

УДК 595.763.6

А. Г. Кирейчук

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *CALONECRUS* J. THOMSON
И ЗАМЕЧАНИЯ ПО ФИЛОГЕНИИ СЕМЕЙСТВА ЖУКОВ-БЛЕСТЯНОК
(COLEOPTERA, NITIDULIDAE)[A. G. KIREJTS HUK. SYSTEMATIC POSITION OF THE GENUS *CALONECRUS* J. THOMSON
AND NOTES ON THE PHYLOGENY OF THE FAMILY NITIDULIDAE (COLEOPTERA)]

Изучение материала по роду *Calonecrus* из Музея естествознания Гумбольдтского университета (Museum für Naturkunde an der Humboldt-Universität, Berlin, DDR) и Зоологического музея Копенгагенского университета (Zoologisk Museum, Universitet, København) позволило автору выяснить обособленное положение этого рода в системе семейства. В настоящей статье для этого рода предлагается новое подсемейство, а также обсуждается предложенная впервые схема филогенетических отношений всех подсемейств жуков-блестянок. Кроме этого, описан новый вид рода *Calonecrus* с Филиппинских островов.

Автор статьи глубоко признателен М. Улигу (M. Uhlig) и Ф. Хике (F. Hieke) из Гумбольдтского университета, а также О. Мартину (O. Martin) из Копенгагенского университета, благодаря любезности которых он имел возможность тщательно исследовать особенности строения имаго видов рассматриваемого рода. Изученные экземпляры хранятся в музеях Гумбольдтского (МНУ) и Копенгагенского (ЗМК) университетов, а также в коллекции Зоологического института АН СССР (Ленинград).

Подсемейство *CALONECRINAE* Kirejtshuk, subfam.

Типовой род: *Calonecrus* J. Thomson, 1857: Arch. Ent., 1: 117.

Тело продолговатое, сверху несколько уплощенное, снизу умеренно выпуклое, пунктировка и опушение более или менее выражены.

Голова прогнатическая, подвижная, сверху уплощенная, с обособленным наличником. Лабрум почти цельный, с неглубокой выемкой посередине. Мандибулы с удлинёнными острыми вершинами. Максиллы 1-лопастные, с 5-члениковыми щупиками. Ментум приблизительно 5-угольный. Лигула несколько расширена к вершине, с компактными парагlossen. Усики 10-члениковые, скапус умеренно вздут, последний членик сильно булавовидно вздут, а один или два предпоследних значительно расширены, с рантом по краю, так что их форма напоминает двояковыпуклую линзу. Усиковые бороздки выражены по бокам от основания максилл и ментума.

Переднеспинка уплощена, с отчетливым боковым рвантом. Щиток умеренно развит. Надкрылья несколько укорочены, не покрывают пигидий, а иногда и предшествующий тергит; перегиб эпиплевр надкрылий плавный, без заметного ранта. Анальный склерит у самцов выступает, а у самок не выступает за вершину пигидия. Анальная ветвь жилкования крыльев разделена на три: 2А, 3А и 4А [согласно номенклатуре жилок, предложенной Кроузоном (Crowson, 1967)]; поперечная жилка г-ш невыражена.

Передние тазиковые впадины не полностью замкнутые, сохраняется разрыв между отростком переднегруди и дистальной складкой простернума. Трохантин на всех тазиках достаточно хорошо заметен. Бедренные линии средних и задних тазиковых впадин невыражены.

Ноги узкие. Голени без отчетливых рантов по наружному краю. Первые 3 членика лапок 2-лопастные, на нижней поверхности лопастей находятся хорошо развитые подушечки, густо покрытые волосками; 4-й членик почти цилиндрический, со скошенной вершиной; последний членик удлинён и вздут на вершине. Коготки лапок простые.

Гениталии ♂. Эдеагус симметричный; параметры довольно длинные, сросшиеся, с короткой фаллобазой; ствол пениса более или менее склеротизован.

Гениталии ♀. Яйцеклад отчетливо разделен на коксит и вальвифер.

Диагноз. Это подсемейство хорошо отличается от всех остальных подсемейств блестянок 10-члениковыми усиками, имеющими весьма своеобразную форму вершинных члеников, и отсутствием вершинного ранта по наружному краю передней голени (см. определительную таблицу). Габитуально, а также невыраженной булавой усиков, плавным перегибом эпиплевр надкрылий без заметного ранта, отсутствием бедренных линий средних и задних тазиковых впадин, отсутствием отчетливых рантов по наружному краю средних и задних голеней вида *Calonecrinae* subfam. п. сходны с *Kateretinae*. Последние членики усиков у представителей *Calonecrinae* subfam. п. почти так же, как у *Kateretinae*, равномерно вздуты, в то время как у видов остальных подсемейств последние членики усиков, образующие булаву, в той или иной мере уплощены.

Вместе с тем сближенные, сросшиеся с отростком переднегруди задние части простернума у видов *Calonecrinae* subfam. п., т. е. не полностью замкнутые передние тазиковые впадины, согласно Жанфлю и Польяну (Jeanell et Paulian, 1949), сходны с таковыми скорее у *Cryptarchinae*, нежели с незамкнутыми и, как правило, довольно открытыми передними тазиковыми впадинами у видов *Kateretinae*. От последних известные представители нового подсемейства отличаются также однолопастными максиллами и признаками строения гениталий, которые сходны с таковыми у родов, близких к *Epuraea* Er. (*Nitidulinae*) и *Carpophilus* Steph. (*Carpophilinae*). И наконец, в отличие от *Kateretinae* у видов подсем. *Calonecrinae* subfam. п. в жилковании крыльев заметны 3 анальные жилки: 2А, 3А и 4А. О других признаках, отличающих описываемое подсемейство от других подсемейств блестянок, см. определительную таблицу подсемейств и раздел «Анализ и оценка признаков».

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДСЕМЕЙСТВ СЕМ. NITIDULIDAE ПО ИМАГО

1. Перегиб эпиплевр надкрылий плавный, без ранта; последние членики усиков, образующие булаву, нерезко обособлены от члеников жгутика, не уплощены или едва уплощены; наружный край средних и задних голеней без отчетливых рантов 2.
- Перегиб эпиплевр надкрылий резкий, с отчетливым рантом; последние членики усиков, образующие более или менее компактную булаву, резко обособлены от члеников жгутика и в той или иной мере отчетливо уплощены; наружный край средних и задних голеней с 1 или 2 рантами, как правило, отчетливо выраженными 3.
2. Усики 11-члениковые; надкрылья без вырезки у наружного вершинного угла; максиллы 2-лопастные; передние тазиковые впадины открытые; эдеагус с причлененными параметрами, отчетливо асимметричный; яйцеклад с плохо выраженными склеритами коксита и вальвифера *Kateretinae* Erichson, 1843 (*Cateretes*).
- Усики 10-члениковые; надкрылья с глубокой вырезкой у наружного вершинного угла; максиллы 1-лопастные; передние тазиковые впадины не полностью замкнутые, но дистальная складка простернума сильно сближена с отростком переднегруди; эдеагус симметричный, его фаллобаза, сросшаяся с параметрами; яйцеклад с хорошо выраженными склеритами коксита и вальвифера *Calonecrinae* subfam. п.
3. Лабрум сросшийся со лбом; передние тазиковые впадины не полностью замкнутые; эдеагус всегда без выраженных параметров *Cryptarchinae* Reitter, 1884 (*Cryptarchini*).
- Лабрум не сросшийся со лбом, отчетливо свободный; передние тазиковые впадины, за редким исключением, полностью замкнутые; эдеагус чаще

