полицестин составляют Rosidae (51.2 %), за ними с большим отрывом следуют Dilleniidae (14.7 %) и Hamamelididae (12.5 %). Однако на уровне родов и триб структура трофических связей высших таксонов полицестин с Rosidae (24.7 и 20.0 %) и Hamamelididae (19.2 и 20 %) выглядит достаточно сходной. Среди Hamamelididae подавляющее большинство видов связано с Fagaceae, среди Dilleniidae – с Moraceae; среди Rosidae – с Fabaceae, Rosaceae и Anacardiaceae. Наиболее богатые комплексы полицестин выявлены на ландшафтно-доминантных родах растений: *Quercus* (47 видов) и *Acacia* (41); заметно беднее комплексы на *Pistacia* (19 видов), *Prosopis* (16), *Prunus* (15) и *Ficus* (14). На Magnoliidae отмечен единственный вид *Mastogenius*; отсутствуют данные о связях полицестин с Ranunculidae.

Трофические связи надродовых таксонов полицестин. Просфериоды сохранили древние связи с мезозойскими реликтами – Araucariaceae, Podocarpaceae и даже Cuscutopsida; лишь наиболее специализированные Astraeni развиваются на покрытосемянных. Среди полицестоидов предположительно древние связи с голосеменными (Cupressaceae и Pinaceae) сохранили представители примитивной трибы Chrysophanini. Необычны трофические связи неарктических Thrincorygini (однодольные семейства Nolinaceae). Сведения о кормовых растениях Polycestini и особенно Tynadarini ограничиваются преимущественно голарктическими видами, развивающимися исключительно на покрытосемянных; определенное сходство с ними демонстрируют Naplostethini. У Ptosimini пищевая специализация идет в разных направлениях, трофические связи видов самого крупного рода, *Sponsor*, практически не известны. Среди кормовых растений Ptosimina заметно доминируют Rosaceae, некоторые полифаги развиваются также на Fabaceae и Fagaceae (*Quercus*). Все виды *Paratrachys* с установленными кормовыми связями являются специализированными филофагами-минерами на *Ficus* (Moraceae). Спектр кормовых растений Астаеодерини охватывает 158 родов из 50 семейств, 42 порядков, 9 подклассов голосемянных и покрытосемянных, питание на голосемянных (например, на *Ephedra*) считается вторичным.

6.4. Хозяйственное значение

Из-за невысокой численности хозяйственное значение полицестин, в отличие от других групп златок, относительно невелико. Большинство ксилофагов относится к второстепенным вредителям древесно-кустарниковой растительности, отдельные виды отмечены как вредители технической древесины. Некоторые виды Астаеодерина указаны в качестве вредителей сельскохозяйственных, орехоплодных и плодовых культур, лесных и городских насаждений, полезащитных полос, тугайных лесов, пастбищных и пескоукрепительных растений в аридных регионах. Антофильные Астаеодерини возможно являются опылителями, поскольку длинное и густое опушение удерживает пыльцевые зерна на поверхности тела. Вместе с тем Астаеодерини – одна из наиболее многочисленных групп фитофагов-эндобионтов в пустынных экосистемах, выполняющая важную роль в деструкции растительных остатков. Как показал пример ясеневой златки (*Agrilus planipennis* Fairm., ЯИУЗ), нанесшей огромный ущерб ясеням в городских насаждениях Москвы и лесах США и Канады в начале этого века, случайная интродукция даже не имевших большого хозяйственного значения видов златок может привести к серьезным последствиям.

Глава 7. Классификация

7.1. Исторический обзор (табл. 4)

Система подсемейства Polycestinae была в основном разработана А. Кобосом (Cobos, 1955, 1980, 1981), который рассматривал Acmaeoderini, Thrincopygini и Mastogeniini (Haplostethini) как самостоятельные подсемейства. В системе Р. Холинского (Holynski, 1993) Polycestinae объединялись с Buprestinae, полицестоидные таксоны были представлены 3 трибами с 14 подтрибами, при этом

Табл. 4

Основные версии классификации златок подсемейства Polycestinae

Cobos (1955, 1980, 1981), Bellamy, 1985	Holynski, 1988, 1993	Volkovitsh (2001) ¹ ; Bellamy (2003, 2008) ²	Volkovitsh, (sensu novum)
BUPRESTIDAE	BUPRESTIDAE	[BUPRESTOIDEA] ²	BUPRESTIDAE
POLYCESTINAE	BUPRESTINAE	BUPRESTIDAE	POLYCESTINAE
Astraeusini	Acmaeoderini	POLYCESTINAE	<u>Prospheroid lineage</u>
Tylauchenini	Acmaeoderina	<u>Acmaeoderoid lineage</u>	Prospherini
Tyndarini	Thrincopygini	Mastogeniini ¹	Perucolini
Ptosimini	Nothomorphina	(Haplostethini) ²	Bulini
Paratrachysae	(=Xyroscehidina)	Acmaeoderini	Astraeini
Ptosimae	Paratrachydina	Odetteina	Xyroscehidini
Polyctesini	Ptosimina	Nothomorphina	<u>Polycestoid lineage</u>
Acherusini	(= Acmaeoderoidina)	Acmaeoderoidina	Thrincopygini
Pseudacherusini	Mastogeniina	Acmaeoderina	Chrysophanini tr.n.
Xyroscehini	Thrincopygina	Ptosimini	Polyctesini
Perucolini	Perucolina	Paratrachyini	Polycestini
Prospherini	Polyctesina	<u>Polyctesioid lineage</u>	Xenopisna Volk.
Polycestini	Agaeocerina	Thrincopygini	Polycestina
	(Buprestinae)	Chrysophana gen.gr.	Tyndarini
ACMAEODERINAE	Tyndarini	Polyctesini	Pseudacherusiina
Acmaeoderini	Tyndarina	<u>Polycestoid lineage</u>	Mimicoclytrinina
Nothomorphini	Acherusina	Bulis gen.gr.	Tylaucheniina
Acmaeoderoidini	Tylauchenina	Perucolini ²	Tyndarina
	Prospherina	Polycestini (вкл.	Bordoniina str.n.
THRINCOPYGINAE	Astraeina (incl.	Bilyesta ²)	<u>Acmaeoderoid lineage</u>
Thrincopygini	<i>Bulis</i>)	Tyndarini	Acmaeoderini
	Incertae Sedis	Tylauchenina	Odetteina Volk.
MASTOGENINAE	Pseudacherusina	Tyndarina	Acmaeoderoidina
Mastogenini		Acherusiina ¹	Nothomorphina
		(Mimicoclytrinina ²)	Acmaeoderina
		Pseudacherusiina	Ptosimini
		“Australian” lineage	Ptosimina
	Buprestini	Xyroscehini	Sponsorina str.n.
	Polycestina	Prospherini	Paratrachyina
	(вкл. <i>Microcastalia</i>)	Astraeusini ¹	Haplostethini
BUPRESTINAE	Anthaxiini	(Astraeini) ²	
Anthaxiini (<i>Odettea</i>)	Bubastina (incl.	Incertae Sedis	BUPRESTINAE
	<i>Chrysophana</i>)	Perucolini ¹	Stigmoderini
			<i>Bilyesta</i>

Polycestini были переведены в состав Vuprestini, а род *Chrysophana* – в подтрибу Bubastina (Anthaxiini sensu Holynski). На основе изучения антеннальных структур (Volkovitsh, 2001) в составе Polycestinae были установлены 3 филетические линии – акмеодероидная, поликтезиоидная и полицестоидная; Xyrosclidini, Prospherini и Astrapini были помещены в отдельную «австралийскую» линию, позднее выделенную в просфероидную линию. Асмаеодероидни и Nothomorphini в ранге подтриб вошли в состав Асмаеодерини, а Tylaucheniini, Acherusiini и Pseudoacherusiini – в состав Tyndarini. Дальнейшие изменения затронули трибы Асмаеодерини и Polycestini, а поликтезиоидная линия была объединена с полицестоидной. Принятая в настоящее время классификация (Bellamy, 2003, 2008) носит компилятивный эклектический характер; ее основной недостаток – инвертированность, при которой наиболее продвинутые таксоны занимают базальное, а примитивные – терминальное положение.

