

Московский Педагогический Государственный Университет

На правах рукописи

Зайцев Артём Александрович

Строение и эволюция эндоскелета груди личинок  
жесткокрылых (Insecta, Coleoptera)

диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

03.00.09 – энтомология

Научный руководитель

д.б.н., профессор

К.В. Макаров

Москва 2009

## Оглавление

Введение.....	6
Глава 1. Обзор литературы.....	8
1.1. История изучения эндоскелета личинок Coleoptera.....	8
1.2. Особенности использования признаков личинок в исследованиях филогении и систематики Coleoptera .....	18
Глава 2. Материалы и методы .....	23
2.1. Терминология и условные обозначения.....	24
Глава 3. Общая морфология и развитие эндоскелета личинок Coleoptera .....	27
3.1. Генерализованный план строения эндоскелета грудных сегментов личинок Coleoptera .....	27
3.2. Соотношение структур эндоскелета и мускулатуры личинок Coleoptera с разным способом локомоции .....	34
3.2.1. Личинки с развитыми конечностями (на примере <i>Calosoma auropunctatum</i> ) .....	34
3.2.2. Личинки с редуцированными конечностями (на примере <i>Rhagium</i> sp., <i>Monochamus</i> sp.).....	40
3.3. Постэмбриональное развитие эндоскелета .....	43
3.3.1. Изменения эндоскелета в ходе личиночного развития и при метаморфозе.....	43
3.3.2. Представление о происхождении личиночной стадии Holometabola в свете данных об изменении структуры эндоскелета груди в ходе онтогенеза Coleoptera. ....	51
Глава 4. Эндоскелет груди личинок Neuropteroidea, Hymenoptera, Mecoptera, Lepidoptera и Trichoptera в сравнении с генерализованным колеоптероидным планом строения.....	55
4.1. Megaloptera .....	55
4.2. Raphidioptera .....	55
4.3. Neuroptera .....	55
4.4. Hymenoptera .....	58
4.5. Mecoptera .....	58
4.6. Trichoptera .....	58

4.7. Lepidoptera .....	59
Глава 5. Особенности строения эндоскелета личинок жесткокрылых .....	61
5.1. Archostemata .....	61
5.2. Adepnaga .....	61
5.3. Polyphaga .....	65
5.3.1. Hydrophiloidea .....	65
5.3.2. Staphyloidea .....	66
5.3.3. Scarabaeoidea .....	67
5.3.4. Scirtoidea .....	68
5.3.5. Dascilloidea .....	68
5.3.6. Buprestoidea .....	69
5.3.7. Byrrhoidea .....	69
5.3.8. Elateroidea .....	70
5.3.9. Bostrichoidea .....	72
5.3.10. Lymexyloidea .....	73
5.3.11. Cleroidea .....	73
5.3.12. Cucujoidea .....	74
5.3.13. Tenebrionoidea .....	77
5.3.14. Chrysomeloidea .....	82
5.3.15. Curculionoidea .....	83
Глава 6. Типы эндоскелета груди личинок Coleoptera .....	84
6.1. Разнообразие эндоскелета груди личинок Coleoptera .....	84
6.2. Типология эндоскелета груди личинок Coleoptera .....	89
6.3. Использование признаков эндоскелета груди личинок в систематике Coleoptera ..	95
Глава 7. Эволюция эндоскелета груди личинок Coleoptera .....	104
7.1. Разнообразие и эволюция эндоскелета личинок различных надсемейств Coleoptera .....	108
7.1.1. Adepnaga .....	108
7.1.1.1. Geadepnaga .....	108

7.1.1.2. Hydradephaga .....	109
7.1.2. Polyphaga .....	109
7.1.2.1. Hydrophiloidea.....	109
7.1.2.2. Staphylinoidea.....	110
7.1.2.3. Scarabaeoidea.....	111
7.1.2.4. Scirtoidea .....	112
7.1.2.5. Byrrhoidea.....	113
7.1.2.6. Buprestoidea.....	113
7.1.2.7. Dascilloidea.....	113
7.1.2.8. Elateroidea (s.str.) .....	114
7.1.2.9. Cantharoidea .....	114
7.1.2.10. Bostrichoidea .....	115
7.1.2.11. Lymexyloidea.....	115
7.1.2.12. Cleroidea .....	116
7.1.2.13. Cucujoidea .....	116
7.1.2.14. Tenebrionoidea.....	118
7.1.2.15. Chrysomeloidea .....	121
7.1.2.16. Curculionoidea .....	121
7.2. Общие эволюционные тенденции развития эндоскелета груди личинок	
Coleoptera .....	121
Выводы .....	127
Список литературы .....	130
Приложение 1. Схемы строения эндоскелета груди личинок жесткокрылых .....	142



Приложение 2. Сводная таблица строения эндоскелета груди личинок Coleoptera .....	177
Приложение 3. Список изученного материала .....	184

## **Введение**

Эндоскелет головной капсулы и грудных сегментов хорошо выражен у большинства *Arthropoda* и обеспечивает не столько опору, сколько увеличение площади прикрепления мускулатуры частей ротового аппарата и конечностей. У примитивных представителей всех отрядов членистоногих развит так называемый «соединительный» тип эндоскелета, имеющий мезодермальное происхождение (Bourdeaux, 1979; Bitsch, 2002). Кутикулярный эндоскелет, образованный впячиванием эктодермальных покровов в гемоцель, т. е. аподемами, появляется наряду с соединительным у прогрессивных форм *Crustacea* и *Mylriapoda*, так же как и у *Hexapoda* (*Apterygota*). У *Pterygota*, и *Coleoptera* в частности, кутикулярный эндоскелет практически полностью вытесняет соединительный и представлен в головной капсуле тенториумом, а в грудных сегментах - определенным набором аподем, как правило парных. Эндоскелет груди имаго жесткокрылых относительно хорошо изучен, как на уровне отдельных видов (Joshi, 1976), так и для отряда в целом (Crowson, 1938, 1944). Эти исследования оказали значительное влияние на развитие представлений о филогении и системе *Coleoptera*, в результате чего, признаки эндоскелета взрослых форм широко применяются в современных работах (Baehr, 1975, 1979; Beutel, 1992; Friedrich et al, 2006, 2009). Кроме того, в большинстве публикаций, посвященных описанию новых крупных таксонов или ревизиях групп, как правило приводятся данные о строении метэндостерна – сросшихся в основании фурук метаторака. В то же время аналогичные признаки преимагинальных стадий жесткокрылых, в первую очередь личинок, изучены фрагментарно и крайне редко используются в работах по филогении и систематике. Это и определило цель настоящего исследования: **изучить основные пути эволюционных преобразований эндоскелета груди личинок различных групп *Coleoptera* и оценить значение его признаков для**

**исследований по систематике и филогении отряда.** Для этого были поставлены следующие задачи:

- 1) изучить строение эндоскелета груди личинок представителей разных семейств жесткокрылых, выявить гомологичные элементы; представить генерализованный план строения эндоскелета груди личинок Coleoptera; усовершенствовать и дополнить номенклатуру аподем;
- 2) исследовать соотношения структур эндоскелета и мускулатуры груди как у личинок, передвигающихся при помощи конечностей, так и у аподных форм;
- 3) оценить изменения эндоскелета груди в ходе личиночного развития и при метаморфозе;
- 4) выявить случаи параллельного развития в строении эндоскелета груди личинок, оценить морфо-адаптивное значение его признаков и выделить основные типы эндоскелета груди личинок Coleoptera;
- 5) на основе сравнения с отрядами невроптероидного комплекса выделить плезиоморфный тип эндоскелета груди личинок Coleoptera и проследить возможные пути его эволюционных преобразований
- 6) выявить основные пути и возможные причины морфологической эволюции эндоскелета груди личинок Coleoptera.

## Глава 1. Обзор литературы

### 1.1. История изучения эндоскелета личинок Coleoptera

Работы, в которых описывались особенности строения грудных сегментов и мышечной системы имаго насекомых и, в частности, жесткокрылых, известны с первой половины XIX века и довольно многочисленны в настоящее время (Eschscholtz, 1820; Audouin, 1824; Baer, 1826; MacLeay, 1830; Faivre, 1861; Bauer, 1910; Baehr, 1979; Ge et al, 2007, etc.). Количество публикаций аналогичного характера для личиночных стадий значительно меньше. Одной из наиболее ранних в этой области является работа Брида (Breed, 1903). На примере личинок *Thymalus marginicollis* Chev., *Colymbetes sculptilis* Harris, *Synchroa punctata* Newman и *Bruchus (Acanthoscelides) obtectus* Say, им были проведены тщательные анатомические и гистологические исследования с целью изучения путей трансформации мускулатуры в ходе онтогенеза. Работа содержала большое количество схем, отображающих набор мышц на стадиях личинки, куколки и имаго, но места прикрепления большинства мускулов, включая элементы эндоскелета, практически не были отражены.

Шесть лет спустя Берлезе (Berlese, 1909) опубликовал общее руководство по анатомии и физиологии насекомых, в котором строению эндоскелета имаго и личинок различных представителей класса была посвящена отдельная глава. В ней автор излагает возможные пути образования аподем эндоскелета и способы прикрепления к ним мускулатуры, даёт подробное описание скелетных элементов. Основное внимание уделено имагинальным структурам, но также рассмотрены личинки *Dytiscus* sp. и *Pentodon punctatus* Villers. В их эндоскелете Берлезе выделял следующие элементы: 1) дорсальные аподемы (apodemi dorsali), к которым автор относил межсегментные фрагмы (fragma); 2) стернальные, включающие парные фурки (forca), префурки (preforca) и фурциллы (forcilla); 3) плевральные – «стернальная» аподема (apodema sternale), плевральная аподема (apodema pleurale). Эта номенклатура оказалась явно неудачной, в первую очередь из-за неверной

интерпретации топологии ряда склеритов тела. Так, из схемы эндоскелета личинки *Dytiscus* следует, что префурка является выростом эпистерна, то есть плевральным образованием, однако она была отнесена к стернальной группе аподем. Apodema sternali, судя по рисунку препарата личинки *Pentodon*, также является аподемой эпистерна, то есть идентична префурке, хотя и имеет отличное название. Кроме того, на упомянутых изображениях эндоскелета личинок разные аподемы обозначены одинаковым символом (y) – фурки у *Dytiscus* и плевральные аподемы у *Pentodon*. Другие условные обозначения также сильно затрудняют восприятие, поскольку не отражают название соответствующей структуры (F и G - для эпистерна и эпимера, y - для фурки, и т.д.). Эти и ряд других недостатков послужили основой для критики работы Берлезе последующими исследователями. Наиболее значимой стала статья Крэмптона (Crampton, 1918) об особенностях скелетных образований груди личиночных стадий различных Pterygota. На основе описания структур эндоскелета личинок *Dytiscus*, *Hydrophilus*, *Pyrochroa*, *Calosoma* и неопределенной личинки Scarabaeidae Крэмптон предложил следующие группы аподем: 1) тергальные, (куда Крэмптон вслед за Берлезе отнес фрагмы); 2) стернальные – фурки (furcae) и непарная аподема - спина (spina); 3) плевральные – собственно плевральная аподема (pleural apodeme); 4) межсегментные (parapophyse) - аналог фурциллы по Берлезе. Хотя Крэмптон не отметил ряд других структур эндоскелета, встречающихся у личинок Coleoptera, его работа оказалась весьма ценной. В частности, он впервые установил, что изначально плейрит представлял собой цельное образование, и только впоследствии, в результате впячивания покровов и образования плейрального шва, он разделился на эпистерн и эпимер. Кроме того, была предложена более удобная номенклатура элементов эндоскелета, которая частично используется и в настоящее время. Однако наиболее важно то, что именно Крэмптон первым предпринял попытку использования элементов эндоскелета в систематических исследованиях на уровне отрядов. Он указал на особенное

сходство эндоскелета личинок Coleoptera с Megaloptera и Raphidioptera (*Corydalis* и *Raphidia*) и предположил высокую степень родства между этими таксонами.