- с более или менее выраженными или реже — невыраженными параметрами 4.
4. Основание пигидия, а часто и основание последнего стернита брюшка с отчетливыми парными дуговидными вдавлениями; средние и задние голени сильно уплощены, с 1 отчетливым рантом по наружному краю; передние голени нередко с рядом довольно крупных зубцов по наружному краю **Meligethinae** C. Thomson, 1859 (*Meligethina*).
- Основание пигидия и основание последнего стернита брюшка всегда без парных дуговидных вдавлений или иногда вдоль основания пигидия заметны 8 маленьких полулунных углублений; средние и задние голени неуплощены, с 2 рантами по наружному краю (иногда частично редуцированными); передняя голень с рядом очень маленьких зубчиков или иногда также с одним очень крупным апикальным зубцом 5.
5. Надкрылья сильно укорочены, оставляют непокрытыми, помимо пигидия, 1—3 предшествующих тергита **Carpophilinae** Erichson, 1843.
- Надкрылья полные или несколько укороченные, самое большее не покрывают пигидий и вершину 6-го тергита **Nitidulinae** Latreille, 1807 (*Nitidulariae*).

Род **CALONECRUS** J. Thomson, 1857

Calonecrus J. Thomson, 1857, Arch. Ent., 1 : 117.

Типовой вид: *Calonecrus wallacei* J. Thomson, 1857, loc. cit. : 117.

Calonecrus wallacei J. Thomson, 1857 (рис. 1—7).

М а т е р и а л. 1 ♂: о. Калимантан, Саравак («Borneo, Sarawak, 1865—1866, coll. S. Doria», «56739»), МНУ; 1 ♂: там же («Borneo, Mus. Westerm.»), ЗМК; 1 ♀: о. Ява («Java, Codelon», «8629»), ЗИН; 1 ♀: Малаккский п-ов, Перак («Perak», «Mus. Hauschild»), ЗМК.

Длина 7.3—11.2, ширина 3.0—3.7, высота 1.7—2.1 мм. Изученные самки имеют отличное от такового у самцов очертание переднеспинки и менее заметные бугры на надкрыльях, а булава усиков одной из самок (Ява) без острых краев на 8-м членике, и последний членик усиков скорее округлый, чем вытянутый. Гениталии самца и самки сильно склеротизованы.

Д и а г н о з. *C. wallacei*, по-видимому, очень сходен с *C. rufipes* Pasc.¹, но отличается от него более крупными размерами тела, более глубокими выемками по бокам переднеспинки и строением булавы усиков. Этот вид отличается от *C. laticollis* контуром более выпуклой переднеспинки, менее развитыми пучками волосков на надкрыльях, а также строением гениталий самца, а от *C. pubescens* sp. n. — меньшими размерами, формой переднеспинки, менее развитым опушением верхней поверхности тела и строением яйцеклада. См. ниже определительную таблицу видов.

Calonecrus laticollis Murray, 1864 (рис. 8—12).

М а т е р и а л. 3 ♂: о. Суматра, Бинджай («Ober-Langkat, Deli, Sumatra, 1894, W. Reinsch»), МНУ и ЗИН.

Длина 9.2—11.7, ширина 3.5—4.0, высота 2.0—2.2 мм. Все изученные экземпляры соответствуют подробному первоописанию. Эдеагус хорошо склеротизован.

Д и а г н о з. См. диагноз предыдущего вида и определительную таблицу видов.

Calonecrus pubescens Kirejtshuk, sp. n. (рис. 13—15).

М а т е р и а л. 1 ♀ (голотип): Филиппины, о. Масбате («Philippinen, Masbate, Horos, G. Bötcher, 26 VIII. 1917»), МНУ.

Г о л о т и п, самка. Длина 5.5, ширина 1.2, высота 1.1 мм. Продолговатый, сверху уплощенный, снизу выпуклый; красновато-коричневый, надкрылья, а также апикальные части бедер и голени сильно затемнены (почти черные); со слабым жирным блеском; довольно

¹ *C. rufipes* Pasc. известен автору только по литературным источникам (Pascoe, 1861; Murray, 1864).