7.2. Таксономическая структура надсемейства Vuprestoidea и семейства Vuprestidae

За последние 30 лет количество подсемейств златок, признаваемое различными авторами, колебалось от 14 (Cobos, 1980, 1986) до 4 (Holynski, 1993). В настоящее время в зависимости от статуса Schizopodinae принято деление семейства на 6 или 7 подсемейств. В принятом нами объеме монотипное надсемейство Vuprestoidea включает единственное семейство Vuprestidae с одним мезозойским (Parathyreinae) и 7 рецентными (Schizopodinae, Julodinae, Polycestinae, Vuprestinae, Chrysochroinae, Galbellinae, Agrilinae) подсемействами (рис. 14).

7.3. Классификация Polycestinae

Подсемейство Polycestinae включает 3 филетические линии, 13 триб, 14 подтриб и 82 рода с 42 подродами (рис. 15). Аннотированный список таксонов полицестин с указанием типовых видов, синонимией, диагнозами, составом соподчиненных таксонов, распространением, кормовыми растениями и комментариями помещен в Приложении 1. В приведенном ниже кратком списке в скобках указано число видов.

Familia BUPRESTIDAE Leach, 1815

Subfamilia POLYCESTINAE Lacordaire, 1857

- | | |
|--|--|
| <p>I. Prospheroid lineage Volkovitsh, 2008</p> <p>1. Tr. Prospherini Cobos, 1980</p> <p>1. Gen. <i>Prospheres</i> Saunders, 1868 (4)</p> <p>2. Gen. <i>Blepharum</i> Thomson, 1878 (5)</p> <p>2. Tr. Perucolini Cobos, 1980 (sensu nov., posit. n.)</p> <p>3. Gen. <i>Perucola</i> Théry, 1925 (1)</p> <p>4. Gen. <i>Hiperleptodema</i> Bellamy, 1998 (1) (posit. n.)</p> <p>3. Tr. Bulini Bellamy, 1996 (posit. n.)</p> <p>5. Gen. <i>Bulis</i> Laporte et Gory, 1837 (1)</p> <p>4. Tr. Astrapini Cobos, 1980</p> <p>6. Gen. <i>Astrapes</i> Laporte et Gory, 1837 (55)</p> <p>5. Tr. Xyrosclidini Cobos, 1955</p> | <p>10. Tr. Tyndarini Cobos, 1955 (sensu nov.)</p> <p>1. Subtr. <i>Pseudacherusiina</i> Cobos, 1980</p> <p>42. Gen. <i>Pseudacherusia</i> Kerr., 1905 (2)</p> <p>2. Subtr. <i>Mimicoclytrinina</i> Bellamy, 2003</p> <p>43. Gen. <i>Mimicoclytrina</i> Bellamy, 2003(5)44. Gen. <i>Hayekina</i> Cobos, 1980 (2)</p> <p>45. Gen. <i>Tyndarimorpha</i> Moore-D., 2006 (1)</p> <p>3. Subtr. <i>Tylaucheniina</i> Cobos, 1959</p> <p>46. Gen. <i>Ancylotela</i> Waterhouse, 1882 (1)</p> <p>47. Gen. <i>Ocypetes</i> Saunders, 1871 (4)</p> <p>48. Gen. <i>Neocypetes</i> Cobos, 1973 (3)</p> <p>49. Gen. <i>Paraancylotela</i> Cobos, 1959 (1)</p> <p>4. Subtr. <i>Tyndarina</i> Cobos, 1955</p> <p>50. Gen. <i>Tyndaris</i> Thomson, 1857 (3)</p> <p>51. Gen. <i>Paratyndaris</i> Fisher, 1919 (36)</p> <p>52. Gen. <i>Pelycothorax</i> Bellamy et Westcott, 1996 (1)</p> <p>5. Subtr. <i>Bordoniina</i> subtr. n.</p> |
|--|--|

7. Gen. *Xyroscelis* Saunders, 1868 (2)
- II. Polycestoid lineage** Volkovitsh, 2001
6. Tr. **Chrysophanini tr. n.**
8. Gen. *Chrysophana* LeConte, 1860 (3)
9. Gen. *Beerellus* Nelson, 1982 (1)
7. Tr. **Thrincopygini** LeConte, 1861
10. Gen. *Thrincopyge* LeConte, 1858 (3)
8. Tr. **Polyctesini** Cobos, 1955 (**sensu nov.**)
11. Gen. *Svatatesis* **gen. n.** (1)
12. Gen. *Bellamyina* Bílý, 1994 (1)
13. Gen. *Polyctesis* Marseul, 1865 (5)
14. Gen. *Schoutedeniastes* Burgeon, 1941 (10)
9. Tr. **Polycestini** Lac., 1857 (**sensu nov.**)
1. Subtr. *Xenopsina* Volkovitsh, 2008
15. Gen. *Xenopsis* Saunders, 1867 (7)
16. Gen. *Kurosawaxia* Descarpent., 1986 (1)
17. Gen. *Sommaia* Toyama, 1985 (2)
18. Gen. *Theryola* Nelson, 1997 (1)
2. Subtr. *Polycestina* Lacordaire, 1857
19. Gen. *Paracastalia* Kerremans, 1902 (6)
20. Gen. *Neopolycesta* Kerremans, 1906 (3)
21. Gen. *Cobosella* Özdikmen, 2006 (2)
22. Gen. *Micropolycesta* Cobos, 1981 (1)
23. Gen. *Pseudocastalia* Kraatz, 1896 (6)
24. Gen. *Pseudopolycesta* Cobos, 1981 (1)
25. Gen. *Polycestaxia* Cobos, 1981 (2)
26. Gen. *Parapolycesta* Cobos, 1981 (1)
27. Gen. *Madecastalia* Descarpent., 1975 (1)
28. Gen. *Madecacesta* Descarpent., 1975 (1)
29. Gen. *Polycestella* Kerremans, 1902 (1)
30. Gen. *Mattheesta* Holm, 1982 (1) (**stat. n.**)
31. Gen. *Polycesta* Dejean, 1833 (58)
32. Gen. *Cobosesta* Holm, 1982 (1)
33. Gen. *Thurntaxisia* Schatzmair, 1929 (3)
34. Gen. *Jelinekia* Cobos, 1981 (1)
35. Gen. *Agenjosiana* Cobos, 1981 (1)
36. Gen. *Kogania* Cobos, 1981 (1)
37. Gen. *Polycestoides* Kerremans, 1902 (2)
38. Gen. *Strigopteroides* Cobos, 1981 (3)
39. Gen. *Strigoptera* Dejean, 1833 (11)
40. Gen. *Polycestina* Cobos, 1981 (3)
- Polycestini Incertae sedis**
41. Gen. *Polycestaxis* Obenberger, 1920 (1)
53. Gen. *Bordonia* Cobos, 1980 (2)
- III. Acmaeoderoid lineage** Volkovitsh, 2001
11. Tr. **Acmaeoderini** Kerr., 1893 (**sensu. n.**)
1. Subtr. *Odetteina* Volkovitsh, 2001
54. Gen. *Odettea* Baudon, 1966 (1)
2. Subtr. *Acmaeoderoidina* Cobos, 1955
55. Gen. *Acmaeoderoides* VanD., 1942 (12)
56. Gen. *Paracmaeoderoides* Bellamy et Westcott, 1996 (1)
3. Subtr. *Nothomorphina* Cobos, 1955
57. Gen. *Nothomorphoides* Holm, 1986 (1)
58. Gen. *Nothomorpha* Saunders., 1871 (7)
4. Subtribus *Acmaeoderina* Kerr., 1893
59. Gen. *Cochinchinula* Volkovitsh, 1984 (3)
60. Gen. *Thaichinula* Volkovitsh, 2008 (1)
61. Gen. *Anambodera* Barr, 1974 (7)
62. Gen. *Acmaeodera* Eschscholtz, 1829 (~ 300)
63. Gen. *Acmaeoderopsis* Barr, 1974 (14)
64. Gen. *Brachmaeodera* Volkovitsh et Bellamy, 1992 (1)
65. Gen. *Ptychomus* Marseul, 1865 (**stat. rest.**) (205)
66. Gen. *Microacmaeodera* Cobos, 1966 (12)
67. Gen. *Xantheremia* Volkovitsh, 1979 (15)
68. Gen. *Acmaeoderella* Cobos, 1955 (123)
12. Tr. **Ptosimini** Kerr., 1902 (**sensu. nov.**)
1. Subtr. *Ptosimina* Kerremans, 1902
69. Gen. *Ptosima* Dejean, 1833 (11)
70. Gen. *Richtersveldia* Bellamy, 2005 (1)
2. Subtr. *Sponsorina* **subtr. n.**
71. Gen. *Sponsor* Gory et Laporte, 1839 (120)
3. Subtr. *Paratrachyina* Cobos, 1980
72. Gen. *Paratrachys* Saunders, 1873 (27)
13. Tr. **Haplostethini** LeConte, 1861
73. Gen. *Helferella* Cobos, 1957 (16)
74. Gen. *Mastogenius* Solier, 1849 (40)
75. Gen. *Exaesthetus* Waterh., 1889 (1)
76. Gen. *Siamastogenius* Toyama, 1983 (1)
77. Gen. *Neomastogenius* Toyama, 1983 (1)
78. Gen. *Micrasta* Kerremans, 1893 (23)
79. Gen. *Pseudotrigonogya* Manley, 1986 (4)
80. Gen. *Trigonogya* Schaeffer, 1919 (1)
81. Gen. *Ankareus* Kerremans, 1894 (27)
82. Gen. *Namibogenius* Bellamy, 1996 (1)