В последующем более или менее полная характеристика элементов эндоскелета грудных сегментов встречается в ряде работ, посвященных исследованию мышечной системы. Так, Шпейер (Speyer, 1922) приводит подробные схемы и номенклатуру ряда аподем личинки *Dytiscus marginalis* L.. Он частично использовал терминологию Берлезе и указал 5 различных структур эндоскелета переднегруди: 1) префурка (prefurca), образующаяся в месте соединения аподем эпистерна и эпимера, и переходящая в коксальный мышцелок; 2) фурка (furca) – стерральная аподема, образованная поперечной складкой покровов; 3) фурцилла (furcilla), представленная небольшим выпячиванием, расположенным на межсегментной границе про- и мезоторакса; 4) медиальная непарная апофиза (median unpaired apophyse), расположенная вблизи медиальной линии стернита первых двух грудных сегментов; аналогична spina по Крэмptonу; 5) ligamentum transversale – связка, с помощью которой фурциллы одного сегмента соединены с медиальной непарной апофизой. Последняя, однако вряд ли может считаться элементом эндоскелета, поскольку, по-видимому, представляет собой мускульное образование.

Несмотря на преимущественное использование терминологии и условных обозначений, предложенных Берлезе, Шпейер иначе интерпретировал происхождение ряда аподем. Так, основываясь на анализе прикрепленной к префурке мускулатуры, он считал её субкоксальной аподемой, в связи с чем эпистерн и эпимер, по его мнению, образуют общую субкоксу. Кроме того, он подробно описал отличия структуры эндоскелета про-, мезо- и метоторакса, а также пришел к выводу о более примитивном строении эндоскелета личинки по сравнению с эндоскелетом имаго.

В руководстве Снодграсса “Principles of Insect Morphology” (Snodgrass, 1935) не было предложено каких-либо новых терминов для обозначения эндоскелетных структур, а использовавшаяся ранее терминология была объединена в единую систему (фурка, фурцилла по Берлезе; spina, плевральная аподема по Крэмptonу). Эта номенклатура аподем грудных сегментов впоследствии использовалась в большинстве исследований локомоторного комплекса личинок.

Первым подробным сравнительно-морфологическим исследованием эндоскелета личинок жесткокрылых, стала работа Поляна (Paulian, 1944), в которой приведены данные по личинкам 14 семейств (Dytiscidae, Silphidae, Staphylinidae, Elateridae, Buprestidae, Eucnemidae, Tenebrionidae, Lymexylidae, Cantharidae, Cerambycidae, Curculionidae, Scarabaeidae, Pyrochroidae, Chrysomelidae). Автор также проанализировал особенности строения эндоскелета груди преимагинальных стадий ряда других отрядов насекомых: Hemiptera, Orthoptera, Dermaptera, Plecoptera, Odonata, Trichoptera, Neuroptera, Megaloptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Diptera. Принимая в основном номенклатуру Снодграсса, Полян использовал термин «коксо-плевральная аподема» вместо «плевральная аподема», исходя из того, что часть ее образует тазиковый мышцелок.

Полян сформулировал и пытался решить ряд проблем: изменение структур эндоскелета в ходе онтогенеза, взаимосвязь внешней морфологии личинок и строения их эндоскелета, его сходство/различия на уровне отрядов и подотрядов.

Изучив строение эндоскелета различных стадий *Sciocoris umbrinus* Wlff. (Hemiptera), Полян пришел к выводу о постоянстве его структуры на протяжении всей жизни нимфы, и незначительных перестройках при переходе в состояние имаго. Однако, аналогичных исследований для представителей Holometabola им не проводилось.

В ходе исследования взаимосвязи между габитусом личинок и строением их эндоскелета, Польян констатировал полную редукцию его элементов у аподных представителей Curculionidae, Buprestidae и Eucnemidae. Помимо этого, у личинки *Pentalobus* sp. (Passalidae), для которой характерна редукция последней пары конечностей, эндоскелет метоторакса оказался также практически не развит, то есть, утрата конечностей повлекла за собой серьезную перестройку эндоскелета вплоть до полного исчезновения коксо-плевральных аподем, фурук и фурцилл. Исходя из этого, автор заключил, что корректное сравнение возможно лишь для морфологически сходных объектов, не уклоняющиеся от основного плана строения изучаемого таксона.

В эндоскелете личинок жесткокрылых Польян не обнаружил систематически значимых признаков, в отличие от аналогичных исследований имаго (Crowson, 1938). Однако количество исследуемых видов в работе Кроусона было почти на порядок больше - 135 против 16. Этим, возможно, и объясняется подобный вывод Польяна.

Представив подробное описание модификаций эндоскелета груди личиночных стадий на уровне отрядов, автор приводит сводную таблицу, отображающую развитие различных аподем в пределах каждого таксона. Из нее следует, что Польян выделял в строении эндоскелета 4 структуры: коксо-плевральную аподему (apodeme coxopleural), фуруку, фурциллу и непарную апофизу. Однако в аналогичной таблице для отряда Coleoptera коксо-плевральная аподема именуется субкокксальной, несмотря на то, что в диагнозе эндоскелета личинок жесткокрылых автор вновь использует термин «коксо-плевральная».

Впоследствии были исследованы только особенности строения локомоторного комплекса личинок отдельных видов.

Так, Кром (Crome, 1957) приводит краткое описание строения эндоскелета личинки *Oryctes nasicornis*. Автором отмечено, что из структур эндоскелета развиты лишь



наиболее «важные», к которым он отнес только плевральные аподемы. Кроме того, вблизи от плейритов груди были выявлены «кноповидные дорсальные аподемы» (knopfartige dorsal Apodeme). Эндоскелет брюшных сегментов представлен некрупными структурами, расположенными вентрально и дорсально на переднем крае сегмента, и служащими местами прикрепления дорсо-вентральной мускулатуры. В отличие от Поляна, Кром не отметил для эндоскелета личинки *Oryctes* фурок или фурцилл, хотя в действительности они хорошо развиты.

Жабуле (Jaboulet, 1960) приводит схему эндоскелета груди личинок *Haliphys* sp. и *Peltodytes* sp. и дает его краткое описание, используя номенклатуру Снодграсса.

Марвие (Marvillet, 1960) подробно описан эндоскелет личинки *Riolus* sp. (Dryopidae). Используя ту же номенклатуру, автор неверно обозначил парные межсегментные аподемы как spina.

Примечательно, что два последних исследования не содержали каких-либо выводов о возможной функциональной роли элементов эндоскелета или их использовании в систематике.

Гейстхардт (Geisthardt, 1979) описал эндоскелет груди имаго и личинок *Lamprohiza splendidula* и *Lampyris noctiluca* и указал на его довольно бедную структуру: из аподем была отмечена только плевральная апофиза. Однако по результатам нашего исследования в эндоскелете груди личинки *Lampyris* довольно хорошо развиты фурки и межсегментные аподемы. Отдельный раздел статьи Гейстхардта посвящен вопросу происхождения ряда аподем: плевральной, фурок и фурцилл, где автор приводит точки зрения разных специалистов. Некоторые из них (Берлезе, Шпейер, Крэмpton) уже рассматривались выше. Из более современных источников особое внимание автор уделяет работе Метцгера (Metzger, 1965), в которой впервые было указано, что в ряде случаев (например, у

*Dytiscus*), эпистерн без участия эпимера и плеврального шва образует самостоятельную аподему. В то же время, у всех личинок Polyphaga эти склериты формируют общую плевральную апофизу.

Ряд авторов касался вопроса происхождения фурциллы, или межсегментной аподемы. Руссе (Rousset, 1969) называл ее «costa laterale» и считал производной плейрита, основываясь на изучении прикрепляемой к ней мускулатуры. Чадвик (Chadwick, 1957) и Мацуда (Matsuda, 1970), наоборот, считали межсегментные аподемы стерральными образованиями.

Относительно недавняя работа Барле (Barlet, 1992) подробно рассматривает строение эндоскелета груди личинки *Cicindela hybrida*. Автор отметил уникальность скелета и мускулатуры проторакса, связав это с особенностями захвата добычи и роющим образом жизни. Придерживаясь в основном терминологии Снодграсса, он выделил отдельную структуру в эндоскелете переднегруди – криптоплевру (cryptopleure), состоящую из двух частей. Наружная включает плевральную аподему, а внутренняя состоит из двух слившихся в основании апофиз. Криптоплевра занимает значительную часть проторакса и является местом прикрепления мускулатуры, обеспечивающей подвижность головной капсулы. По данным нашего исследования, эта структура представляет собой сильно разросшуюся плевральную аподему.

После публикации Барле о строении эндоскелета личинок жесткокрылых были опубликованы лишь фрагментарные данные для *Nosodendron unicolor* Say (Nosodendridae), *Novelsis horni* Jayne и *Anthrenus verbasci* L. (Dermestidae) (Kiselyova, McHugh, 2006).

Краткий обзор опубликованных работ, касающихся особенностей строения эндоскелета груди личинок Coleoptera и номенклатуры его элементов, приведён в таблице 1.

В целом очевидна недостаточность изученности строения эндоскелета груди личинок Coleoptera. Более того, в немногочисленных публикациях на эту тему авторы зачастую приводят различную номенклатуру аподем, что создает дополнительные трудности.

Из всех приведенных работ лишь в двух (Crampton, 1918; Paulian, 1944) предпринята попытка использования данных по строению эндоскелета груди личинок в филогенетических исследованиях. В обоих случаях авторы обратили внимание на высокую степень сходства эндоскелета Coleoptera и Megaloptera, однако не использовали его признаки для исследований на уровне семейств или подсемейств, главным образом из-за недостаточного количества изученного материала. Недооценка структур эндоскелета представляется явным упущением, поскольку другие ларвальные признаки, в том числе и анатомические, используются в филогенетических и таксономических построениях различных групп Coleoptera достаточно часто, особенно в последнее время.

Автор	Дата публикации	Изученные личинки Coleoptera	Элементы эндоскелета					
			1	2	3	4	5	6
Berlese A.	1909	<i>Dytiscus</i> sp., <i>Pentodon punctatus</i> Villers	apodema sternale	apodema pleurale	preforca	forcilla	forca	_____
Crampton G.C.	1914; 1918	<i>Dytiscus</i> sp., <i>Hydrophilus</i> sp., <i>Pyrochroa</i> sp., <i>Calosoma</i> sp., Scarabaeidae gen. sp.	_____	_____	pleural apodeme	parapophyse	furca	spina
Speyer W.	1922	<i>Dytiscus marginalis</i> L.	_____	_____	praefurca (subcoxale apophyse)	furcilla	furca	unpaare apophyse
Snodgrass R.	1935	_____	_____	_____	pleural apodeme	furcilla	furca	spina
Paulian R.	1944	<i>Silpha rugosa</i> L., <i>Velleius dilatatus</i> Fabr., <i>Megasoma</i> sp., <i>Pentalobus palini</i> Perch., <i>Capnodis tenebricosa</i> Olivier, Eucnemidae gen. sp., <i>Elater ferrugineus</i> L., Lampyridae gen. sp., <i>Melitomma perrieri</i> Fairm., <i>Pimelia</i> sp., <i>Pyrochroa coccinea</i> L., <i>Timarcha</i> sp., <i>Parandra gabonica</i> Thoms.	_____	_____	apodeme coxo-pleural; apodeme subcoxal	furcilla	furca	apophyse impaire

Crome W.	1957	<i>Oryctes nasicornis</i> L.	—	—	pleural apodeme	—	—	—
Jaboulet M.C.	1960	<i>Peltodytes</i> sp. <i>Haliphus</i> sp.	—	—	pleural apophyse	—	furca	spina
Marvillet C.	1960	<i>Riolus</i> sp.	—	—	apophyse pleurale	spina	furca	—
Geisthardt M.	1979	<i>Lamprohiza splendidula</i> L., <i>Lampyrus noctiluca</i> L.	—	—	pleuralapophyse	—	—	—
Barlet J.	1992	<i>Cicindela hybrida</i> L.	—	—	apodeme pleural (на протораксе входит в состав cryptopleure)	furcilla	furca	spina
Zaitsev A.	2005; 2008	202 вида из 90 семейств (подробнее см. раздел «Материал и методы»)	apodema episternalis	apodema epimeralis	apodema pleuralis	apodema intersegmentalis	furca	spina

Таблица 1. Основные этапы изучения эндоскелета груди личинок жесткокрылых.