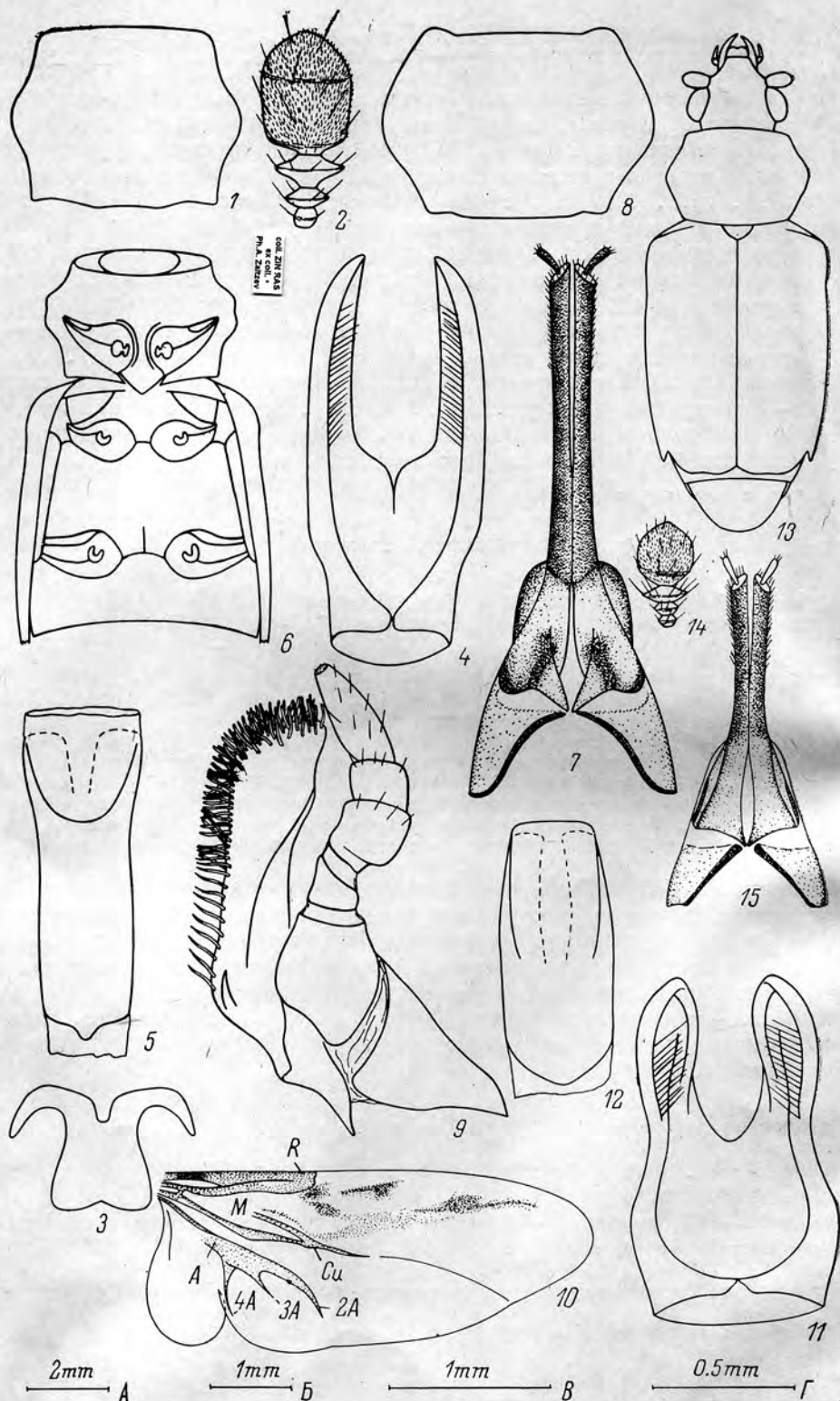


Рис. 1—15.

1—7 — *Calonecrus wallacei* J. Thoms. (♂: 1 — переднеспинка, 2 — булава усиков, 3 — базальная пластинка, 4 — тегмен с вентральной стороны, 5 — penis с дорсальной стороны; ♀: 6 — нижняя поверхность груди и 1-й стернит брюшка; 7 — яйцеклад с вентральной стороны); 8—12 — *Calonecrus laticollis* Murr., ♂ (8 — переднеспинка, 9 — максилла и максиллярный щупик снизу, 10 — крыло, 11 — тегмен с вентральной стороны, 12 — penis с дорсальной стороны); 13—15 — *Calonecrus pubescens* sp. n., ♀ (13 — контур тела сверху, 14 — булава усиков, 15 — яйцеклад с вентральной стороны).

Масштаб: А — к рис. 10; Б — к рис. 1, 6, 8, 13; В — к рис. 2, 5, 7, 11, 12, 14, 15; Г — к рис. 9.

густо покрыт длинными золотистыми волосками, причем волоски на голове и переднеспинке равны по длине волоскам на латеральных частях надкрылий, длина волосков достигает $\frac{3}{4}$ длины последнего членика булавы усиков.

Голова с поперечным углублением между местами прикрепления усиков. Поверхность пунктирована округлыми точками, размер которых приблизительно вдвое меньше фасеток глаз, расстояние между точками равно 1.0—1.5 диаметрам точки, пространство между точками гладкое. Длина усиков приблизительно равна ширине головы, их последний членик составляет почти $\frac{1}{6}$ общей длины.

Переднеспинка слабо выпуклая, с едва отогнутыми боками, ее задний край без выемок у задних углов. Поверхность приблизительно такая же, как на голове.

Щиток с широко закругленной вершиной, поверхность приблизительно такая же, как на голове и переднеспинке, но со следами поперечной микроскульптуры.

Надкрылья с вырезкой у вершинного латерального угла, с довольно сильно выступающими плечевыми бугорками, без выраженных пришовных линий. Поверхность пунктирована такими же точками, как на голове и переднеспинке, но со слабо заметной тенденцией к рашпильвидности, а пространство с густой, ячеистой, несколько сглаженной микроскульптурой.

Пигидий с широко закругленной вершиной, его поверхность, а также поверхность предыдущего тергита приблизительно такие же, как на надкрыльях, но точки гуще и меньше, а пространство между ними с отчетливой микроскульптурой.

Нижняя поверхность приблизительно так же опушена и так же пунктирована, как пигидий и 6-й тергит. Ментум несколько расширен к закругленным передним углам, его длина составляет приблизительно $\frac{2}{3}$ его ширины. Отросток переднегруды едва шире булавы усиков. Расстояние между средними тазиками приблизительно равно, а расстояние между задними тазиками почти в 2.5 раза больше расстояния между передними тазиками. Последний стернит брюшка очень широко закруглен.

Ноги узкие и длинные. Голени приблизительно параллельносторонние, несколько уже последнего членика усиков. Бедрa почти втрое шире, а лапки втрое уже голеней, коготки лапок простые.

Г е н и т а л и и. Яйцеклад хорошо склеротизован.

Д и а г н о з. См. диагноз *C. wallacei* и определительную таблицу видов.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ВИДОВ РОДА *CALONECRUS* J. THOMSON

1. Задний край переднеспинки почти равномерно изогнут, без выемок у закругленных задних углов; опушение на голове и переднеспинке приблизительно такое же, как на латеральных частях надкрылий. — Красно-вато-коричневый, надкрылья, а также апикальные части бедер и голени темнее (почти черные). Длина 5.5 мм. Рис. 13—15. Филиппины *C. pubescens* sp. n.
- Задний край переднеспинки с отчетливыми дуговидными выемками у задних углов; большая часть верхней поверхности покрыта очень короткими рыжеватыми волосками, но на латеральных частях надкрылий расположено несколько пучков из довольно длинных волосков 2.
2. Надкрылья едва шире переднеспинки; переднегрудь более плоская, ее бока спереди и сзади от расширенной середины приблизительно равномерно сужены. — Красно-вато-коричневый, надкрылья, усики, бедра и голени черные. 9.2—11.7 мм. Калимантан *C. laticollis* Murray.
- Надкрылья значительно шире переднеспинки; переднегрудь более выпуклая, ее бока перед и позади расширения с более или менее отчетливыми дуговидными выемками. — Сходен с предыдущим. 7.3—11.2 мм. Малаккский п-ов, Ява и Калимантан *C. wallacei* Thomson.
- Меньше и светлее. См. Murray, 1864, Калимантан *C. rufipes* Pascoe.

ОБ ОБЪЕМЕ СЕМЕЙСТВА

См. также
в каталоге
Па. А. Златин

Автор настоящей работы считает, что в составе семейства жуков-блестянок следует рассматривать, помимо описанного выше подсемейства, только 5 подсемейств, включенных в сем. *Nitidulidae* Парсонсом (Parsons, 1943), а именно: *Kateretinae*, *Nitidulinae*, *Carpophilinae*, *Meligethinae* и *Cryptarchinae*. Такой

объем семейства в настоящее время принимается большинством исследователей. Здесь следует отметить, что если бы мы включили группы *Cybocephalinae* и *Smicripinae* в качестве подсемейств в семейство блестянок, как предлагает Кроусон (Crowson, 1967), то возникла бы необходимость пересмотреть статусы отдельных таксонов, ныне понимаемых как подсемейства. Несмотря на близкое родство *Cybocephalidae*, *Smicripidae* и *Nitidulidae*, эти группы достаточно хорошо обособлены друг от друга как морфологически, так и экологически, и их, по-видимому, все же целесообразнее рассматривать как самостоятельные семейства.