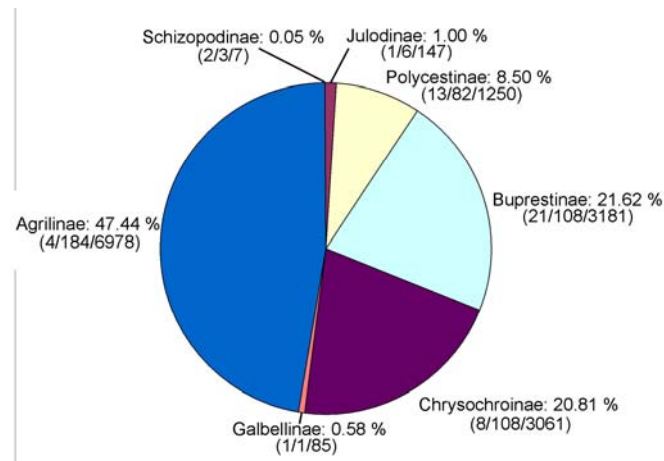


Рис. 14. Таксономическая структура семейства Buprestidae (в скобках указано число триб/родов/видов).

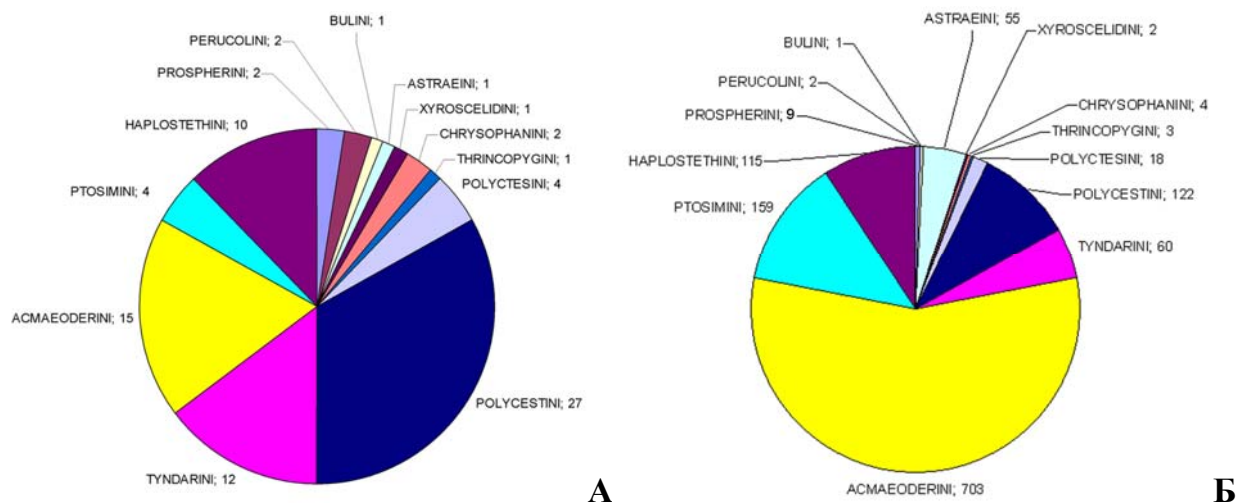


Рис. 15. Таксономическая структура подсемейства Polycestinae на родовом (А) и видовом (Б) уровнях.

Глава 8. Эволюционный сценарий и фауногенез

8.1. Палеонтологические данные

Древнейшие ископаемые, возможно принадлежавшие златкам, относятся к верхнему триасу, однако палеонтологических свидетельств недостаточно для реконструкции основных этапов эволюции семейства и отдельных групп. Неполнота палеонтологической летописи объясняется особенностями fossilization, изученностью захоронений на разных континентах и ненадежностью определений систематической принадлежности ископаемых не только на родовом уровне, но иногда даже до уровня семейства.

Мезозойские златки. Древнейшие достоверные отпечатки златок датируются батским веком средней юры. В мезозойских отложениях златки довольно обычны, хотя принадлежность к ним некоторых остатков сомнительна. Сравнительно полные ископаемые златок наиболее многочисленны в раннем мелу. Несмотря на внешнее сходство с рецентными формами, современные роды среди них отсутствуют. К настоящему времени известно 36 родов (77 видов) мезозойских златок, включая роды с неясным систематическим положением. Для видов с

прямым паракоксальным швом установлено подсемейство Parathyreinae Alexeev, 1993; виды с выступающим швом объединены в группу Vuprestidae incertae subfamiliae; формы, известные только по изолированным надкрыльям с 10-точечными бороздками включены в формальный род *Metabuprestium* Alexeev, 1995. Некоторые остатки обладают коротким простернальным отростком, поэтому не исключено, что они принадлежали древнейшим полицестинам.