## 1.2. Особенности использования признаков личинок в исследованиях филогении и систематики Coleoptera

Ко второй четверти XX века в распоряжении специалистов уже имелась обширная база знаний по личинкам различных семейств Coleoptera, в основном благодаря ряду объемных монографий (Chapuis, Candéze, 1853; Perris, 1877; Schiödte, 1862-1883; Saalas, 1917, 1923; Verhoeff, 1923). При описании преимагинальных стадий в подавляющем большинстве случаев использовались различные макроморфологические признаки, такие как форма и строение головной капсулы и ее придатков, конечностей, урогомф, т.д. Это способствовало появлению работ, авторы которых пытались представить схемы филогенеза отряда и уточнить систему таксонов различного ранга, руководствуясь особенностями внешнего строения личинок. Так, Бёвинг и Крэйгхед (Boving, Craighead, 1931) описали личинок представителей 118 семейств жесткокрылых и на основе этих данных внесли ряд изменений в системе Coleoptera. Некоторые из них признаются и в настоящее время, например повышение ранга трибы Zopherini (Tenebrionidae) до самостоятельного семейства, выделение Salpingidae и Boridae из Pythidae, т.д. Помимо этого, авторы привели схему филогенеза отряда, обоснованную личиночными признаками, но не конкретизировали эти признаки.

Перспективность использования признаков личинок в систематике Coleoptera не вызывает сомнений и подтверждается многочисленными работами, данные которых интегрируются в современную систему отряда. Таксономическое положение многих спорных групп жесткокрылых было уточнено именно при помощи изучения преимагинальных стадий (Crowson, 1955; Rozen, 1960; Viedma, 1966; Doyen, Lawrence, 1979; Young 1976, 1985; Lawrence & Ślipinski, 1999). В последнее время подобные исследования становятся особенно актуальными в связи с переходом от использования классических макроморфологических признаков (в большинстве своем подверженных параллельному и

конвергентному развитию) к анализу хетотаксии (Bousquet, 1984; Kovarik & Passoa, 1993; Delgado, 1996; Makarov, 1996; Solodovnikov, 2007) и особенностей анатомии (Ruhnau, 1984; Beutel et al, 1993, 1998, 2000; Kiselyova, McHugh, 2006; Zaitsev, 2005, 2008).

В то же время значение ларвальных признаков для филогении Coleoptera оценивается неоднозначно. Часть специалистов придерживается мнения о независимости филогенетических систем, построенных по признакам имаго и личинок, другие просто игнорируют последнюю. Однако вполне очевидно, что признаки личинок не меньшее значимы, поскольку личиночная стадия во многих случаях продолжительнее имагинальной и выполняет основную трофическую функцию. На это обращалось внимание еще более полувека назад (Emden, 1957; Hinton, 1955, 1966), и было убедительно показано в недавней работе по филогении Psephenidae (Lee, 2007), где автор, проанализировав преимущества использования признаков той или иной стадии развития, указал на большую значимость особенностей строения личинок.

Однако в зависимости от ранга изучаемого таксона значение признаков (в том числе и ларвальных) для адекватного филогенетического анализа различно. Анатомические данные актуальны при исследованиях на уровне подсемейств и более высоких категорий, поскольку, как правило, практически идентичны у представителей родов и видов (за исключением случаев сверхспециализации). Микроморфологические признаки, такие как хетотаксия, позволяют выявить различия между родами и подродами (Makarov, 1993). В тоже время, у личинок отсутствуют структуры, связанные с размножением, что затрудняет поиск отличий близких видов.

Филогенетические исследования разных групп Coleoptera, в которых рассматривались особенности исключительно преимагинальных стадий, известны с 80-х гг. XX века. Одним из первых таких исследований стала работа Рюнау, посвященная филогении

Hydradephaga (Ruhnau, 1986). Среди использовавшихся автором признаков были в основном макроморфологические и анатомические. Результаты этого исследования во многом совпали с представлениями, сформулированными ранее на основе сравнительной анатомии полового аппарата самок Hydradephaga (Burmeister, 1976). На наш взгляд, это указывает на равноценность использования признаков личинок и имаго в подобных исследованиях.

После публикации Рюнау вышел ряд работ Бойтеля и его учеников по филогении Coleoptera, в которых анатомическим особенностям личинок уделялось достаточно большое внимание.

Первые работы Бойтеля были посвящены выяснению систематического положения различных спорных групп Carabidae (Beutel, 1988, 1991). Основное внимание автор уделял морфологическим и анатомическим особенностям головной капсулы (строение тенториума, мускулатура придатков головы, эпи- и гипофаринкса). В 1993 году он предложил схему филогенеза Adepaga, построенную на основе вышеперечисленных особенностей строения и довольно большого количества макроморфологических признаков. В результате отношения некоторых семейств внутри подотряда (Halipidae, Rhysodidae) и ряда триб Carabidae остались неопределенными.

Вскоре были проведены аналогичные исследования для Mухophaga, Hydrophiloidea, Histeroidea, Cleroidea, Tenebrionoidea (Beutel et al, 1999a-b, 2000, 2006) и других крупных таксонов Coleoptera, и построены соответствующие филогенетические системы. Однако во всех перечисленных работах доминировали макроморфологические признаки; особенности хетотаксии, как правило, учитывались незначительно, а анатомические признаки были сведены к строению головной капсулы (рис. 1). Более того, в последних



работах Бойтеля (Beutel 2002, 2005) анатомические признаки практически не используются.

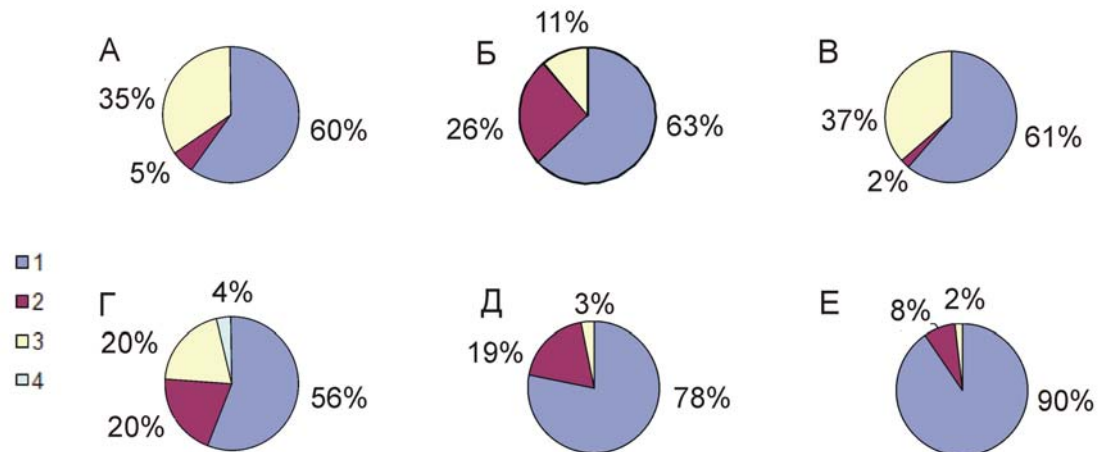


Рис. 1. Использование различных типов признаков личинок в работах Бойтеля и соавторов по филогении таксонов высокого ранга Coleoptera. А - Beutel, 1993 (Adephaga); Б - Beutel, 1995 (Elateriformia); В - Beutel, 1999 (Hydrophiloidea, Histeroidea); Г - Beutel, Maddison, 1999 (Mухophaga); Д - Beutel, Hornschemeyer, 2002 (Archostemata); Е - Beutel, Friedrich, 2005 (Tenebrionoidea).

1 - макроморфологические признаки; 2 - микроморфологические; 3 - анатомические; 4 - прочие (особенности питания, развития и т.д.)

В большинстве исследований по филогении отдельных семейств Coleoptera особенности анатомии рассматриваются очень кратко (Kiseliova, 2006; Lee, 2007) или не учитываются вовсе (Arndt, 1993; Chiao, 2000). Стоит отметить, что признаки хетотаксии в указанных работах (кроме Chiao, 2000; Verdu, Galante, 2004) используются довольно широко (рис. 2).

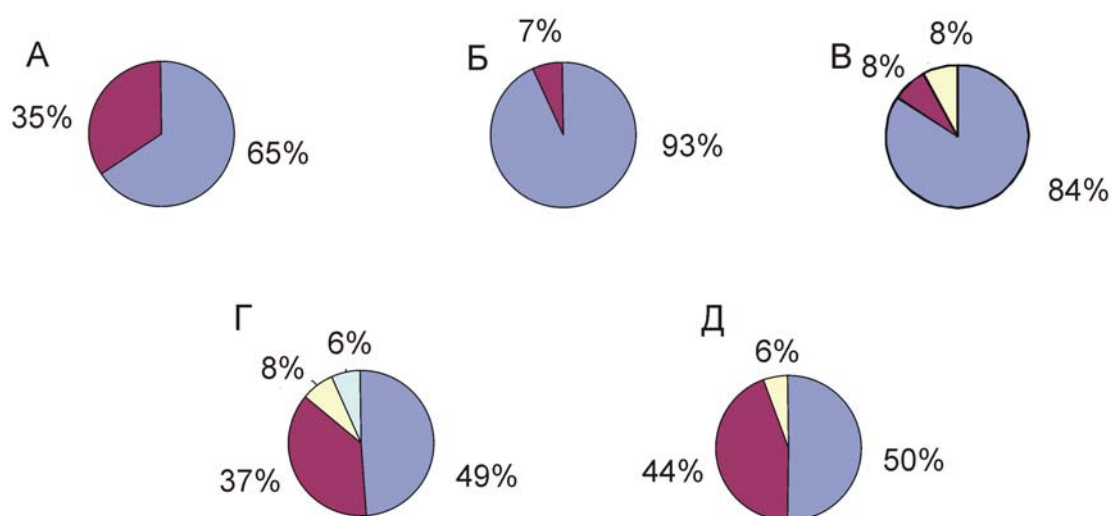


Рис.2. Использование различных типов признаков личинок в работах по филогении Coleoptera на уровне семейств. А - Arndt, 1993 (Carabidae); Б - Chiao, McHugh, 2000 (Sphindidae); В - Verdu, Galante, 2004 (Geotrupidae); Г - Kiseliova, McHugh, 2006 (Dermestidae); Д - Lee et al, 2007 (Psephenidae).

До настоящего времени ни в одном филогенетическом или систематическом исследовании Coleoptera не использовались признаки эндоскелета груди личинок. В то же время, аналогичная работа на уровне имаго (Crowson, 1938) обнаружила ряд интересных результатов и оказала большое влияние на последующее развитие представлений о филогении отряда.

## Глава 2. Материалы и методы

В ходе работы была изучена структура эндоскелета грудных сегментов личинок 202 видов 90 семейств Coleoptera из подотрядов Archostemata, Adephaga и Polyphaga, что составляет около 70% от общего количества семейств в отряде (см. Приложение). Для сравнения были рассмотрены личинки *Ascalaphus* sp. (Neuroptera, Ascalaphidae), *Myrmeleon* sp. (Neuroptera, Myrmeleontidae), *Osmylus* sp. (Neuroptera, Osmylidae), *Chrysopa* sp. (Neuroptera, Chrysopidae), *Inocellia* sp. (Raphidioptera, Inocelliidae), *Sialis* sp. (Megaloptera, Sialidae), *Panorpa communis* L. (Mecoptera, Panorpidae), Tenthrediniidae gen. sp. (Hymenoptera), *Allotrichia* sp. (Trichoptera, Hydroptilidae).