ЗАМЕЧАНИЯ ПО ИСТОРИИ ВОПРОСА

Сочетание архаичных и эволюционно продвинутых признаков как следствие мозаичной эволюции (принцип гетеробатмии по Тахтаджану, 1966) в строении жуков-блестянок препятствовало обоснованию филогенетической системы. Многие авторы прошлого века в работах, написанных в разное время, в зависимости от применения тех или иных диагностических признаков относили одни и те же роды в различные группы [это можно найти в том числе и в работах Э. Райттера (E. Reitter) и А. Грувелля (A. Grouvelle)]. После опубликования каталога блестянок мировой фауны (Grouvelle, 1913) объем принятых в нем групп мало изменялся, за исключением выделения *Cybocephalidae* в самостоятельное семейство и выяснения систематического положения некоторых плохо изученных родов (Sen Gupta a. Crowson, 1966; Jelinek, 1975; Kirejtshuk, 1980, и др.). Некоторые авторы рассматривают группу *Meligethinae* как трибу в подсем. *Nitidulinae* (Spongraft, 1967; Crowson, 1967). Однако, как нам кажется, морфологическая и особенно экологическая обособленность групп *Meligethinae* и *Nitidulinae* значительно отчетливее, чем обособленность *Carpophilinae* и *Nitidulinae*, несмотря на габитуальную несхожесть последних. Почти все исследователи вслед за Мурреем (Murray, 1864) и Грувеллем (Grouvelle, 1913) рассматривали *Meligethinae* и *Carpophilinae* как менее продвинутые группы по сравнению с *Nitidulinae* и располагали их перед последним таксоном. Однако, как будет показано ниже, обе эти группы являются производными от подсем. *Nitidulinae*, которое включает как довольно генерализованные, так и сравнительно сильно специализированные формы.

АНАЛИЗ И ОЦЕНКА ПРИЗНАКОВ

Сравнительно-морфологический анализ структур, изученных к настоящему времени, позволяет для интерпретации филогенетических отношений внутри семейства блестянок выделить 3 условные категории признаков. Результаты проведенного анализа сведены в таблице эволюционных состояний структур (см. ниже). Эта таблица носит в значительной мере предварительный характер, поскольку в ней учтено ограниченное число признаков. Ряд признаков, изученных только у немногих представителей блестянок, автор счел нужным опустить, особенно это касается признаков строения личинок и куколок. Тем не менее, нам кажется, эта таблица достаточно подтверждает предлагаемую схему филогенетических отношений (рис. 16).

В ряде случаев сравнительно-морфологический анализ позволяет однозначно судить о том, находятся те или иные структуры в архаичном состоянии или же они эволюционно модифицированы. Признаки этих структур, как правило, имеют большой таксономический вес. Так, 1-лопастная максилла вторична по отношению к 2-лопастной (в таблице см. пункт 2), а редуцированное жилкование вторично по отношению к более полному (пункты 16 и 17). То же можно сказать о развитии тегмена — срастании фаллобазы и парамер (пункт 18), развитии резкой выраженной асимметрии эдеагуса и значительной его мембранизации (пункт 19), а также о срастании лба с лабрумом (пункт 1).

Плавный перегиб эпиплевр надкрылий по сравнению с резким перегибом, образующим отчетливый рант (пункт 14), является, несомненно, архаичным признаком для жуков в целом. Можно предположить, что плавный перегиб у *Katereatinae* и *Calonecrinae* является первичным, учитывая их слабо уплощенную форму тела, слабо модифицированные ноги и другие архаичные черты строения.

Со значительно меньшей вероятностью можно допустить обратное: исчезновение бокового ранта на надкрыльях. Это не согласуется с другими закономерностями морфогенеза семейства.

К этой же категории признаков автор отнес наличие сенсорной капсулы на последнем членике усиков у видов подсем. *Carpophilinae* и некоторых групп из подсем. *Nitidulinae* (роды, близкие к *Eपुरaea* Eg.) (пункт 5). Наличие этой капсулы, вероятно, связано с общностью происхождения групп, в которых она обнаружена, т. е. эта структура возникла, по-видимому, у представителей подсем. *Nitidulinae* и унаследована потомками, давшими начало группам, объединяемым в подсем. *Carpophilinae*.

Глубокие парные вдавления на тергите и стерните последнего сегмента брюшка у многих представителей *Meligethinae* ввиду их полной идентичности имеют определенно общее происхождение (пункты 6 и 7). Отсутствие этих образований на последнем стерните у видов родов *Pria* Eg. и *Microporodes* Endr.-Y. может быть первичным. Однако редукция и исчезновение этих вдавлений у группы родственных видов, близких к *Meligethes variabilis* Rtt., явно вторичны и являются следствием деспециализации. Несколько сходные образования обнаружены у родов, близких к *Aethina* Eg. (*Nitidulinae*), у которых вдоль основания последнего тергита заметны 8 небольших полулунных вдавлений, тогда как у основания последнего стернита эти образования отсутствуют. Подобные вдавления на последнем сегменте брюшка так же, как и сплошные вдавления на тергитах, предшествующих пigidию у *Carpophilinae* (пункт 8), морфо-функционально, по-видимому, связаны с приспособлением к коротконадкрылости, как механизмы, увеличивающие жесткость брюшка и прочность сочленения сегментов и сохраняющие при этом подвижность. Эти вдавления являются, вероятно, гомологами фрагм, и их развитие сопровождается усилением склеротизации. Однако в каждом из перечисленных случаев форма и расположение вдавлений довольно специфичны, что свидетельствует о их независимом происхождении.

Уплотнение бедер и голеней (пункты 9—12), характерное для блестянок подсемейств *Nitidulinae*, *Carpophilinae*, *Meligethinae* и *Cryptarchinae*, обнаруживает несколько этапов, которые можно интерпретировать в соответствии с критерием корреляций в рядах преобразования структур (Ekis, 1977). При этом бедра у всех этих групп более или менее сходно уплощены, со складкой на вершине для вкладывания голеней. У видов *Kateretinae* и *Calonecrinae* бедра и голени узкие; передняя голень *Calonecrinae* без выраженного ранта по наружному краю, а у *Kateretinae* заметен отчетливый рант. Отсутствие ранта с зубчиками по наружному краю передней голени *Calonecrinae* является, по-видимому, следствием редукции. Особенно значительное уплощение бедер наблюдается у *Meligethinae* и *Cryptarchinae*. С уплощением бедер и голеней, вероятно, связано развитие 2 отчетливых рантов по наружному краю средних и задних голеней, которые у ряда форм частично редуцируются. У *Meligethinae* уплощение голеней достигает наибольшей степени, в связи с чем вместо 2 рантов на средних и задних голених остается только один, а по наружному краю передней голени у многих представителей этого подсемейства наблюдается развитие мощных зубцов.