Кайнозойские златки. Третичные златки более многочисленны (43 рода, 213 видов) и среди них уже в первой половине палеогена преобладают рецентные роды, хотя многие определения недостоверны. Обращает на себя внимание редкость «узкотелых» златок по сравнению с «широкотелыми», тогда как в рецентной фауне они заметно лидируют. По данным Пономаренко (2002), златки были субдоминантной группой среди ископаемых жесткокрылых в эоцене и, по-видимому, играли более важную роль в эоценовых биогеоценозах, чем в современную эпоху. Возможно, в палеогене златки были шире представлены в гумидных областях, поэтому их остатки чаще встречаются в захоронениях этого периода. Предположительно, обособление и первичная дифференциация семейства происходили в условиях гумидного тропическо-субтропического климата. Из палеогена известны 4 современных рода, принадлежащих к акмеодероидам. Очевидно, дифференциация основных филетических линий началась значительно раньше, не позднее середины мела (просфероиды). Наибольший интерес представляет находка *Mastogenius primaevus* Obenberger (Haplostethini) из балтийского янтаря, свидетельствующая о широком распространении в эоцене тропическо-субтропических элементов на территории современной Европы, которая тогда была соединена с Северной Америкой и отделена от Азии.

Из плейстоценовых захоронений наиболее детально изучены ископаемые златки рисс-вюрмских бинагадинских кировых слоев Апшерона. На примере этого местонахождения можно заключить, что современная фауна златок Закавказья практически полностью сформировалась в позднем плейстоцене и имела современный облик.

8.2. Эволюционный сценарий

Поскольку палеонтологические свидетельства недостаточно для выявления времени и центров происхождения конкретных таксонов златок, необходимо привлечь данные палеогеологии, палеогеографии, палеоклиматологии, палеоботаники и палеонтологии. Полицестинам, как и большинству других златок, свойственна полифагия, поэтому они могли расселяться не с отдельными видами кормовых растений, а с целыми флористическими группировками. Для решения поставленных задач можно привлечь методы исторической биогеографии путем сопоставления современных ареалов полицестин с генезисом этих группировок.

8.2.1. Vuprestoidea

Основываясь на палеонтологических данных и результатах молекулярных исследований («молекулярные часы»), можно с большой долей вероятности утверждать, что Vuprestoidea отделились от общего ствола с Dryopoidea к середине юры, возможно, уже в ранней юре. Не исключено, что мезозойские Parathyreinae были комплексной группой и включали представителей других подсемейств златок. Поскольку в раннем палеогене уже присутствовали современные роды, можно заключить, что большинство подсемейств и триб сформировались в позднем мелу, хотя их дифференциация вероятно началась в раннем мелу или даже в конце юры. К сожалению, данные о позднемеловых и палеоценовых златках

крайне скудны, а систематическая принадлежность часто недостоверна. Так как рецентные златки развиваются преимущественно на покрытосемянных, появление большинства современных групп до середины мела вызывает сомнения.

Предположительно, в конце юры или начале мела отделились Schizorodinae, сохранившие ряд примитивных признаков. Вероятно, достаточно рано отделились и Julodinae, однако они намного ближе к остальным златкам, чем Schizorodinae. Не исключено, что обособление обеих групп было связано с периодами сильной аридизации в поздней юре – раннем мелу, инициировавшей переход личинок в почву и формирование защитных коконов перед окукливанием. Обособление Polycestinae от бупрестоидного ствола вероятно произошло в раннем мелу до экспансии покрытосемянных, поскольку примитивные просфероиды развиваются на древних цикадофитах и голосемянных (Podocarpaceae, Araucariaceae), как и некоторые представители примитивной трибы Epistomentini (*Araucariana* Levey, 1987), сочетающей признаки Vuprestinae и Chrysochroinae. Дивергенция Vuprestinae и Chrysochroinae, по-видимому, произошла в конце мела, поскольку роды обоих подсемейств известны из палеоцена. Возраст и центр происхождения палеотропических Galbellinae оценить сложно, вероятно эта группа обособилась в неогене. Редкие остатки Agrilinae появляются в эоцене, однако их формирование несомненно началось раньше.

8.2.2. Polycestinae

Возможные способы расселения. Расселение полицестин и других златок могло происходить следующими способами: 1) сухопутным путем вместе с растительными формациями (основной способ, все группы); 2) перелетом на небольшие расстояния (все группы); 3) пассивным переносом воздушными потоками (анемохория) (мелкие формы с большой поверхностью крыльев относительно размеров тела: *Sponsor*, *Paratrachys*, *Haplostethini*); 4) с древесиной, переносимой морскими течениями (талассохория) (в том числе достаточно крупные ксилофаги); 5) через мангровые формации (*Polycesta*, *Strigoptera*, *Paratyndaris*, *Mastogenius*); 6) антропогенной интродукцией с технической древесиной и растительным материалом (*Prospheres*, *Pseudocastalia*, *Strigopteroides*).

Просфероидная линия. Древность просфероидов подтверждается уровнем их морфологической дифференциации, распространением и трофическими связями, позволяющими считать их меловыми реликтами. Современное распространение, казалось, подтверждает гондванское происхождение просфероидов, однако, вполне вероятно, что их ареал сложился в результате вымирания на северных континентах (гипотеза оттесненных реликтов Уоллеса). Рецентные таксоны вероятно формировались в позднем мелу – начале палеоцена после распада Гондваны, хотя их дифференциация могла начаться раньше. Формирование *Prospherini* проходило в Австралии, *Astraeini* и *Xyrosclidini* – в Австралии, *Vulini* – на юге Африки, а *Perucolini* – в Южной Америке.

Полицестоидная линия. Предположительно, полицестоиды отделились от одной из групп просфероидов. Эта гипотеза поддерживается габитуальным сходством некоторых видов *Schoutedeniastes* (*Polyctesini*) и *Blepharum* (*Prospherini*). Примитивные группы (*Chrysophanini*, *Thrincopygini*, большинство *Polyctesini*, *Xenopsina*) распространены в Северном полушарии, однако, возможно это результат внутротропического персистирования (Мейен, 1987). О более широком распространении анцестральной группы полицестоидов свидетельствует

неотропический ареал Tyndarini. Возможны 2 эволюционных сценария, объясняющих происхождение полицестоидов: 1) формирование в тропическо-субтропических областях Северного полушария с последующим расселением в Африку и Южную Америку (через Северную Америку и протокарибский архипелаг до раннего эоцена; Raven, Axelrod, 1975) или из Евразии через Африку в Южную Америку до или после распада Западной Гондваны в середине мела, но до разрыва связей через цепочки островов (вплоть до позднего эоцена; Axelrod, Raven, 1978); 2) формирование в тропических областях Западной Гондваны после разрыва сухопутных связей Африки с Антарктидой и до окончательного распада Западной Гондваны в позднем мелу с последующей дисперсией в Евразию и Северную Америку.

Акмеодероидная линия. Акмеодероиды вероятно произошли от примитивных полицестоидов, близких к Chrysophanini и Polycetesini. В начале палеогена уже существовали все современные трибы – Naplostethini, Asmaeoderini и Ptosimini. Их обособление должно было произойти до разрыва сухопутных связей между 2 частями Голарктики в эоцене. Эволюция всех групп акмеодероидов, в первую очередь Naplostethini, шла по пути миниатюризации, вероятно связанной с разделением экологических ниш и развитием в кронах древесно-кустарниковой и на травянистой растительности, а также усиления ксерофилизации, наиболее ярко выраженной у Asmaeoderini. По-видимому, Naplostethini обособились раньше других групп в области тропическо-субтропических лесов юга Северного полушария в начале палеогена. Об этом свидетельствуют как ископаемые, так и современные находки видов *Mastogenius*. С другой стороны, подобно полицестоидам, они могли сформироваться в Западной Гондване до ее распада в середине мела и затем проникнуть в Северное полушарие. Дивергенция Asmaeoderini и Ptosimini произошла не позднее начала эоцена, поскольку роды *Asmaeodera* и *Ptosima* представлены в обеих частях Голарктики, и возможно была связана с разделением анцестральной группы на ксеро- (Asmaeoderini) и мезофильную (Ptosimini) ветви.