Изучение структуры эндоскелета проводили по препаратам, очищенным от мягких тканей раствором щёлочи. Для этого делали разрез на дорсальной стороне грудных сегментов, личинку помещали в раствор NaOH до полного отделения мускулатуры и жирового тела от кутикулы. Затем покровы окрашивали фуксином или раствором метилового зеленого для более четкого выявления различных элементов эндоскелета.

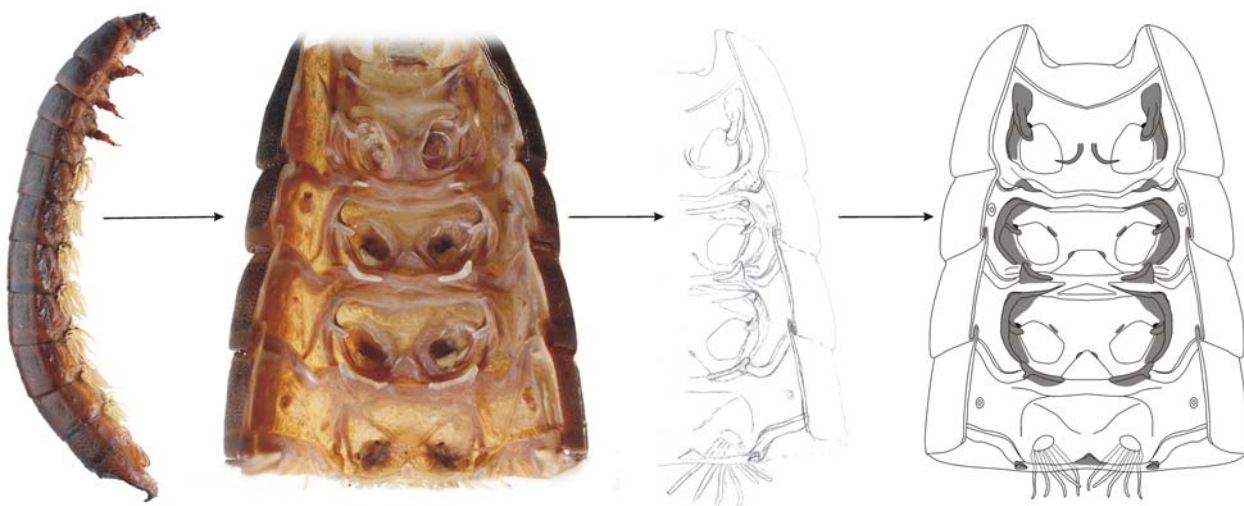


Рис.3. Методика изучения эндоскелета груди личинок Coleoptera. Объяснение в тексте.

Препараты изучались под биноклем Leica MZ6.5 и MZ16.5 и затем зарисовывались при помощи рисовального аппарата. На следующем этапе подготовки иллюстраций все изображения обрабатывались в программе Corel Draw 12 (рис. 3). Также проводилось фотографирование препаратов с помощью системы визуализации (цифровой фотоаппарат Canon S50 и бинокль Leica MZ6.5).

Статистическую обработку данных проводили при помощи программы Statistica 8.0. Поскольку значения рассчитанных индексов характеризовались ненормальным распределением, различия между выборками оценивали с использованием U-критерия Манна-Уитни (непараметрического аналога T-критерия Стьюдента) для независимых переменных с 95% доверительным интервалом (Боровиков, 2001).

## 2.1. Терминология и условные обозначения.

Для обозначения основных структур эндоскелета использовали классические термины: фурка – *furca* (Kirby, 1828), плевральная аподема - *apodema pleuralis* (Snodgrass, 1910, для Hymenoptera) и спина - *spina* (Crampton, 1914). Кроме того, в ряде случаев оказалось необходимым ввести дополнительные обозначения, основанные на топологии элементов эндоскелета (Zaitsev, 2008): аподема эпистерна/эпимера (*apodema episternalis/epimeralis*), межсегментная аподема (*apodema intersegmentalis*), а также ряд специфических элементов эндоскелета, характерных для отдельных представителей отряда. К ним относятся коксальные аподемы (*apodema coxalis*), аподемы, расположенные рядом с дыхальцем (*asp*) и др.

**Условные обозначения:**

*acerv* – цервикальная аподема (*apodema cervicalis*)

*aem1-3* – аподема эпимера про-, мезо- и метаторакса (*apodema epimeralis*)

*aes1-3* – аподема эпистерна (*apodema episternalis*)

*ais1-3* – межсегментная аподема (*apodema intersegmentalis*)

*ais\*1-3* – дополнительная межсегментная аподема (у личинок Scarabaeoidea)

*apl1-3* – плевральная аподема (*apodema pleuralis*)

*acx2-3* – коксальная аподема мезо- и метаторакса (*apodema coxalis*)

*acxi2-3* – внутренняя коксальная аподема (*apodema coxalis interior*)

*acxp2-3* – задняя коксальная аподема (*apodema coxalis posterior*)

*asp* – аподема склерита, расположенного рядом с дыхальцем

*ast* – стерральная аподема (*apodema sternalis*)

*cd1-3* – коксальный мыщелок (*condylus coxalis*)

*em1-3* – эпимер (*epimeron*)

*es1-3* – эпистерн (*episternum*)

*f1-3* – фурка (*furca*)

*sp2-3* – спина (*spina*)

При описании строения эндоскелета личинок Coleoptera (Глава 4) порядок и объём семейств принят по Лоуренсу и Ньютону (Lawrence, Newton, 1995), с некоторыми

изменениями, основанными на работе Кроусона (Crowson, 1981). В этой же главе все ссылки даны на рисунки Приложения 1.

Подробный список изученных таксонов приведен в Приложении 2.

### Глава 3. Общая морфология и развитие эндоскелета личинок Coleoptera

#### 3.1. Генерализованный план строения эндоскелета грудных сегментов личинок Coleoptera

Структурной единицей эндоскелета является аподема - внутреннее впячивание кутикулы, служащее местом прикрепления мускулатуры. Для шести из десяти выявленных аподем установлена гомология у личинок различных семейств Coleoptera. Именно эти гомологичные структуры включены в генерализованную схему эндоскелета груди (рис. 4).

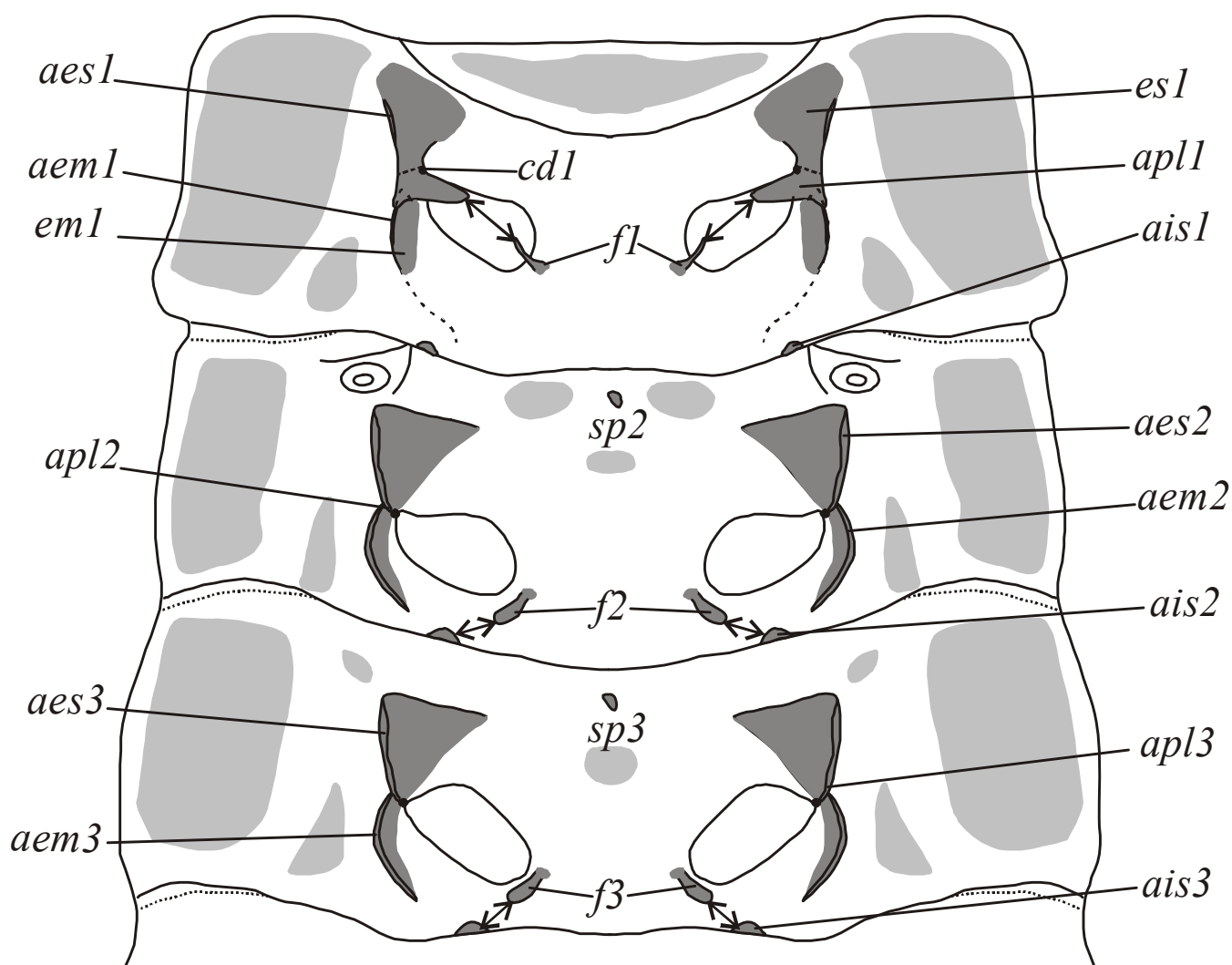


Рис.4. Генерализованная схема строения эндоскелета груди личинок Coleoptera

**Эндоскелет переднегруди** в генерализованном виде состоит из следующих парных элементов. 1) Аподема эпистерна (*aes1*) – развита довольно слабо у большинства личинок жесткокрылых; представляет собой небольшой гребень наружного края склерита. 2) Аподема эпимера (*aem1*) – имеет сходный вид, нередко довольно плохо выражена. Форма как *aes1*, так и *aem1* у большинства личинок Coleoptera одинакова, иногда эти аподемы видоизменены или редуцированы. 3) Плевральная аподема (*apl1*) – формируется в месте соединения эпистерна и эпимера, переходит в коксальный мышцелок. Снаружи она ограничена плевральным швом. Присутствует практически у всех личинок жесткокрылых с развитыми конечностями, ее форма значительно варьирует в пределах отряда. Вышеназванные элементы эндоскелета показаны на рис. 5А-С.

4) Фурка (*fl*) – стерральная аподема; варьирует по размеру и форме, но чаще узкая и длинная (рис. 7А,Д). На вершине соединена связкой с плевральной аподемой (на рис. 4 показано стрелкой), обеспечивая таким образом прикрепление плевро-стеральной мускулатуры и мышц передней пары конечностей. У ряда представителей Coleoptera плохо выражена или отсутствует. 5) Межсегментная аподема (*ais1*) – расположена близ границы с мезотораксом, сравнительно невелика, имеет, как правило, треугольную форму (рис. 4; 7Д,Е; 8С). Ее происхождение (плевральное или стерральное) нуждается в уточнении. В данном исследовании разделяется точка зрения, согласно которой она считается стеральной структурой (Matsuda, 1970).