Для всего семейства блестянок характерны 2-лопастные 3 первых членика лапки, а исчезновение лопастей у блестянок родов, близких к *Pallodes* Eg. и *Tricanus* Eg. (пункт 13), возможно, связанное с удлинением члеников, несомненно, вторичное явление.

Существенной морфологической перестройкой явилось значительное укорочение надкрылий у *Carpophilinae* (пункт 15) и формирование у этой группы стафилиного облика, обусловившие выше рассмотренную модификацию строения брюшка.

И наконец, только однозначно можно интерпретировать формирование отчетливой, компактной и в той или иной мере уплощенной булавы усиков, резко обособленной от жгутика (пункт 3), а также редукцию одного из члеников усиков у *Calonecrinae* (пункт 4) ввиду уникальности строения последнего среди блестянок.

Коллекция
Музея
Исторической
Зоологии
и
Зоологии
Иркутского
университета

ИЗДАНИЕ
№ 10
1974 г.

Ко второй категории мы отнесли признаки структур, изменение которых вызвано структурными корреляциями, не всегда жестко обусловленными. Эти признаки нередко появляются параллельно у представителей разных групп на сходной морфологической основе, поэтому они иногда могут отражать ту или иную особенность крупной группы организмов, но их значение для филогенетических построений довольно ограничено.

Отсутствие на нижней поверхности головы усиковых бороздок у видов *Kateretinae* и *Calonecrinae*, как это можно предположить, носит первичный характер, тогда как их отсутствие у некоторых представителей других подсемейств (например, у видов рода *Thalycra* Eg. из *Nitidulinae*), по всей вероятности, вторично. Однако у многих *Kateretinae*, а также у *Calonecrinae* имеются отчетливые ямки для вкладывания скапуса и небольшие гребеньки по бокам от опущенного ниже основной плоскости головной капсулы ментума. Эти образования в значительной мере сходны с усиковыми бороздками у других подсемейств и так же, как последние, в той или иной мере ограничивают подвижность жгутика в подогнутом состоянии. Особенности строения *Kateretinae* и *Calonecrinae* не позволяют судить о первичности отсутствия усиковых бороздок, хотя вероятно, что эти образования у перечисленных групп отсутствуют первично. Тем не менее так же, как в других семействах, эти бороздки, по-видимому, могли бы многократно появляться и исчезать в различных группах блестянок.

Одним из приспособлений к короткононадкрылости, помимо вдавлений, описанных выше, является увеличение 6-го тергита и 4-го видимого стернита брюшка, так что последний сегмент оказывается частично втянутым внутрь предпоследнего. Такое увеличение предпоследнего сегмента можно наблюдать у разных групп всех подсемейств блестянок, за исключением *Cryptarchinae*, однако наибольшее проявление оно получает у *Kateretinae*, у ряда форм которых (особенно у видов родов, близких к *Brachyleptus* Motsch. и *Amartus* J. Lec.) предпоследний сегмент превышает размеры двух предшествующих, взятых вместе, и значительно отличается от них формой.

К этой же категории структур можно отнести развитие бедренных линий средних и задних тазиковых впадин, появление которых, по-видимому, обусловлено приближением к нижней поверхности тела плоскости движения бедер. Изменчивость этих структур у близких видов рода *Carpophilus* Steph. показана Добсоном (Dobson, 1954), а у разных родов Парсонсом (Parsons, 1972). Однако отсутствие бедренных линий у *Kateretinae* и *Calonecrinae*, по-видимому, первично, поскольку они имеют слабо уплощенные бедра, плоскость движения которых не приближена к нижней поверхности тела, в то время как отсутствие их у представителей других подсемейств вторично. Формирование медиального кила или крышевидного выпячивания посередине мезостернита жестко скоррелировано с формой отростка переднегруди (Parsons, 1972). Эти структуры могут возникать параллельно в разных группах и варьировать в довольно значительном диапазоне.

К 3-й категории признаков отнесены признаки гениталий и структур, несущих вторичные половые признаки, которые нередко имеют сходные в разных группах блестянок тенденции к трансформации, обусловленные не структурными приспособлениями к среде, а гомологичными рядами изменчивости и наследственности у родственных групп (правило Вавилова). Так, превращение тегмена в простую пластинку без выраженных латеральных долей (вероятных гомологов параметра) наблюдается у 4 подсемейств: *Nitidulinae*, *Carpophilinae*, *Meligethinae* и *Cryptarchinae*. Параллельные модификации обнаруживаются также в строении яйцеклада (редукция стилей, изменение конфигурации коксита и др.), усиков (формирование 4-члениковой булавы со сравнительно разобщенными члениками сперва у самцов, а затем и у самок, по-видимому, как следствие передачи вторичного полового признака с одного пола на другой), а также в строении последнего сегмента брюшка.

Возможно, существенными признаками, которые мы не смогли отнести ни к одной из выделенных категорий, являются различные состояния передних тазиковых впадин. Нам не удалось объяснить, чем обусловлены открытые передние тазиковые впадины *Kateretinae*, не полностью замкнутые передние тазиковые впадины *Calonecrinae*, *Cryptarchinae* и некоторых представителей *Carpophilinae*,

Эволюционные состояния некоторых структур якуков-блестянок

№№ при- знаков	А. Исходное или близкое к нему состояние структуры							В. Модифицированное состояние структуры							
		К	Cl	N	Ca	M	Gr		К	Cl	N	Ca	M	Gr	
1	Лабрум, не сросшийся со лбом	+	+	+	+	+	-	Лабрум, сросшийся со лбом	-	-	-	-	-	-	+
2	Максиллы 2-лопастные	+	+	-	-	-	-	Максиллы 1-лопастные	-	-	-	-	-	-	+
3	Усики со слабо выраженной бу- лавой, неуголощенной или едва уголощенной	+	+	-	-	-	-	Усики с отчетливой, более или менее компактной, уголощенной булавой	-	+	+	+	+	+	+
4	Усики 11-члениковые	+	+	+	+	+	+	Усики 10-члениковые	-	+	+	+	+	+	-
5	Последний членик усика без сенсорной капсулы	+	+	+	+	+	+	Последний членик усика с сен- сорной капсулой	-	-	+	+	+	+	-
6	Питидий простой	+	+	+	+	+	+	Основание питидия с глубокими выявлениями	-	-	+	+	+	+	-
7	Последний стернит брюшка простой	+	+	+	+	+	+	Основание последнего стернита брюшка с парными выделениями	-	-	-	-	-	-	-
8	Тергиты, предшествующие пи- тидию, простые	+	+	+	+	+	+	Тергиты, предшествующие пи- тидию, с глубокими выделениями	-	-	-	+	+	-	-
9	Бедра узкие	+	+	-	-	-	-	Бедра в той или иной мере рас- ширены	-	-	+	+	+	+	+
10	Передние голени узкие и не- уголощенные, едва расширены к вершине, с одним рантом по наружному краю с мелки- ми зубчиками	+	-	+	+	-	+	Передние голени узкие и неуго- лощенные, почти параллельносто- ронние, без ранта с зубчиками по наружному краю	-	+	-	-	-	-	-
10а	То же	+	-	+	+	-	+	Передние голени сильно уголощен- ные, с рантом и нерезко с мощ- ными зубчиками по наружному краю	-	-	-	-	+	-	-
11	Средние и задние голени не уголощены, без рантов по на- ружному краю	+	+	-	-	-	-	Средние и задние голени умеренно уголощены, с двумя отчетливыми рантами по наружному краю	-	-	+	+	-	-	+
12	Средние и задние голени уме- ренно уголощены, с двумя отчетливыми рантами по на- ружному краю	-	-	+	+	-	+	Средние и задние голени сильно уголощены, с одним наружным рантом	-	-	-	-	+	-	-
13	Первые 3 членика всех лапок 2-лопастные	+	+	+	+	+	+	Первые 3 членика части или всех лапок без лопастей	-	-	+	-	-	-	-
14	Надкрылья с шпавным переги- бом эпителер, без выражен- ного ранта	+	+	-	-	-	-	Надкрылья с резким перегибом эпителер, с отчетливым рантом	-	-	+	+	+	+	+