Ареал примитивной подтрибы *Odetteina* ограничен Индокитайской областью Юго-Восточной Азии, что предполагает тропическо-субтропическое происхождение Asmaeoderini. Asmaeoderoidina и Nothomorpha, разделяющие ряд общих плезиоморфий с Ptosimini, распространены в аридных регионах юго-запада Северной Америки и Африки соответственно. По-видимому, все три группы представляют собой ветви главного ствола Asmaeoderini, сохранившиеся в удаленных друг от друга рефугиумах с палеогена. Развитие биомов средиземноморского типа в конце неогена привело к вторичной радиации в родах *Asmaeoderoides* (Калифорния) и *Nothomorpha* (Южная Африка). Эволюция наиболее продвинутых Asmaeoderina неразрывно связана с развитием акмеодероидного полета и усилением ксерофилизации, определяющими направления морфо-функциональных перестроек многих структур. Примитивные индокитайские роды *Cochinchinula* и *Thaichinula* еще сохраняют отдельные плезиоморфии (боковой выступ эпиплевр или рудимент щитка), сближающие их с Asmaeoderoidina и Nothomorpha. По-видимому, Юго-Восточная Азия служила рефугиумом для этих архаичных родов, как и для других реликтовых групп.

Ptosimina, наиболее примитивная подтриба преимущественно мезофильной трибы Ptosimini, представлена 2 родами в Северном (*Ptosima*) и Южном (*Richtersveldia*) полушариях. Трансатлантическая дизъюнкция *Ptosima*

свидетельствует о раннепалеогеновом (до середины-конца эоцена) происхождении. *Sponsor* скорее всего сформировался в Палеотропике в миоцене, проникнув затем на Мадагаскар и Маскаренские о-ва и образовав там мощные очаги вторичной радиации в условиях островных биомов; африканская фауна, напротив, сильно обеднена в результате аридизации. Самый специализированный род полицестин, *Paratrachys* (*Paratrachyina*) сформировался в тропиках Юго-Восточной Азии, расселившись по островам до Новой Гвинеи и Австралии в постмиоценовое время. Основным направлением его эволюции был переход к минированию, сопровождавшийся глубокими морфо-функциональными трансформациями ряда имагинальных и личиночных структур.

Выводы

1. На основе сравнительно-морфологического анализа признаков и реконструкции филогении разработана принципиально новая классификация подсемейства *Polycestinae*, включающего 3 главные филетические линии: просфероидную, полицестоидную и акмеодероидную. В состав подсемейства входят 1250 видов из 82 родов, объединяемых в 13 триб и 16 подтриб.

2. В таксономической структуре подсемейства *Polycestinae* установлены 1 новая триба, 4 подтрибы, 5 родов и 12 подродов, выделены 9 родовых и 26 видовых групп, описаны 87 новых видов и 10 подвидов; 2 подродам присвоен родовой ранг, восстановлен родовой статус 1 подрода; 1 род переведен в подсемейство *Vuprestinae*, изменено систематическое положение 2 триб, 9 родов и 10 подродов; сведены в синонимы 1 родовое, 1 подродовое, 98 видовых и подвидовых названий; восстановлены из синонимии названия 1 подтрибы и 4 видов; предложены 2 новые комбинации видовых названий.

3. Сравнительно-морфологическое изучение представителей *Polycestinae* и других подсемейств златок выявило ряд признаков, ранее не использовавшихся или ограниченно использовавшихся в систематике группы (строение антеннальных сенсорных органов, про-мезоторакального соединения, мезонотума, маргинальных зубцов надкрылий, жилкование крыльев, тонкое строение гениталий, некоторые личиночные признаки). Проанализированы основные направления генезиса ряда структур, составлены трансформационные ряды изменчивости и обсуждено таксономическое и филогенетическое значение рассматриваемых признаков.

4. Подсемейство *Polycestinae* характеризуется следующим комплексом признаков: полицестоидные паттерны антеннальных структур и жилкования крыльев, короткий простернальный отросток, стернальная впадина сформирована мезовентритом, передняя вырезка тергита II глубокая, вершины парамер эдеагуса без пучков хет, максиллы личинок с дополнительной лопастью (кроме просфероидов), пронотум с одной бороздкой.

5. Реконструкция филогении подтвердила монофилию подсемейства *Polycestinae* и его положение сестринской группы по отношению к комплексу (*Vuprestinae*+*Chrysochroinae*+*Galbellinae*+*Agrilinae*). Большинство главных филетических ветвей получило высокую статистическую поддержку, за исключением парафилетической просфероидной линии, характеризующейся единственной симплезиоморфией – отсутствием максиллярной лопасти у личинок

(синапоморфия полицестоидной и акмеодероидной линий) и занимающей базальное положение на всех обобщенных кладограммах.

6. Полицестины распространены главным образом в тропических и субтропических областях мира. Просфериоды демонстрируют гондванский тип ареала. Полицестоиды преимущественно приурочены к тропикам и субтропикам, хотя примитивные *Chrysophanini* распространены в умеренных областях Голарктики (внетропическое персистирование). Наиболее широким ареалом обладают акмеодероиды, при этом мезофильные и мезоксерофильные *Ptosimini* и *Naplostethini* доминируют в гумидных, а ксерофильные *Acmaeoderini* – в аридных областях, образуя центры разнообразия в районах со средиземноморским и близкими к нему типами климата. Выделены 19 основных типов ареалов; для большинства родов характерны монорегиональные ареалы, мульти- и бирегиональные ареалы встречаются значительно реже.

7. Наиболее богаты и разнообразны афротропическая и неотропическая фауны полицестин, включающие многочисленных эндемиков родового и надродового ранга. Ориентальная фауна относительно богата на родовом уровне при низком видовом разнообразии, что подчеркивает ее роль скорее рефугиума, чем центра активной радиации. Довольно бедная австралийская фауна включает палеоэндемиков (просфериоды) и вселенцев из Юго-Восточной Азии. Неарктическая и палеарктическая фауны характеризуются богатством на видовом уровне за счет многочисленных *Acmaeoderini* и бедностью родового состава.

8. Выявлено 10 современных центров разнообразия полицестин, из которых ведущую роль играют южноафриканский, мадагаскарский, мадреанский (более 100 видов в каждом) и тетийский (около 80 видов). Большинство центров расположено в районах со средиземноморским и близкими к нему типами климата и растительности. Предполагается, что эти центры играют двоякую роль в качестве рефугиумов для палеоэндемиков и мигрантов и центров современной радиации.

9. Основные направления экологической специализации *Polycestinae*: ксерофилизация; сужение пищевой специализации от полифагии к олигофагии и монофагии; переход от ксилофагии к ризофагии, каулофагии и филлофагии, а в исключительных случаях – к стробилофагии и карпофагии; переход от питания отмирающими и мертвыми растительными тканями к питанию живыми тканями; переход с древесно-кустарниковой на полукустарниковую, кустарничковую и травянистую растительность; переход от питания на цикадофитах и архаичных хвойных на покрытосемянные; изменение состава кормовых растений от преобладания *Namamelididae* (Fagaceae) к доминированию *Rosidae* (Fabaceae).