**Средне- и заднегрудь.** Эндоскелет этих отделов, как правило, идентичен и в генерализованном виде также состоит из аподем эпистерна и эпимера (зачастую развитых значительно сильнее, чем на переднегруди), фурки и межсегментной аподемы. Наоборот, плевральная аподема обычно развита заметно слабее, чем на переднегруди, нередко редуцирована (рис. 6А-Ф). Вследствие этого фурка соединена либо с межсегментной аподемой (при развитии последней), либо с аподемой эпистерна следующего сегмента



(как, например, у *Lucanidae*). Характерно наличие непарной стеральной аподемы (*spina*), расположенной в передней части мезо- и метастернита, как правило округлой, небольшого размера, однако у некоторых личинок сильно увеличенной. (рис. 4; 8А).

В ряде случаев (как правило, у сильно специализированных форм) развиваются уникальные аподемы. Они не включены в генерализованную схему.

Для аподных личинок *Coleoptera* характерна практически полная редукция эндоскелета груди, а мускулатура прикрепляется в основном к межсегментным фрагмам.

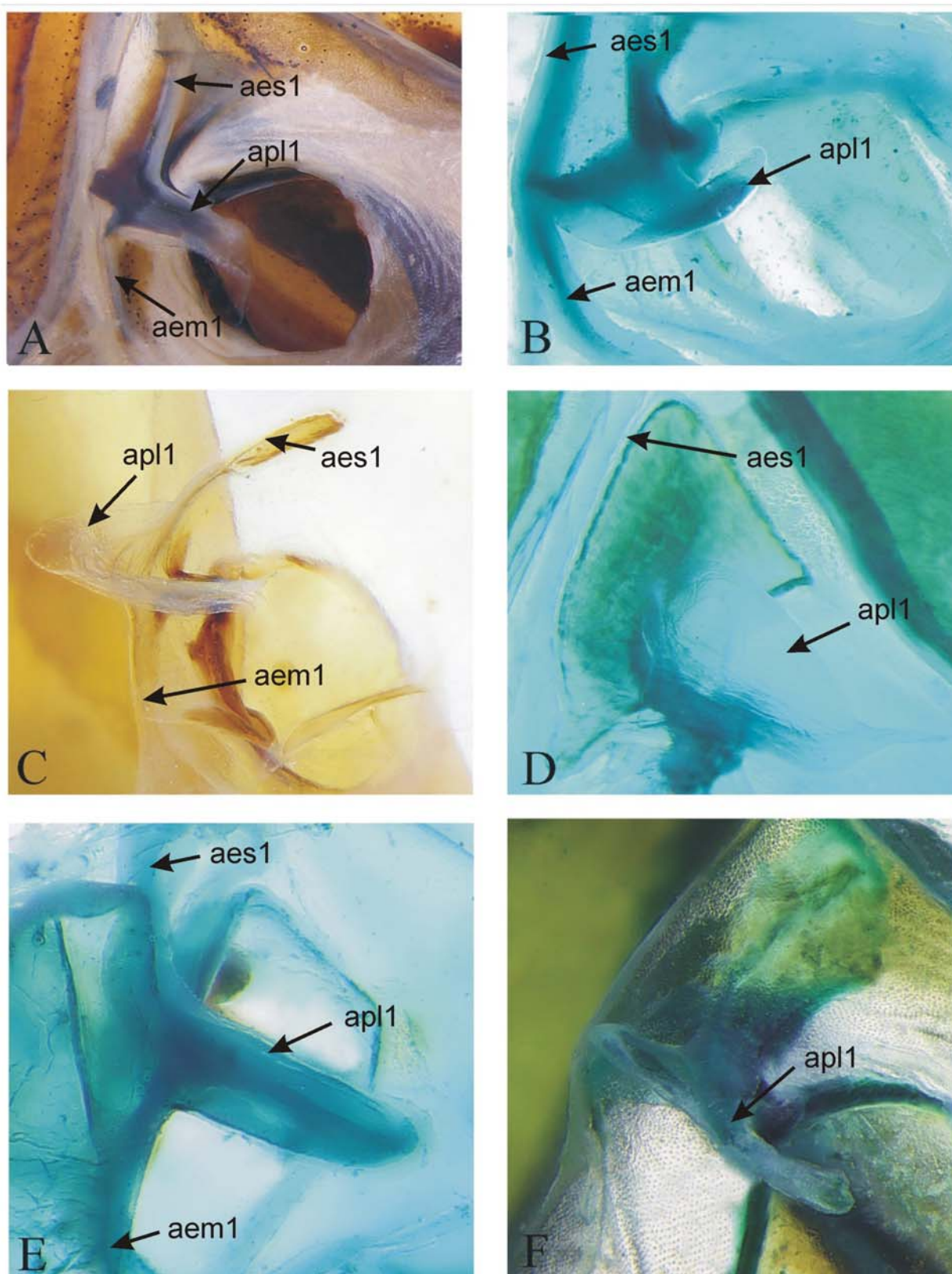


Рис. 5. Элементы эндоскелета переднегруди личинок Coleoptera.  
*Apl1* - плевральная аподема; *aes1* - аподема эпистерна; *aem1* - аподема эпимера.  
 A - *Carabus prometheus*; B - *Broscus* sp.; C - *Dytiscus marginalis*; D - *Philonthus decorus*;  
 E - *Pseudopyrochroa lateralia*; F - *Silpha perforata*.  
 Препараты на рис. 5-8 окрашены раствором метилового зеленого.





Рис. 6. Элементы эндоскелета среднегруди личинок Coleoptera.  
*Apl1* - плевральная аподема; *aes1* - аподема эпистерна; *aem1* - аподема эпимера.  
 А, В - *Carabus prometheus*; С - *Dytiscus marginalis*; D - *Megacephala euphratica*; E - *Silpha perforata*;  
 F - *Eulichas* sp.

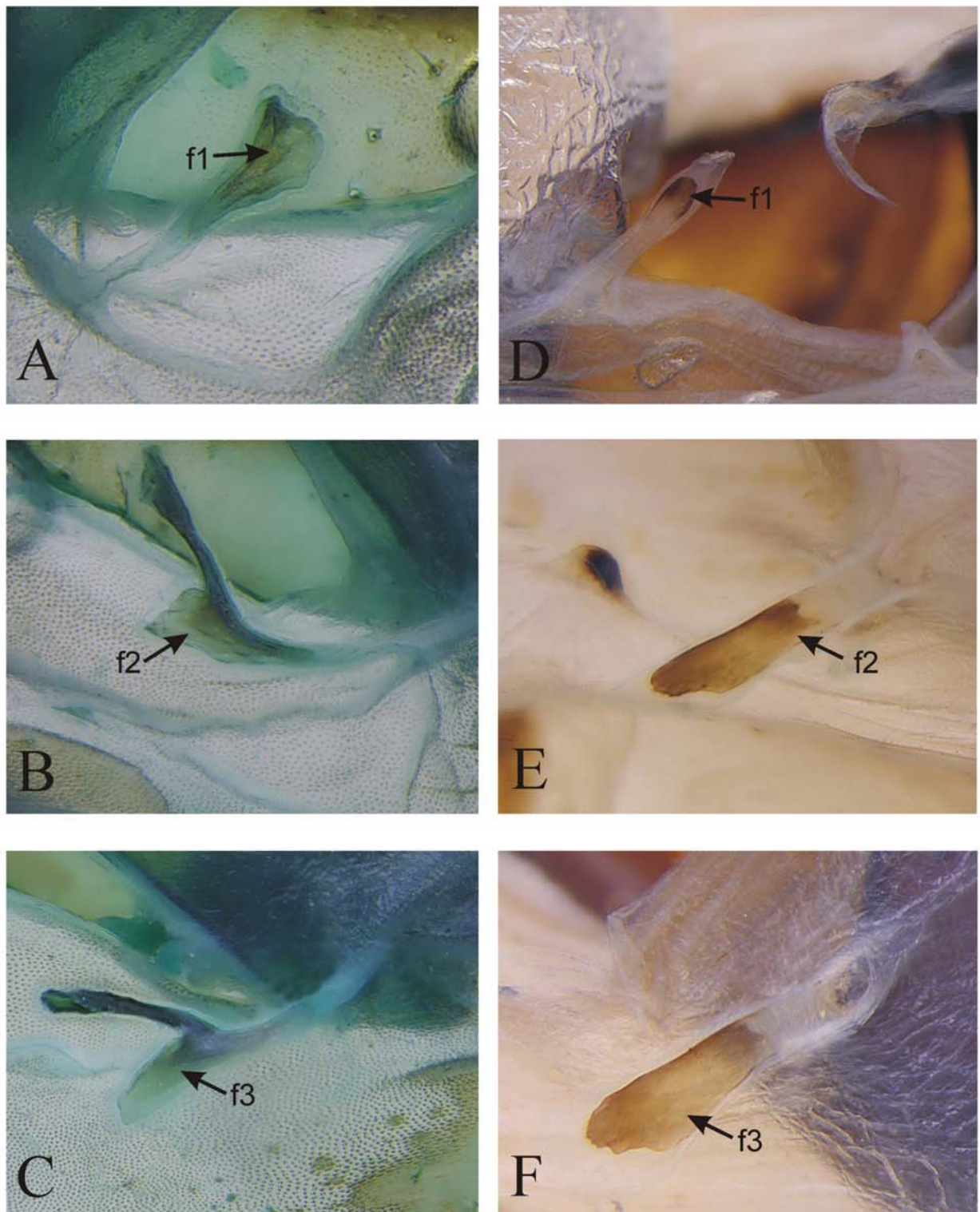
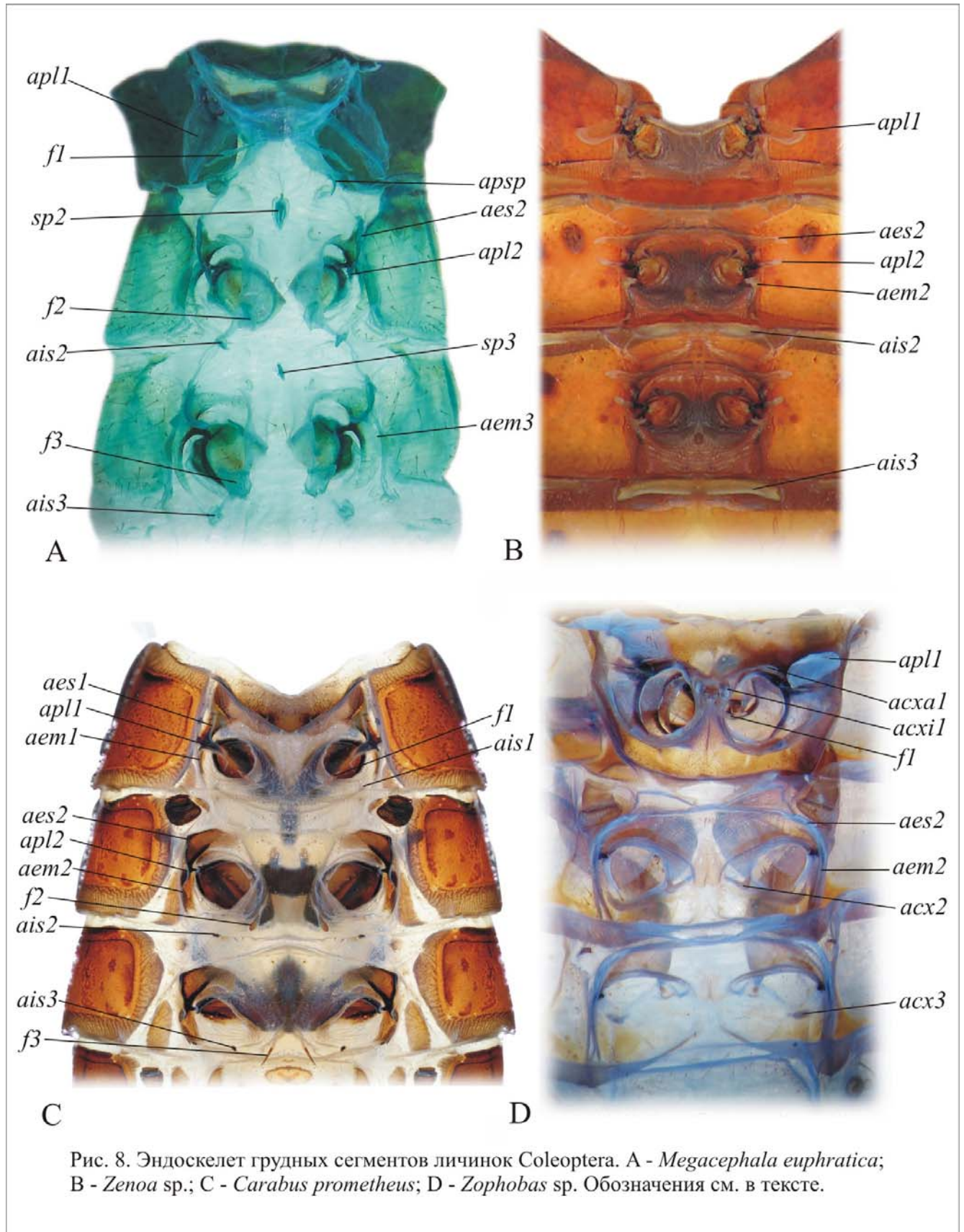


Рис. 7. Про-, мезо- и метафурки (f1-3) личинок Coleoptera. А, В, С - *Silpha perforata* ;  
 D, E, F - *Carabus prometheus*.