№№ ряд- ных знаков	А. Исходное или близкое к нему состояние структуры	К	Cl	N	Ca	M	Cr	К	Cl	N	Ca	M	Cr
15	Накрылья не покрывают самое большее пигидий и вершину 6-го тергита	+	+	+	—	+	—	—	—	—	+	—	—
16	В жилковании крыльев выражены 3 анальные жилки	—	+	+	—	+	—	+	—	+	+	+	+
17	В жилковании крыльев поперечная жилка r-m выражена	—	—	+	+	—	—	+	+	+	+	+	—
18	Тегмен с приращенными парамерами	+	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+
19	Склериты эдеагуса симметричные	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. К — подсем. *Kateretinae*; Cl — подсем. *Caloneurinae*; N — подсем. *Nitidulidae*; Ca — подсем. *Sarrorhithinae*; M — подсем. *Melighetinae*; Cr — подсем. *Sturparchinae*. — отсутствие данного состояния структуры в подсемействе; + данное состояние структуры выражено в подсемействе (если в одном подсемействе выражены оба указанных состояния, то они и в том и в другом случае отмечены знаком +, а если не выражены, то в обоих случаях отмечены знаком —).

а также замкнутые передние тазиковые впадины остальных блестянок. Эти структуры как среди современных групп (Crowson, 1967), так и ископаемых (Пономаренко, 1969) обнаруживают сравнительно большую изменчивость в пределах одной и той же группы, и поэтому трансформация их в каком-либо направлении носит, вероятно, обратимый характер.

Строение преимагинальных стадий блестянок известно нам в основном по литературе. Детально изучены лишь личинки *Kateretinae* и *Melighetinae*. Поэтому целесообразно здесь не рассматривать признаки этих стадий, поскольку фрагментарные литературные сведения могут привести к многочисленным ошибкам при попытке филогенетически интерпретировать их. Однако здесь следует отметить, что сходство личинок *Kateretinae* и *Melighetinae* вызвано скорее общностью мест обитания, сходством циклов развития и образа жизни, чем общностью происхождения. То же можно сказать и об отдельных чертах строения имаго этих подсемейств, и поэтому объединение их в один таксон *Brachypteridae* (Verhoeff, 1923) ошибочно.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВНУТРИ СЕМЕЙСТВА ЖУКОВ-БЛЕСТЯНОК

Основываясь на концепции гипотетического предка надсем. *Cucujoidea*, предложенной Кроусоном (Crowson, 1967), можно представить некоторые особенности общего предка сем. *Nitidulidae*. Экологически он, вероятно, был приурочен к лесным биотопам. Трофически непосредственные предки *Nitidulidae*, по-видимому, были связаны с грибами и разлагающимися растительными остатками. Это можно предположить на основании распространенности такого типа питания среди различных групп современных блестянок.

Взрослые особи, видимо, имели следующие характерные черты строения: 1) тело овальное, сверху и снизу умеренно выпуклое; 2) лабрум обособлен от лба; 3) мандибулы с хорошо развитыми простекой и молот; 4) максиллы 2-лопастные; 5) 11-члениковые усики со слабо развитой или неразвитой булавой; 6) отросток переднегруди узкий и короткий, не выступающий или едва выступающий за задний край переднегруди; 7) жилкование крыльев без поперечных

жилок, за исключением 1-й поперечной жилки; без ячеек; с 3 анальными жилками; 8) надкрылья полные; 9) бедра и голени узкие, неуплощенные; передние голени с рантом, несущим маленькие зубчики по наружному краю; средние и задние голени без выраженных рантов; 10) примитивный кукуйоидный эдеагус неинвертированного типа, фаллобазис с причлененными параметрами; 11) яйцеклад без четко выраженных склеритов, но разделенный на вальвифер и коксит.

Личинки архаичных форм по многим чертам строения имели, вероятно, много общего с личинками ныне живущих представителей *Cryptarchinae*, хотя, возможно, не обладали дыхальцевыми трубочками. Можно перечислить следующие признаки предковой формы личинки блестянок: 1) тело червеобразное, слабо склеротизованное; 2) голова прогнатическая, с развитыми фронтальными швами; 3) мандибулы с развитыми простекой и молотом, простека с зубцами или выростами; 4) максиллы с развитой малой (слившимися лацинией и галеа); 5) лабиальные щупики 1- или 2-члениковые (как у представителей *Rhizophagidae*); 6) тело покрывали различные кутикулярные выросты; 7) урогомфы и прегомфы хорошо развиты.

Так как куколки блестянок в большинстве изученных случаев мало отличаются друг от друга, можно предположить, что эта фаза современных блестянок мало уклонилась от предковой формы. Тем не менее можно отметить, что куколка предков, вероятно, обладала 1) невтянутыми вовнутрь 2 последними сегментами брюшка и 2) развитыми крючковидными урогомфами на 9-м тергите брюшка.

Имеющиеся палеонтологические данные не позволяют обоснованно судить о времени формирования семейства блестянок. При анализе литературных сведений об ископаемых блестянках обращает на себя внимание относительное обилие форм, внешне сходных с видами современных родов *Omosita* Gr., *Nitidula* F. и *Soronia* Gr. из подсем. *Nitidulinae*. Самый древний достоверный отпечаток относится к группе этих родов (*Meligethiella soroniaformis* L. Medv. — Медведев, 1969; Забайкалье, нижний мел). Род *Nitidulina* Mart. из юрских сланцев Туркмении был ошибочно идентифицирован как представитель сем. *Nitidulidae* (Мартынов, 1926). Действительное положение этого рода остается невыясненным (возможно, его следует рассматривать в составе сем. *Cisujidae*).