10. Основной недостаток современных классификаций *Polycestinae* – инвертированность. В предложенной системе, основанной на сравнительно-морфологическом анализе признаков и реконструкции филогении с привлечением данных по распространению и трофическим связям, примитивные просфериоды занимают базальное, полицестоиды – центральное, а высокоспециализированные акмеодероиды – терминальное положение.

11. Златки обособились в конце ранней – начале средней юры; формирование подсемейств происходило в мелу, к концу периода обособились главные филетические линии «широкотелых» златок, современные роды сформировались в первой половине палеогена; *Agriolinae*, по-видимому, появились в палеогене, а *Galbellinae* только в неогене. Просфериоды сформировались в Гондване в среднем мелу, рецентные трибы – после ее распада в позднем мелу –

начале палеогена. Полицестоиды и акмеодероиды, вероятно, произошли в позднем мелу. Они могли сформироваться в Северном полушарии и оттуда расселяться в Африку и Южную Америку; согласно альтернативному сценарию они отделились от просфероидов в Западной Гондване и затем проникли в Лавразию. Анцестральные группы возможно формировались в условиях гумидного климата, а затем некоторые из них адаптировались к аридным местообитаниям. Многие группы являются меловыми и палеогеновыми реликтами; процветание *Asmaeoderina* связано с вторичной радиацией в областях со средиземноморским и близкими к нему типами климата и последующим расселением на аридных территориях в конце неогена – голоцене.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК

1. **Волкович М.Г.** Новые виды златок рода *Asmaeoderella* Cobos (Coleoptera, Buprestidae) из Средней Азии // Энтومол. обозр. – 1976. – Т. 55, вып. 3. – С. 637–641.
2. **Волкович М.Г.** К синонимике палеарктических златок трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae) // Энтومол. обозр. – 1977. – Т. 56, вып. 4. – С. 805–814.
3. **Волкович М.Г.** Ревизия златок группы *Asmaeodera koenigi* Ganglb. (Coleoptera, Buprestidae) из Средней Азии и описание новых видов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1978. – Т. 71. – С. 34–41.
4. **Волкович М.Г.** Обзор палеарктических групп златок трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae) // Энтومол. обозр. – 1979. – Т. 58, вып. 2. – С. 333–354.
5. **Волкович М.Г.** К морфологии личинок златок рода *Asmaeoderella* Cobos (Coleoptera, Buprestidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1979. – Т. 83. – С. 21–38.
6. **Волкович М.Г.** Два новых вида златок рода *Asmaeoderella* Cobos (Coleoptera, Buprestidae) из Юго-Западной Азии // Энтومол. обозр. – 1981. – Т. 60, вып. 4. – С. 844–848.
7. **Волкович М.Г.** Новые златки рода *Asmaeoderella* Cobos (Coleoptera, Buprestidae) из Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1982. – Т. 110. – С. 29–34.
8. **Волкович М.Г.** Новые златки трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera Buprestidae) из Палеарктики и Юго-Восточной Азии // Энтومол. обозр. – 1983. – Т. 62, вып. 3. – С. 555–568.
9. **Волкович М.Г.** Новый род златок трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae) из Юго-Восточной Азии и таксономическое положение *Asmaeodera philippinensis* Obenberger // Энтومол. обозр. – 1984. – Т. 63, вып. 3. – С. 556–560.
10. **Волкович М.Г.** Новый вид златки (Coleoptera, Buprestidae) из Туркмении // Зоол. журн. – 1984. – Т. 63, вып. 10. – С. 1576–1579.
11. **Волкович М.Г.** Ревизия златок рода *Microasmaeodera* Cobos (Coleoptera, Buprestidae) // Энтومол. обозр. – 1986. – Т. 65, вып. 1. – С. 126–137.

12. **Волкович М.Г.** Обзор златок трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae) фауны СССР и сопредельных стран // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1986. – Т. 140. – С. 16–43.
13. **Волкович М.Г.** Новый вид златки рода *Asmaeoderella* (Coleoptera, Buprestidae) из Узбекистана // Зоол. журн. – 1987. – Т. 66, вып. 1. – С. 139–143.
14. **Волкович М.Г.** Новые виды и подвид златок трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae) из Палеарктики // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1987. – Т. 164. – С. 50–62.
15. **Волкович М.Г.**, Данилевский М.Л. Личинки некоторых видов златок трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1987. – Т. 170. – С. 52–61.
16. **Волкович М.Г.** Новые и малоизвестные златки рода *Asmaeoderella* Cobos (Coleoptera, Buprestidae) из Восточного Средиземноморья // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1989. – Т. 208. – С. 43–63.
17. Алексеев А.В., **Волкович М.Г.**, Кабаков О.Н. Материалы по фауне жуков-златок (Coleoptera, Buprestidae) Афганистана. Часть 1 // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1990. – Т. 211. – С. 59–83.
18. Алексеев А.В., **Волкович М.Г.**, Кабаков О.Н. Материалы по фауне жуков-златок (Coleoptera, Buprestidae) Афганистана. II // Энтومол. обозр. – 1991. – Т. 70, вып. 4. – С. 852–865.
19. Алексеев А.В., **Волкович М.Г.**, Кабаков О.Н. Материалы по фауне жуков-златок (Coleoptera, Buprestidae) Афганистана. III // Энтومол. обозр. – 1992. – Т. 71, вып. 2. – С. 372–391.
20. Levey B. and **Volkovitsh M.G.** Five new species of Sub-Saharan and Arabian *Asmaeodera* (Coleoptera, Buprestidae) // Zoosyst. Rossica. – 1996. – Vol. 5, N 1. – P. 139–148.
21. **Волкович М.Г.**, Лобанов А.Л. Банк данных по кормовым связям златок трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae) Палеарктики // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1997. – Т. 269. – С. 166–181.
22. **Волкович М.Г.** Обзор златок рода *Cochinchinula* Volk. с описанием новых таксонов из Таиланда и заметками о составе и классификации трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae, Polycestinae) // Энтومол. обозр. – 2008а. – Т. 87, вып. 1. – С. 161–179.
23. **Волкович М.Г.** Ревизия златок подтрибы *Xenopsina* subtr. n. с описанием новых видов из родов *Xenopsis* Saund. и *Sommaia* Toyama (Coleoptera, Buprestidae, Polycestinae) и заметками о ее систематическом положении // Энтومол. обозр. – 2008б. – Т. 87, вып. 3. – С. 627–649.
24. **Volkovitsh M.G.** *Asmaeodera* (*Cobosiella*) *kerzhneri* sp. n. – a new species of *Asmaeoderini* from India (Coleoptera: Buprestidae: Polycestinae) // Кавказ. энтومол. бюл. – 2008. – Т. 4, вып. 3. – С. 321–322.
25. **Volkovitsh M.G.** *Asmaeodera* (*Cobosiella*) *glebi* sp. n. – a new species of *Asmaeoderini* from India (Coleoptera: Buprestidae: Polycestinae) // Кавказ. энтومол. бюл. – 2009. – Т. 5, вып. 2. – С. 241–242.
26. **Volkovitsh M.G.** *Xantheremia* (s. str.) *niehuisi* sp. n. – the first species of the buprestid genus *Xantheremia* Volkovitsh, 1979 from Turkey (Coleoptera: Buprestidae: Polycestinae: *Asmaeoderini*) // Кавказ. энтومол. бюл. – 2011. – Т. 7, вып. 1. – С. 51–52.