## 3.2. Соотношение структур эндоскелета и мускулатуры личинок Coleoptera с разным способом локомоции

### 3.2.1. Личинки с развитыми конечностями (на примере *Calosoma auropunctatum*)

Эндоскелет груди личинок Carabidae характеризуется одним из наиболее полных наборов аподем. Это, в сочетании с крупными размерами и доступностью материала, определило выбор личинки *Calosoma auropunctatum* в качестве модельного объекта для изучения мускулатуры грудных сегментов и мест её прикрепления. Полученные результаты во многом предварительны ввиду нередких случаев частичной или даже полной редукции структур эндоскелета в пределах отряда и связанного с этим изменения мест прикрепления мышц. Кроме того, в данном исследовании не приводится подробного описания мускулатуры и дается лишь предварительная номенклатура, поскольку основной задачей являлась оценка уровня функциональной нагрузки различных элементов эндоскелета груди.

Мускулатура груди личинок Coleoptera довольно разнообразна и по топологии может быть объединена в несколько групп: тергальные, плевральные, стернальные, терго-стернальные, терго-плевральные и стерно-плевральные мышцы. По глубине залегания эти группы мышц можно подразделить на наружные и внутренние, а по направлению волокон – на продольные, поперечные (дорсо-вентральные) и косые.

Собственно тергальная продольная и косая мускулатура не имеет аподем в качестве точек прикрепления (рис. 9А). Внутренние продольные мышцы (*m. phragmotergalis longitudinalis interior*) отходят от межсегментных фрагм, за исключением таковых на переднегруди, где их передняя часть прикреплена к цервикальной области. Наружная продольная (*m. phragmotergalis longitudinalis exterior*) и косая (*m. phragmotergalis obliqua*) мускулатура также отходит от фрагм или от цервикса и прикрепляется к различным участкам тергита.

Подавляющее большинство остальных мышц, как минимум, одним концом прикреплено к той или иной аподеме.

**Переднегрудь** (рис. 9, 10 А-Б). К плевральным аподемам прикрепляются: 1) пара продольных мускулов, идущих от заднего края *apl1* к *f2* (*m. pleurofurcalis longitudinalis*, рис. 9Б); 2) две пары косых мускулов, прикрепленных к заднему краю *apl1* и идущих от *sp2* (*m. spinopleuralis oblicva 1-2*, рис. 9В); 3) пара косых мускулов, идущих от престернита к переднему краю *apl1* (*m. presternopleuralis oblicva*, рис. 9Б); 4) пара широких поперечных мускулов, отходящих от внутренней поверхности *apl1* к тазику (*m. pleurocoxalis transversalis*, рис. 10Б); 5) пара длинных терго-плевральных мышц, идущих от тергита к основанию *apl1* (*m. tergopectoralis transversalis*, рис. 10А).

К аподемам эпистерна и эпимера прикрепляется по паре широких мускулов, отходящих от бокового края тергита (*m. tergoepisternalis/tergoepimeralis transversalis*, 10Б).

К профуркам прикрепляется только одна пара продольных мышц, идущих к мезофуркам (*m. furcofurcalis longitudinalis*, рис. 9Б).

Межсегментные аподемы служат местом прикрепления парных мускулов, идущих от шейного отдела (*m. cervicosternalis*, рис. 9Б). Также от них отходят длинные косые мышцы к наружному краю противоположного тазика (*m. sternocoxalis oblicva*, рис. 9В), и относительно короткие, прикрепляющиеся к плейриту рядом с аподемой эпистерна мезоторакса (*m. sternopleuralis*, рис. 9Г). Кроме того, межсегментные аподемы соединены со спиной (*sp2*) посредством «связок» (*ligamentum sternalis*, рис. 9В), возможно, имеющих, так же как и мышцы, мезодермальное происхождение.

Часть дорсо-вентральной мускулатуры (рис. 10А) не связана с аподемами и отходит от тергита непосредственно к внутреннему\наружному краю кокс (*m. tergocoxalis interior\exterior*).

**Средне- и заднегрудь** (рис. 9 Б-Г, 10 В-Г). Плевральные аподемы развиты слабо, и к ним прикрепляются две пары довольно тонких мускулов; одна идет к внутреннему краю тазика (*m. pleurocoxalis*, рис. 10В), вторая - к внутренней поверхности мезо- или метафурок (*m. furcopleuralis*, рис. 10В).

К *aes2-3* прикрепляются: 1) пара косых мышц от межсегментной аподемы (*m. sternoepisternalis obliqua*, рис. 9В), 2) пара поперечных мускулов от боковой поверхности тергита (*m. tergoepisternalis transversalis*, рис. 10В), 3) пара очень широких мышц, занимающих практически весь внутренний край *aes2-3*, и идущих к передней части тазика (*m. coxoepisternalis*, рис. 10Г). К наружному краю *aem2-3* прикрепляется пара поперечных мускулов, идущих от тергита (*m. tergoepimeralis transversalis*, рис. 10В); к внутреннему – пара мышц, идущих к внутренней поверхности вершины мезо- или метафурок (*m. furcoepimeralis*, рис. 10В).

К мезо- и метафуркам прикрепляются: 1) по две пары продольных мышц, идущих от предыдущего и следующего сегментов (*m. furcofurcalis longitudinalis*, рис. 9Б); 2) по две пары косых мускулов, отходящих от *спин* предыдущего и последующего сегментов (от *спины* первого брюшного сегмента отходит одна пара таких мышц) – *m. spinofurcalis anterior/posterior* (рис. 9В); 3) упомянутые выше мышцы, идущие от *apl2-3* и *aem2-3*; 4) мышцы, идущие от наружной поверхности основания фурок к внутреннему краю противоположного тазика (*m. furcocoaxalis*, рис. 9Г).

От межсегментных аподем отходят: 1) по две пары косых мышц, прикрепляющихся к *aes2-3*; 2) дорсо-вентральные мышцы, идущие к боковой части тергита (*m. sternotergalis*, рис. 9В); 3) мускулы, прикрепляющиеся рядом с аподемой эпистернита следующего сегмента (*m. sternopleuralis*, 9Г); 4) по паре очень длинных мышц, идущих к наружному краю тазика противоположного сегмента (*m. sternocoaxalis*, рис. 9Г).



От *sp2* отходят пять пар мускулов: две - к плевральной аподеме проторакса и по одной - к внутреннему краю тазика (*m. spinocoxalis*, рис. 9Г) и переднему краю основания и вершины *f2*.

*Sp3* служит местом прикрепления также пяти пар мышц (рис. 9В): по одной идет к межсегментной фрагме про- и мезоторакса, и к заднему краю мезофурки. Три другие пары мышц располагаются целиком в метатораксе и аналогичны таковым в среднегрудь.

Группа дорсо-вентральных мышц, идущих от тергита к коксе (*m. tergoxalis interior/exterior*, рис. 10Г), также как и на переднегрудь не связана с аподемами.

Таким образом, к эндоскелетным структурам прикрепляется подавляющее большинство мышц груди, обеспечивающих как разнообразные движения конечностей, так и поддержание формы тела или его изгибание (табл. 2). Прикрепление коксальной мускулатуры обеспечивают *apl1*, *aes2-3*, *f2-3*, *ais1-3* и *sp2-3*, тогда как собственно туловищная мускулатура прикрепляется к *aem1-3*, *f1* и *apl2-3*. Число групп мышц, не связанных с аподемами, невелико - это продольная и косая тергальная мускулатура и дорсо-вентральные мускулы-промоторы и ремоторы коксы.

Таблица 2. Функциональная нагрузка аподем эндоскелета груди личинки *Calosoma auropunctatum*.

Группы мышц	Аподемы							
	<i>apl1</i>	<i>apl2-3</i>	<i>aes1-3</i>	<i>aem1-3</i>	<i>f1</i>	<i>f2-3</i>	<i>ais1-3</i>	<i>sp2-3</i>
Тергальные	1	–	2	1	–	–	1	–
Плевральные	1	1	1	–	–	3	4	3
Стернальные	4	2	2	1	1	4	–	2

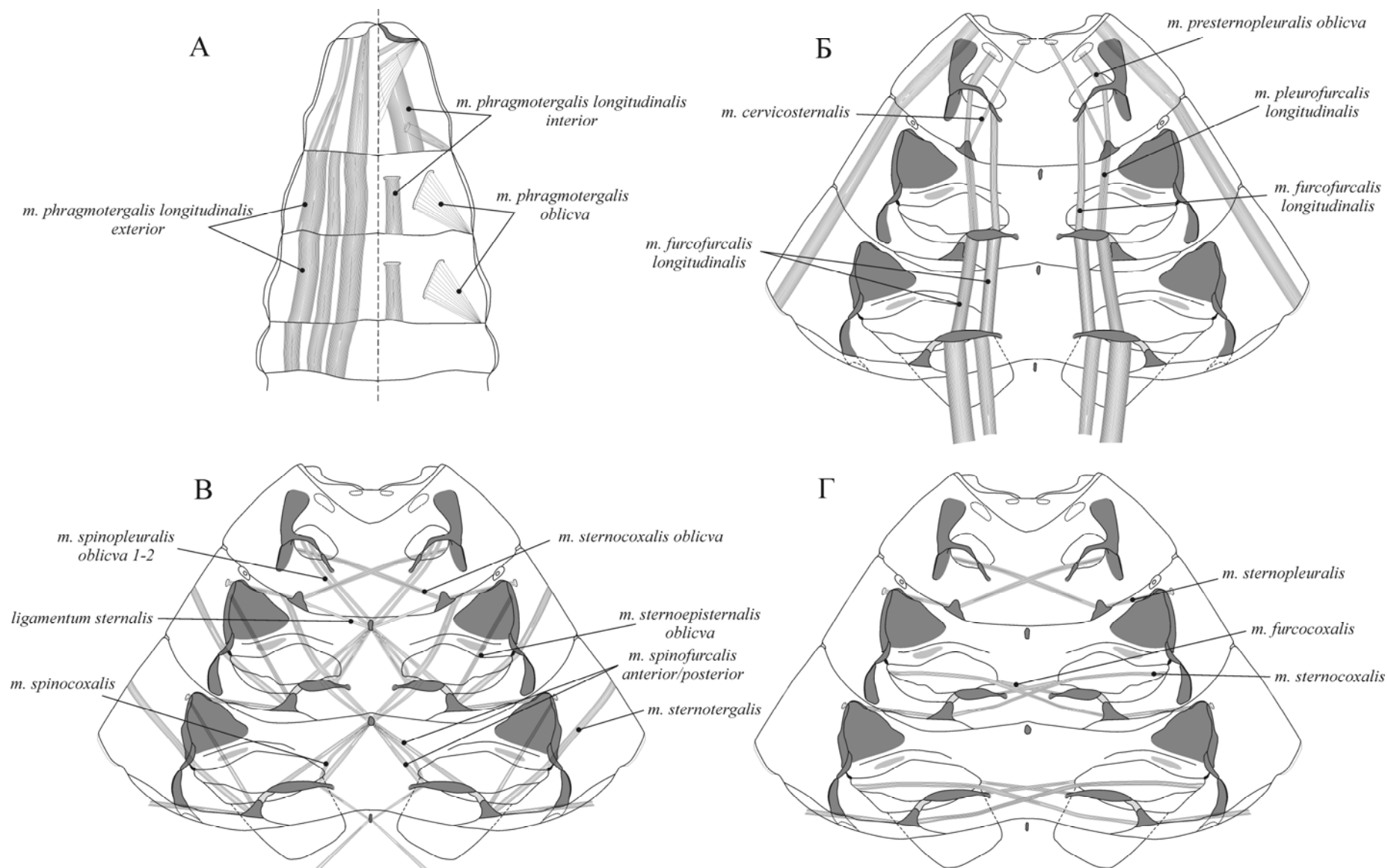


Рис. 9. Мускулатура груди личинки *Calosoma auripunctatum*. А - тергальная продольная и косая мускулатура; Б - продольная стерральная и плевральная мускулатура; В, Г - различные группы стерральных и стерно-плевральных мышц.