Почти все ссылки на находки блестянок в отложениях относятся ко времени не ниже олигоцена, причем имеющиеся литературные данные свидетельствуют, что это семейство, кажется, мало изменилось в течение кайнозойской эры. Уже из олигоцена известны все современные подсемейства блестянок, за исключением *Calonecrinae* и *Cryptarchinae* (последнее отмечено позже: Коронен и Nuorteva, 1973). Из всех известных захоронений описано 7 родов вымерших блестянок, а отпечатки остальных найденных ископаемых форм относились авторами описаний к родам, существующим в настоящее время.

Несмотря на то что самые древние из ныне известных форм блестянок относятся к подсем. *Nitidulinae*, это подсемейство не может рассматриваться как наиболее древняя и анцестральная группа, поскольку ее современные и ископаемые представители обладают структурами, которые находятся в явно продвинутом состоянии по сравнению с таковыми у видов подсемейств *Kateretinae* и *Calonecrinae* (см. таблицу). При этом представители подсем. *Calonecrinae*, так же как и *Nitidulinae*, занимают экологическую нишу, близкую к исходной: имаго и личинки рода *Calonecrus*, согласно Муррею (Murray, 1864), питаются вытекающим соком диптерокарповых, в то время как представители подсем. *Kateretinae* являются антофильными насекомыми в течение всего жизненного цикла.

Поэтому первое разветвление общего ствола блестянок, вероятно, связано с переходом предка *Kateretinae* в другую экологическую нишу. В пользу того, что указанная группа обособилась раньше других подсемейств, свидетельствует то, что она сохранила ряд генерализованных признаков, отсутствующих у всех остальных блестянок (кроме признаков, указанных в таблице, можно привести также примитивный габитус представителей этого подсемейства). Вместе с тем эта группа приобрела ряд высокоспециализированных структур (см. признаки, указанные в таблице, а также адоральный пузырек на галеа). Переход в новую экологическую нишу вызвал быстрое эволюционное преобразование некоторых структур и «законсервировал» часть архаичных признаков, которые

не сохранились в остальных группах блестянок, обособившихся друг от друга позднее. Возможно, обособление *Kateretinae* от других блестянок произошло до появления цветковых растений, однако до настоящего времени сохранились только полинофаги и факультативные карпофаги цветковых.

Остальные жуки-блестянки, эволюционируя в общем направлении, приобрели: 1) 1-лопастную максиллу; 2) сравнительно широкий отросток переднегруди, частично заходящий на среднегрудь; 3) цельный тегмен эдеагуса и 4) хорошо выраженные склериты коксита и вальвифера.

Второе разветвление, возможно, представляет собой обособление *Calonecrinae* от необособленных друг от друга предков 4 других подсемейств бле-

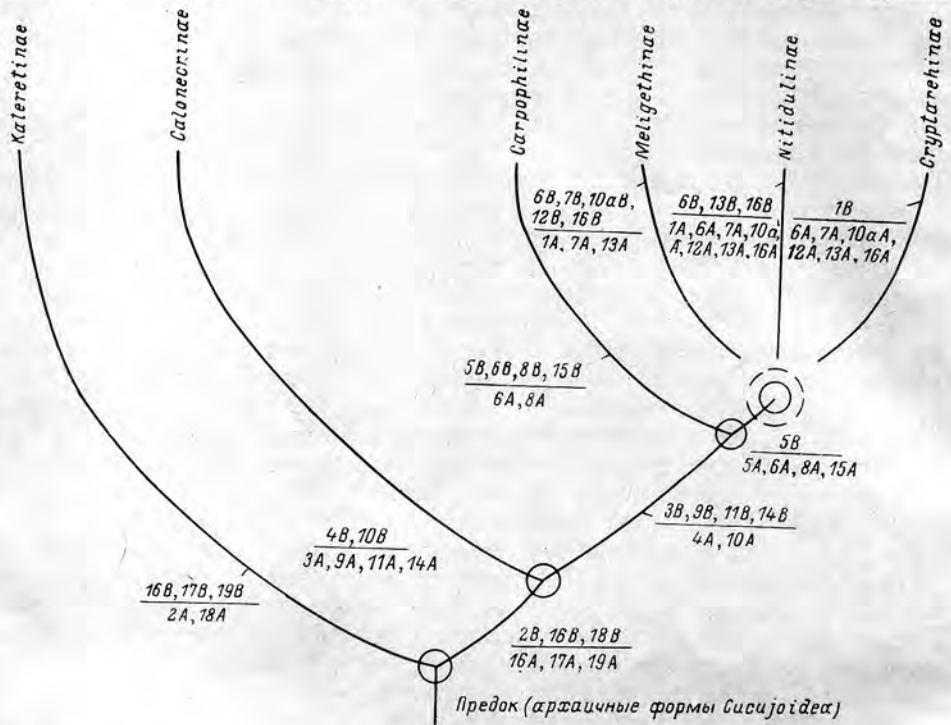


Рис. 16. Схема филогенетических отношений подсемейств семейства жуков-блестянок.

У каждого разветвления указаны признаки различных состояний структур, определивших то или иное разветвление; нумерация, а также обозначения А (исходное или близкое к нему состояние структуры) и В (модифицированное состояние структуры) соответствуют таковым в таблице.

стянок. Первые сохранили архаичный габитус, узкие ноги, плавный перегиб эпиплевр надкрылий и другие примитивные черты (см. таблицу), но вместе с тем у них редуцируется рант по наружному краю передней голени, исчез один из члеников усиков, а предпоследние членики усиков приобрели форму двояковыпуклой линзы. Остальные блестянки приобрели: 1) компактную булаву усиков; 2) резкий перегиб эпиплевр надкрылий; 3) плоскость движения ног, приближенную к нижней поверхности тела, в связи с чем произошло уплощение бедер и голеней, а по наружному краю средних и задних голеней развились 2 отчетливых ранта.

Формирование подсемейств *Carpophilinae*, *Meligethinae* и *Cryptarchinae* происходило скорее всего в сравнительно недавнее время, как обособление предков этих подсемейств от, по-видимому, обильной и цельной группы, понимаемой сейчас как *Nitidulinae*. Это обособление, возможно, протекало более или менее параллельно. Однако сильно уклонившийся габитус блестянок подсем. *Carpophilinae* позволяет допустить более раннее их обособление. В пользу этого предположения свидетельствует также тот факт, что примитивные формы *Carpophilinae* (роды, близкие к *Carpophilus* Steph.) имеют сравнительно генерализованное строение эдеагуса и выступающий анальный склерит (гомолог

8-го тергита), что подчеркивает их сходство с *Calonecrinae* и архаичными *Nitidulinae* (роды, близкие к *Epuraea* Er.), а также то, что эти же примитивные *Carpophilinae* и *Nitidulinae* имеют чувствительную капсулу на последнем членике усиков. Поэтому ответвление *Carpophilinae* на схеме филогенетических отношений подсемейств блестянок показано как более раннее по сравнению с таковыми *Meligethinae* и *Cryptarchinae*.