Статьи, опубликованные в других изданиях

27. **Волкович М.Г.** Златки трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae) из Монголии // *Насекомые Монголии*. Л. – 1976. – Вып. 4. – С. 198–201.
28. **Волкович М.Г.** Новые виды златок трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae) из СССР и Ирана // *Систематика и фаунистика насекомых*. Л. – 1977. – С. 42–64.
29. **Волкович М.Г.** 1977. Златки (Coleoptera, Buprestidae) лесхоза "Лес на Ворскле" // *Новые и малоизвестные виды насекомых европейской части СССР*. Зоол. ин-т АН СССР. Л., – 1977. – С. 23–27.
30. **Volkovitsh M.G.** and **Bilý S.** New species of *Asmaeoderini* from South-West Asia (Coleoptera, Buprestidae) // *Acta entom. bohemoslov.* – 1979. – V.76, № 5. – P. 330–336.
31. **Волкович М.Г.** Новый вид златки рода *Asmaeoderella* Cobos (Coleoptera, Buprestidae) из Средней Азии // *Тр. ВЭО.* – 1979. – Т. 61. – С. 75–77.
32. **Volkovitsh M.G.** and **Hawkeswood T.J.** The larva of *Neocuris gracilis* Macleay (Coleoptera: Buprestidae) // *Zool. Anz.* – 1987. – V. 219, № 5–6. – S. 274–282.
33. **Волкович М.Г.** Новые виды и подвид златок рода *Asmaeodera* Eschsch. (Coleoptera, Buprestidae) из Средней Азии и Восточного Средиземноморья // *Тр. ВЭО.* – 1988. – Т. 70. – С. 34–41.
34. **Волкович М.Г.**, **Алексеев А.В.** Сравнительная характеристика фауны златок (Coleoptera, Buprestidae) Северной Евразии // *Связи энтомофаун Северной Европы и Сибири* / Зоол. ин-т АН СССР. Л. – 1988. – С. 42–58.
35. **Алексеев А.В.**, **Волкович М.Г.** Обзор жуков-златок (Coleoptera, Buprestidae) Монгольской Народной Республики // *Насекомые Монголии*. Л. – 1989. – Вып. 10. – С. 301–368.
36. **Волкович М.Г.** Новые данные по синонимии златок трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae) из Закавказья // *Биол. журн. Армении*. – 1990. – Т. 43, № 5. – С. 367–371.
37. **Volkovitsh M.G.** and **Hawkeswood T.J.** The larvae of *Agrilus australasiae* Laporte & Gory and *Ethon* affine Laporte & Gory (Insecta: Coleoptera: Buprestidae) // *Spixiana*. – 1990. T. 13, Bd. 1. – S. 43–59.
38. **Bellamy C.L.** and **Volkovitsh M.G.** A new species of *Microasmaeodera* Cobos (Coleoptera: Buprestidae) from the Philippines // *Coleopt. Bull.* – 1992. – V. 46, № 1. – P. 56–60.
39. **Volkovitsh M.G.** and **Bellamy C.L.** A new genus of Buprestidae (Coleoptera) from Southern Africa with notes on the taxonomy of African *Asmaeoderini* // *Coleopt. Bull.* – 1992. – V. 46, № 3. – P. 297–305.
40. **Волкович М.Г.**, **Алексеев А.В.** Златки (Coleoptera, Buprestidae) Бадхыза // *Природа Бадхыза / Охрана природы Туркменистана*. Ашхабад, "Туркменистан". – 1992. – Вып. 9. – С. 146–170.
41. **Volkovitsh M.G.** and **Hawkeswood T.J.** The larvae of *Anilara antiqua* Théry and *A. nigrita* Kerremans (Insecta, Coleoptera, Buprestidae) // *Spixiana*. – 1993, T. 16, № 2. – S. 157–167.
42. **Volkovich M.G.** and **Alexeev A.V.** Buprestid beetles (Coleoptera: Buprestidae) from Kopetdagh and the adjacent regions of Southern Turkmenistan // *Fet V. and Atamuradov H. (eds.) / Biogeography and Ecology of Turkmenistan*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. – 1994. – P. 419–449.

43. **Volkovitsh M.G.** and Hawkeswood T.J. The larva of *Melobasis (Melobasis) vertebralis* Carter (Coleoptera: Buprestidae) // *G. it. ent.* – № 36. – 1994. – V. 7. – P. 11–27.
44. **Volkovitsh M.G.** and Bellamy C.L. Two new species of *Microacmaeodera* Cobos, 1966 from Thailand (Coleoptera: Buprestidae) // *Elytron.* – 1994 (1995). – V. 8. – P. 63–72.
45. Bílý S. and **Volkovitsh M.G.** Revision, reclassification and larval morphology of the genus *Paratassa* (Coleoptera: Buprestidae: Paratassini tribus n.) // *Acta Soc. Zool. Bohem.* – 1996. – V. 60. – P. 325–346.
46. Ruicanescu A. and **Volkovitsh M.** Rectifications in the species list of subfamily Acmaeoderinae (Coleoptera: Buprestidae) from the Romanian fauna // *Ent. Romana.* – 1997. – V. 2. – P. 105–107.
47. **Volkovitsh M.G.** and Hawkeswood T.J. The larva of *Prospheres aurantiopicta* (Laporte & Gory) with comments on the larval characteristics of Polycestoid taxa (Insecta, Coleoptera, Buprestidae) // *Mauritiana (Altenburg).* – 1999. – V. 17. – P. 295–314.
48. **Volkovitsh M.**, Pavlicek T., Chikatunov V. and Nevo E. Species diversity and microsite divergence of insects at "Evolution Canyon", Lower Nahal Oren, Mt. Carmel, Israel (Coleoptera: Buprestidae) // *Zool. Mid. East.* – 2000. – V. 20. – P. 125–136.
49. **Volkovitsh M.G.** The comparative morphology of antennal structures in Buprestidae (Coleoptera): evolutionary trends, taxonomic and phylogenetic implications. Part 1 // *Acta Mus. Morav., Sci. biol. Brno.* – 2001. – V. 86. – P. 43–169.
50. **Volkovitsh M.G.** and Bílý S. Larvae of *Galbella acaciae* and *G. felix* with notes on the systematic position of *Galbella* (Coleoptera: Buprestidae: Galbellinae) // *Acta Soc. Zool. Bohem.* – 2001. – V. 65. – P. 135–152.
51. Bílý S. and **Volkovitsh M.G.** Larvae of some tropical genera of buprestids (Coleoptera: Buprestidae) // *Elytron.* – 2001. – V. 15. – P. 49–73.
52. **Volkovitsh M.G.** and Liberto A. A new species of *Acmaeodera* Eschscholtz, 1829 from Gran Canaria and Tenerife and notes on *Acmaeodera (Acmaeotethya) cisti* Wollaston, 1862 (Coleoptera, Buprestidae) // *Vieraea.* – 2002. – V. 30. – P. 9–17.
53. Bellamy C.L. and **Volkovitsh M.G.** Case 3258. *Acmaeodera* Eschscholtz, 1829 and *Acmaeoderella* Cobos, 1955 (Insecta, Coleoptera): proposed conservation of usage by designation of *Buprestis cylindrica* Fabricius, 1775 as the type species of *Acmaeodera* // *Bull. Zool. Nom.* – 2003. – V. 60, № 1. – P. 31–33.
54. Bílý S. and **Volkovitsh M.G.** Larvae of Australian Buprestidae (Coleoptera). Part 1. Genera *Austrophorella* and *Pseudotaenia* // *Acta Soc. Zool. Bohem.* – 2003. – V. 67. – P. 99–114.
55. **Volkovitsh M.G.**, Bílý S. and Hasenpush J. Larvae of Australian Buprestidae (Coleoptera). Part 2. Genus *Metaxymorpha* // *Folia Heyrovsk.* – 2004. – V. 11, № 3–4. – P. 203–216.
56. **Volkovitsh M.G.** New records of Buprestidae (Coleoptera) from Israel with description of a new species // *Israel J. Ent.* – 2004. – V. 34. – P. 109–152.
57. **Volkovitsh M.G.** Comments on the proposed precedence of the specific names *Acmaeodera oaxaca* Fisher, 1949 and *Polycesta deserticola* Barr, 1974 (Insecta, Coleoptera) over those of *Acmaeodera philippinensis* Obenberger, 1924 and