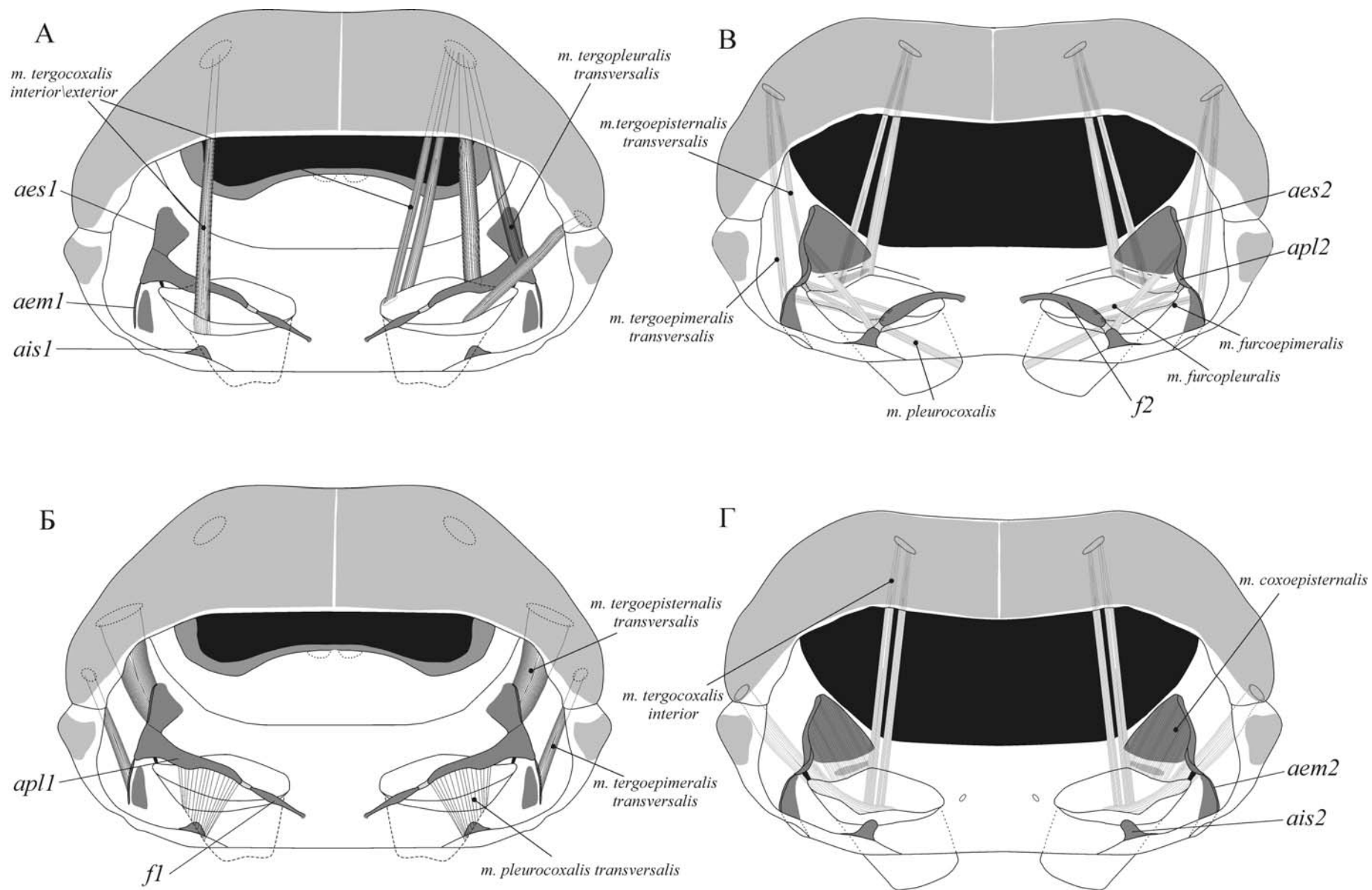


Рис. 10. Мускулатура груди личинки *Calosoma auripunctatum*. А, Б - переднегрудь; В, Г - среднегрудь. Обозначения аподем см. в тексте.

### 3.2.2. Личинки с редуцированными конечностями (на примере *Rhagium* sp. и *Monochamus* sp.)

Наиболее сильно развитый локомоторный комплекс (эндоскелет + мускулатура) грудных сегментов характерен для личинок хорошо развитыми конечностями. У личинок Coleoptera, развивающихся в ограниченном пространстве, например, в толще древесины или в тканях растений (Buprestidae, Curculionidae, Cerambycidae), локомоторная функция переходит от конечностей, которые, как правило, развиты слабо или полностью редуцированы, к туловищным сегментам. Движение в этом случае осуществляется за счет неравномерной деформации грудных и особенно брюшных сегментов - перистальтики. У таких личинок в связи с редукцией конечностей эндоскелет груди практически не выражен и локомоция осуществляется преимущественно за счет комплексного взаимодействия грудной и брюшной мускулатуры, топография и функциональный набор которой во многом совпадают (Craighead, 1916).

Нами были выявлены следующие группы брюшных мышц, обеспечивающих перистальтическое движение (рис. 11В). 1) Наружные фрагмо-тергальные и фрагмо-стернальные мышцы обеспечивают неравномерную деформацию сегментов вследствие выпячивания/впячивания мозолей. 2) тергальные продольные мышцы (как правило, очень хорошо развитые), сохраняют форму опорных сегментов на каждой фазе перистальтического движения. 3) Плевральные продольные мышцы, вероятно, несимметрично изменяют форму сегмента при таком способе передвижения. 4) Мышцы-депрессоры – главным образом, терго-стернальные, изменяют толщину тела при обитании в узких ходах. 5) Хорошо развитая косая тергальная мускулатура обеспечивает повороты тела при прокладывании хода и передвижении в нем (рис. 11). Следует отметить, что у личинок с относительно хорошо развитыми конечностями, но слабо склеротизованными покровами (*Oedemeridae*, *Melandryidae*, *Peltidae*) способ локомоции зависит от

направления движения: он перистальтический при обратном движении и, преимущественно, с помощью конечностей при продвижении вперед. В этом случае эндоскелет груди, как правило, развит достаточно хорошо.

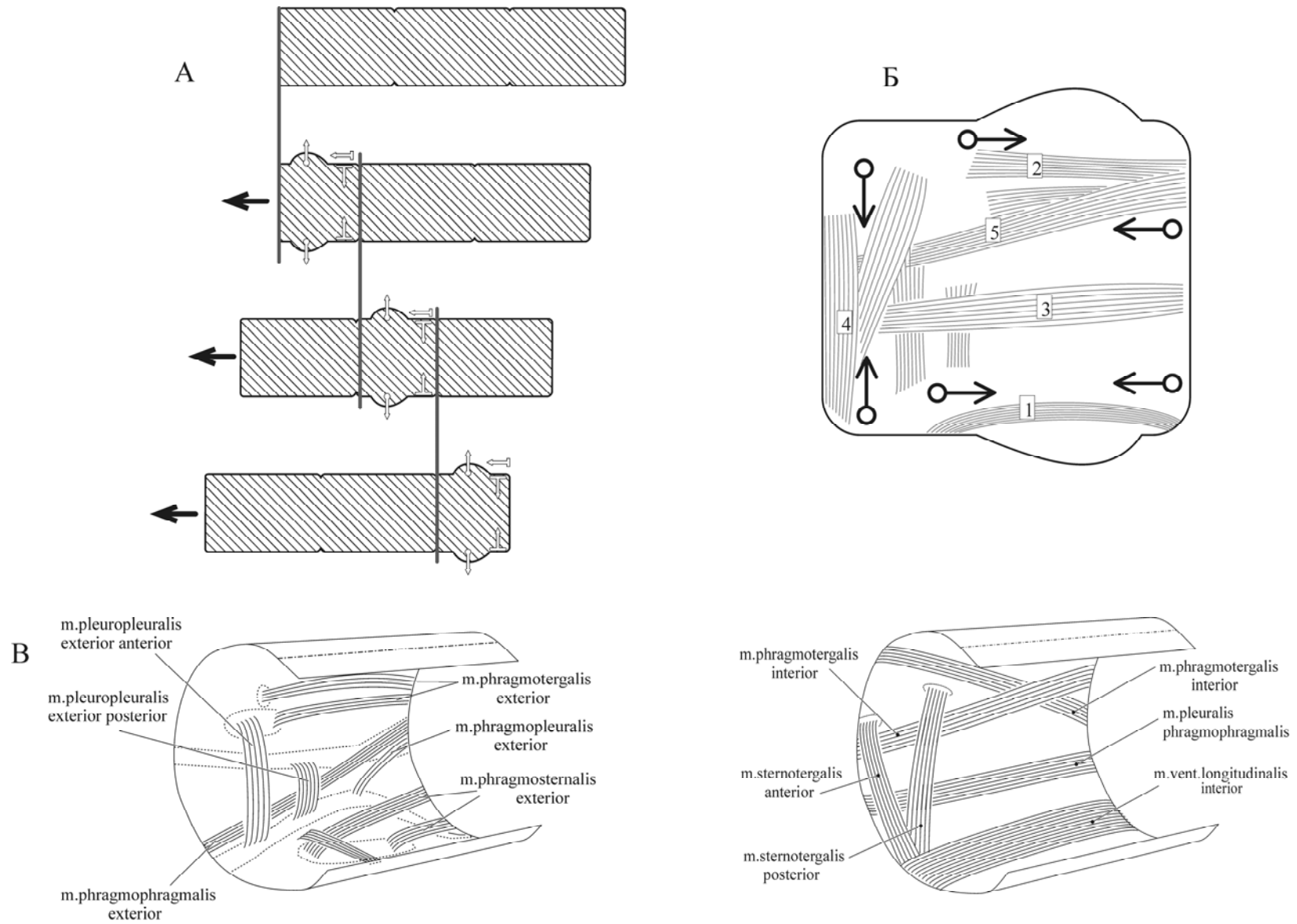


Рис. 11. Схема перистальтического движения (А) и основные группы мышц, его обеспечивающие (Б, В), на примере личинки *Rhagium* sp..  
1 - фрагмо-стернальные мышцы; 2 - тергальные продольные; 3 - плевральные продольные; 4 - стерно-тергальные; 5 - косые тергальные.