Становление *Meligethinae* как обособленной группы, скорее всего, связано с освоением частью *Nitidulinae* новой для этого подсемейства экологической ниши — переход к жизни на цветках высших растений, который происходил независимо от *Cateretinae* и, возможно, происходил несколько раз, поскольку некоторые генерализованные *Nitidulinae* в настоящее время проходят весь свой жизненный цикл, подобно *Meligethinae*, на цветках (например, виды рода *Haptoncus* Er.). Однако, став антофильной группой, приобрели достаточно много специализированных структур (см. таблицу и раздел «Анализ и оценка признаков»).

Обособление *Cryptarchinae*, возможно, главным образом связано с морфологическими перестройками, наиболее характерной и высоко специализированной из которых является срастание лабрума с головной капсулой. Предками этой группы были мицетофильные формы *Nitidulinae*, которые во многом, по-видимому, были сходны с современными архаичными видами рода *Cryptarcha* Shuck.

ЛИТЕРАТУРА

- Мартынов А. В. К познанию ископаемых насекомых юрских сланцев Туркестана. 5. О некоторых формах жуков (Coleoptera). — Ежег. Русск. Палеонт. общ., 1926, 5, 1, с. 1—38.
- Медведев Л. Н. Новые мезозойские жесткокрылые Cuscujoidea Азии. — Палеонт. журн., 1969, 1, с. 119—125.
- Пonomarenko A. G. Историческое развитие жесткокрылых-архостемат. — Тр. Палент. ин-та АН СССР, 1969, 125. 239 с.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., «Наука», 1966. 610 с.
- Crowson R. A. The natural classification of the families of Coleoptera. Hampton, Middlesex., 1967. 214 p.
- Dobson R. M. The species of *Carpophilus* Steph. (Col. Nitidulidae) associated with stored products. — Bull. Ent. Res., 1954, 45, 2, p. 389—402.
- Ekis G. Classification, phylogeny and zoogeography of the genus *Parilypus* (Coleoptera; Cleridae). — Smiths. Contr. Zool., 1977, 227. 138 p.
- Grouvelle A. Byturidae. Nitidulidae. In: Junk W. Coleopterorum Catalogus. Berlin, 1913, 56. 223 p.
- Jeannel R. et Paulian R. Ordre des Coléoptères. — In: Grassé P. Traité de Zoologie, 1949, 9. Insectes, p. 771—1077.
- Jelinek J. New genus of Oriental *Meligethinae* with notes on supergeneric classification of Nitidulidae (Coleoptera, Nitidulidae). — Annot. Zool.-bot., Bratislava, 1975, 101, p. 1—12.
- Kirejtshuk A. G. New species of beetles of the subfamily *Meligethinae* from the Ethiopian Region (Coleoptera; Nitidulidae). — Rev. Zool. afr., 1980, 94, 2, p. 249—294.
- Koronen M. u. Nuorteva M. Über subfossile Waldinsekten aus dem Moor Piilon-sua in Sudfinnland. — Acta Ent. Fennica, 29; 1973, S. 1—84.
- Murray H. Monograph of the family of Nitidulariae. — Trans. Linn. Soc. London, 1864, 24, 3, p. 211—415.
- Parsons C. T. A revision of Nearctic Nitidulidae (Coleoptera). — Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Collage, 1943, 2, 3, p. 119—278.
- Parsons C. T. On the metasternum in some Nitidulidae (Coleoptera) with a key to the New World Amphicrossus. — Coleopt. Bull., 1972, 26, 3, p. 103—115.
- Pascoe F. Notices of new or little-known Genera and Species of Coleoptera, Part II. — Journ. Ent., 1861, 1, p. 98—132.
- Sen Gupta T. a. Crowson R. A. A new family of Cucujid beetles based on six Australian and one New Zealand genera. Ann. Mag. nat. Hist., 1966, 13 (9), p. 61—85.
- Sponraft K. 50. Familie: Nitidulidae. In: Freude A., Harde K. W. und Lohse G. A. Die Käfer Mitteleuropas, VII. Clavicornia, Krefeld, 1967, S. 20—79.
- Thomson J. Description de trente-trois espèces de Coléoptères. — Arch. Ent., 1857, 1, p. 109—127.
- Verhoeff K. W. Beiträge zur Kenntnis der Coleopteren-Larven mit Besondere beruch-sichtigung der Clavicornia. — Arch. Naturgesch., 1923, 89, 1, S. 1—109.

Зоологический институт АН СССР,
Ленинград.

SUMMARY

A revision of the genus *Calonecrus* J. Thomson is elaborated as a result of which *Calonecrus pubescens* sp. n. from the Philippines is described and systematic position of the referred genus is clarified. Some characters of this genus are similar to those of the representatives of the subfam. *Kateretinae*, and others resemble to those of the rest subfamilies formerly formulated. *Calonecrus* has also some characters distinct from the both mentioned groups: 10-segmented antennae with peculiar shape of the club segments and narrow fore tibiae, not margined along their outer edge. This is why a new subfamily *Calonecrinae* subfam. n. is erected. Finally, a key to species of *Calonecrus* and an adapted key to the Nitidulid subfamilies are put forward.

Detailed comparative morphological analysis as well as the data on biology and fossil Nitidulid forms allow to offer the first scheme of phylogenetic relations of the subfamilies. The value of different available characters of all the subfamilies is discussed and foundation of the author's viewpoint on Nitidulid phylogeny is given.

The Nitidulid beetles have passed through several stages of divergence. Perhaps, the first stage was the deviation of ancestor of the *Kateretinae*. This process was caused by mastering of a new ecological niche by a part of the confamilials. At present the *Kateretinae* has a niche (flowers and green fruits) different from the ancestral one — fungi, tree sap and plant (may be wood) remains. Thanks to it this subfamily preserves archaic characters in many structures and has at the same time acquired highly specialized features (adoral vesicle on the galea top, strongly reduced wing venation, distinctly asymmetrical and partly membranous aedeagus etc.). The second divergent stage was connected with separating of *Calonecrinae*. Preserving many archaic features, this group has acquired the modified antennae and fore tibiae. The rest of the subfamilies appear to separate later. Nevertheless rather deviated habit of the *Carpophilinae*, their primitive pregenital and genital structures along with the sensillar capsula in the last antennal segment (concerning generalized forms only) are similar to those of some *Nitidulinae* and, partly, to those of *Calonecrinae*. We may thus consider *Carpophilinae* and *Nitidulinae* to be older than *Meligethinae* and *Cryptarchinae*. The forming of *Meligethinae* was probably connected with a transition of a part of *Nitidulinae* to pollinophagy with the corresponding structural transformation. And lastly the rising of *Cryptarchinae*, perhaps, was conditioned by further specializing of some mycetophagous *Nitidulinae* forms.