- Polycesta aruensis* Obenberger, 1924 respectively. Case 3257 // Bull. Zool. Nom. – 2004. – V. 61, № 1. – P. 46.
58. Korotyaev B.A., Konstantinov A.S., Lingafelter S.W., Mandelshtam M.Y. and **Volkovitsh M.G.** Gall-inducing Coleoptera. // Raman A., Schaefer C.W., Withers T. M. (eds.). Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods. Enfield (NH), USA, and Plymouth, UK: Science Publishers Inc. – 2004. – Vol. 1. – P. 239–271.
 59. Bellamy C.L. and **Volkovitsh M.G.** Chapter 17. Buprestoidea Crowson, 1955 // Beutel R.G. and Leschen R.A.B. (eds). Handbuch der Zoologie/Handbook of Zoology, Volume IV, Arthropoda: Insecta, Part 38, Coleoptera, Beetles, Volume 1: Morphology and Systematics. W. de Gruyter, Berlin, New York. – 2005. – P. 461–468.
 60. **Volkovitsh M.G.** *Acmaeodera* (*Acmaeodera*) *lopatini* sp. n. – new species of Buprestidae (Coleoptera) from Kyrgyzstan // Konstantinov A. S., Tishechkin A., Penev L. (eds.). Selection of papers celebrating 80th anniversary of Professor Igor K. Lopatin. Sofia-Moscow: Pensoft. – 2005. – Ser. Faunistica, 43. – P. 357–363.
 61. Bílý S. and **Volkovitsh M.G.** Larvae of Australian Buprestidae (Coleoptera). Part 3. Genera *Maoraxia* and *Anthaxoschema* with a review of larval characters of known anthaxiine taxa // Folia Heyrovsk. – Ser. A. – 2005. – V. 13, № 1–2. – P. 29–48.
 62. **Volkovitsh M.G.** A new subgenus and new species of the buprestid tribe *Acmaeoderini* (Coleoptera: Buprestidae: Polycestinae) from the Palaearctic and Oriental regions. // Тр. РЭО. – 2006. – Т. 77. – С. 34–43.
 63. **Volkovitsh M.G.** Buprestidae: Polycestinae // Löbl I. and A. Smetana (eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Stenstrup: Apollo Books. – 2006. – Vol. 3. – P. 56–58, 330–342.
 64. **Volkovitsh M.G.** Review of the genus *Microacmaeodera* (Coleoptera: Buprestidae) with descriptions of four new species // Folia Heyrovsk. – Ser. A. – 2007. – V. 14, № 3. – P. 67–86.
 65. Bílý S. and **Volkovitsh M.G.** Descriptions of some buprestid larvae from Chile (Coleoptera: Buprestidae) // Folia Heyrovsk. – Ser. A. – 2007. – V. 15, № 2–3. – P. 53–79.
 66. **Volkovitsh M.G.** *Galbella* (*Galbella*) *holzschuhi* sp. nov. from Iran (Coleoptera: Buprestidae) // Folia Heyrovsk. – Ser. A. – 2008b. – V. 16, № 1–2. – P. 39–48.
 67. **Volkovitsh M.G.** *Xenopsis akiyamai* sp. nov. from Sumatra (Coleoptera: Buprestidae: Polycestinae) // Folia Heyrovsk. – Ser. A. – 2009. – V. 17, № 2. – P. 31–37.
 68. Konstantinov A.S., Korotyaev B.A. and **Volkovitsh M. G.** Chapter 7. Insect Biodiversity in the Palearctic Region // Footitt R., Adler P. (eds). Insect Biodiversity: Science and Society. 1st edition. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing. – 2009. – P. 107–162.
 69. **Волкович М.Г.** Семейство Buprestidae – Златки // Насекомые Лазовского заповедника. – 2009. Владивосток: Дальнаука. – С. 132–137.
 70. Bílý S., Kubáň V. and **Volkovitsh M.G.** A study on the tribe *Poecilonotini*, with a revision of the subtribe *Nesotrinchina* subtr. nov. and the description of a new genus and species from Papua New Guinea (Coleoptera: Buprestidae:

Chrysochroinae) // Acta Ent. Mus. Nat. Pragae. – 2009. – V. 49, № 2. – P. 729–767.

71. **Волкович М.Г.**, Никитский Н.Б., Бибин А.Р. Семейство Bupresidae - Златки // Замотайлов А. С., Никитский Н. Б. (ред.). Жесткокрылые насекомые (Insecta, Coleoptera) Республики Адыгея (аннотированный каталог видов) (Конспекты фауны Адыгеи. № 1). Майкоп: Изд-во Адыгейского ун-та. – (2010) 2011. – С. 117–126.
72. Bílý S., Kubáň V., **Volkovitsh M.G.** and Kalashian M.Yu. Order Coleoptera, Family Buprestidae // Arthropod fauna of the UAE. – 2011. – V. 4. – P. 168–223.

Работы, опубликованные в материалах конференций

73. **Volkovitsh M.G.** Holzfressende Kafer (Prachtkafer, Bockkafer, Borkenkafer) des Schonreviers "Wald an der Worskla" // Kurzfassungen der Vortrage XI. Internationales Symposium über die Entomofaunistik Mitteleuropas, Gotha, 18-24 Mai 1986. – 1986. – S. 95.
74. Алексеев А.В., **Волкович М.Г.** Биogeографическая характеристика фауны златок (Coleoptera, Buprestidae) Монгольской Народной Республики // Природные условия и биологические ресурсы МНР / Тезисы докл. междунар. конф., Москва, октябрь 1986. – 1986. – С. 120–121.
75. **Волкович М.Г.** Строение и таксономическое значение антеннальных сенсилл и сенсорных образований златок (Coleoptera, Buprestidae) // Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые / Материалы X съезда ВЭО, 11–15 сентября 1989 г. – 1990. – С. 27–30.
76. **Volkovitsh M.G.** The larval characters of buprestid beetles and their taxonomical value (Coleoptera: Buprestidae) // Proceedings of XX International Congress of Entomology. Firenze, Italy, August 25–31, 1996. – 1996. – P. 58.
77. **Volkovitsh M.** and Ruicanescu A. Rectification in the species list of subfamily Acmaeoderinae (Coleoptera, Buprestidae) from the Romanian fauna // Proceedings of the VIth European Congress of Entomology, Ceske Budejovice, Czech Republic, August 23–29, 1998. – 1998. – P. 394.
78. **Волкович М.Г.** Полицестоидный комплекс жуков-златок (Coleoptera: Buprestidae): история изучения и современный статус // XII съезд РЭО, Санкт-Петербург, 19–24 августа 2002 г. СПб. – 2002. – С. 67–68.
79. Gültekin L., Korotyaev B.A., **Volkovitsh M.G.**, Dorofeyev V.I. and Konstantinov A.S. Bio-indicators of desertification and erosion in Turkey // VIIIth European Congress of Entomology. Izmir, Turkey, September 17–22, 2006. Abstract Book. – 2006. – P. 139.