### 3.3. Постэмбриональное развитие эндоскелета

#### 3.3.1. Изменения эндоскелета в ходе личиночного развития и при метаморфозе

Большинство жесткокрылых в ходе личиночного развития проходит от трех до пяти возрастов. У личинок Coleoptera (особенно обитающих в плотном субстрате) по мере увеличения размеров может меняться тип взаимодействия с ним: мелкие личинки 1-го возраста способны перемещаться, используя естественные полости и скважины субстрата. Личинки старших возрастов переходят с ростом они вынуждены переходить к активному рытью или раздвиганию частиц субстрата. В связи с этим мы провели оценку изменения структур эндоскелета в ходе постэмбрионального развития у личинок с различным образом жизни.

Были исследованы личинки всех возрастов *Calosoma auropunctatum*, *Ophonus azureus*, *Carabus granulatus*, *Anisodactylus binotatus*, *Platynus assimilis* (Carabidae) и *Cucujus haematodes* (Cucujidae). У всех видов жуужелиц было изучено по 10 экз. каждого возраста, а у *Cucujus haematodes* - по 2 экз. 1-го и 2-го возрастов, и 10 – третьего). Во всех случаях измеряли длину аподем эндоскелета груди. Для оценки степени изменения относительных размеров аподем рассчитывали отношение длины каждой из них к фиксированной величине - ширине тазиковой впадины (CX1-3) (таблица 3).

В большинстве случаев относительные размеры *apl1*, *aes2-3* и *fl-3* достоверно увеличиваются с ростом размеров личинок в онтогенезе (рис. 12, 13). Для некоторых структур эндоскелета (например, *ais1-3*) достоверных различий обнаружено не было, что, по-видимому, объясняется их малым размером.

В то же время, форма аподем изменяется слабо, а их набор остается неизменным на протяжении всей личиночной стадии (рис. 14).

Таблица 3. Относительные размеры аподем эндоскелета груди личинок Coleoptera разных возрастов.

Образ жизни	Вид	Возраст	Отношение длины аподемы к ширине тазиковой впадины (среднее значение)								
			APL1/CX1	F1/CX1	AES2/CX2	F2/CX2	AES3/CX3	F3/CX3	AIS1/CX1	AIS2/CX2	AIS3/CX3
поверхностно-подстилочные*	<i>Calosoma auropunctatum</i>	I	0,230	0,180	0,180	0,190	0,190	0,170	0,05	0,05	0,05
		II	0,290	0,190	0,180	0,200	0,190	0,200	0,05	0,07	0,06
		III	0,290	0,200	0,170	0,200	0,190	0,200	0,06	0,06	0,07
	<i>Carabus granulatus</i>	I	0,180	0,100	0,160	0,190	0,170	0,170	0,06	0,06	0,07
		II	0,260	0,190	0,180	0,220	0,180	0,190	0,06	0,06	0,07
		III	0,270	0,190	0,200	0,250	0,210	0,230	0,06	0,05	0,1
подстилично-почвенные	<i>Anisodactylus binotatus</i>	I	0,166	0,140	0,180	0,160	0,200	0,170	0,03	0,04	0,04
		II	0,190	0,140	0,200	0,210	0,210	0,230	0,03	0,04	0,04
		III	0,270	0,120	0,210	0,210	0,230	0,210	0,025	0,04	0,04
	<i>Ophonus asureus</i>	I	0,190	0,100	0,200	0,180	0,210	0,190	0,04	0,03	0,03
		II	0,170	0,120	0,220	0,190	0,220	0,180	0,04	0,03	0,03
		III	0,240	0,110	0,270	0,170	0,230	0,200	0,04	0,03	0,03
подстилочные	<i>Platynus assimilis</i>	I	0,210	0,130	0,150	0,180	0,170	0,210	0,02	0,02	0,03
		II	0,240	0,150	0,190	0,210	0,220	0,220	0,02	0,02	0,03
		III	0,250	0,210	0,200	0,240	0,230	0,230	0,03	0,03	0,03
подкорные	<i>Cucujus haematodes</i>	I	0,120		0,150		0,160				
		II	0,130		0,166		0,190				
		III	0,160		0,200		0,230				

\* Образ жизни личинок жуелиц указан по Шаровой (1981).



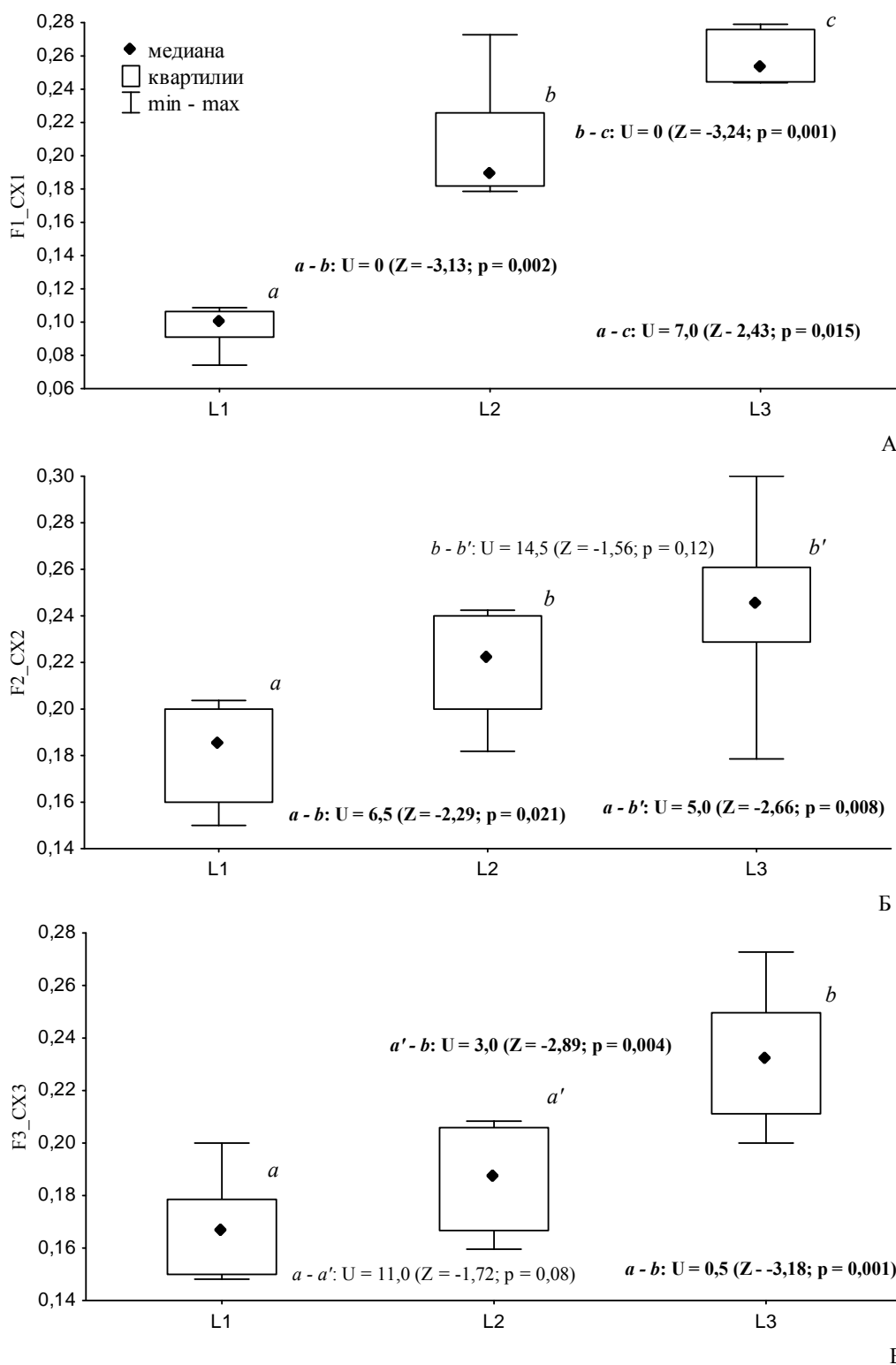


Рис. 12. Изменение относительных размеров *ap11* (А), *aes2* (Б) и *aes3* (В) у личинок I-III возрастов *Carabus granulatus*.

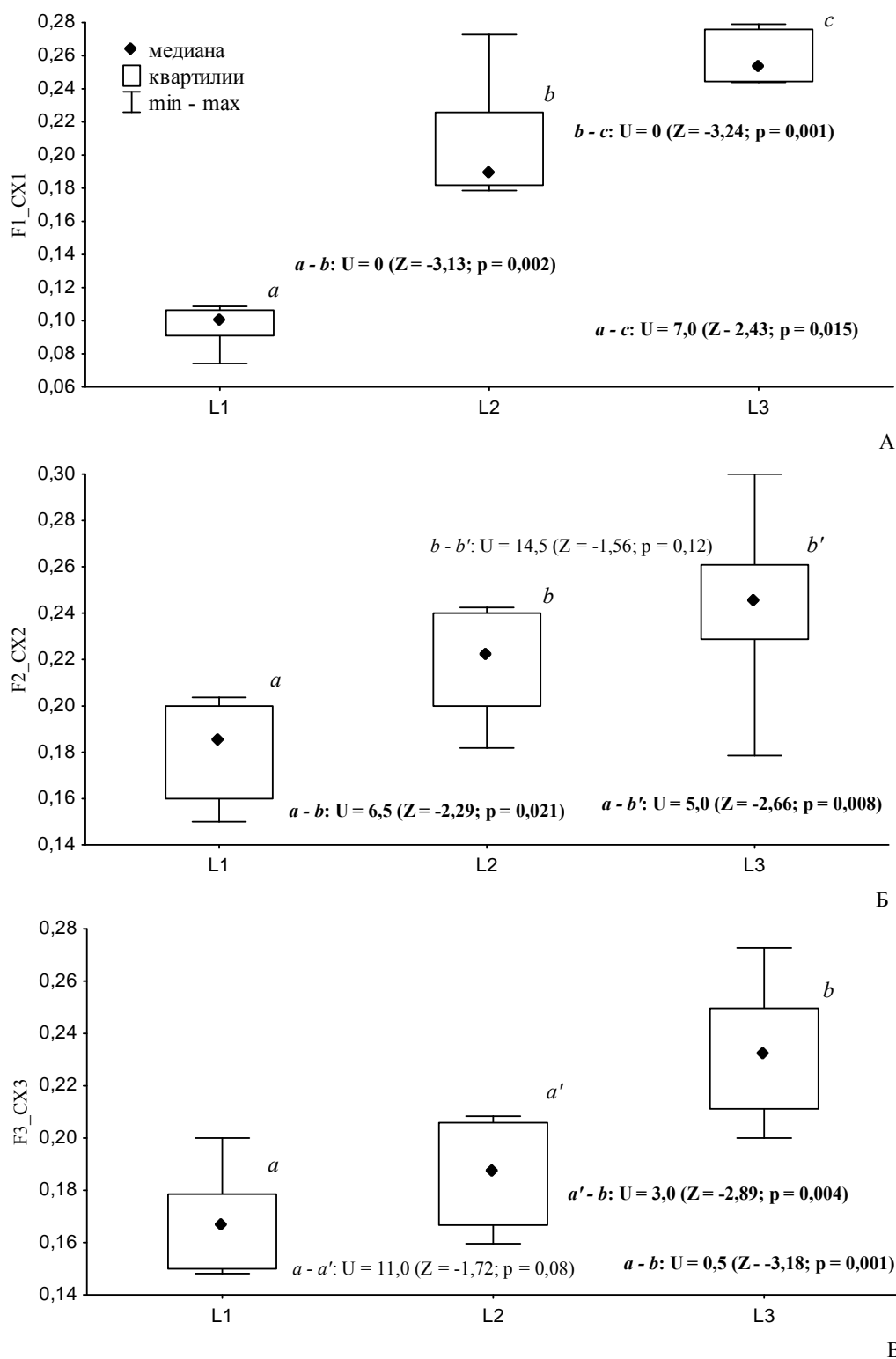
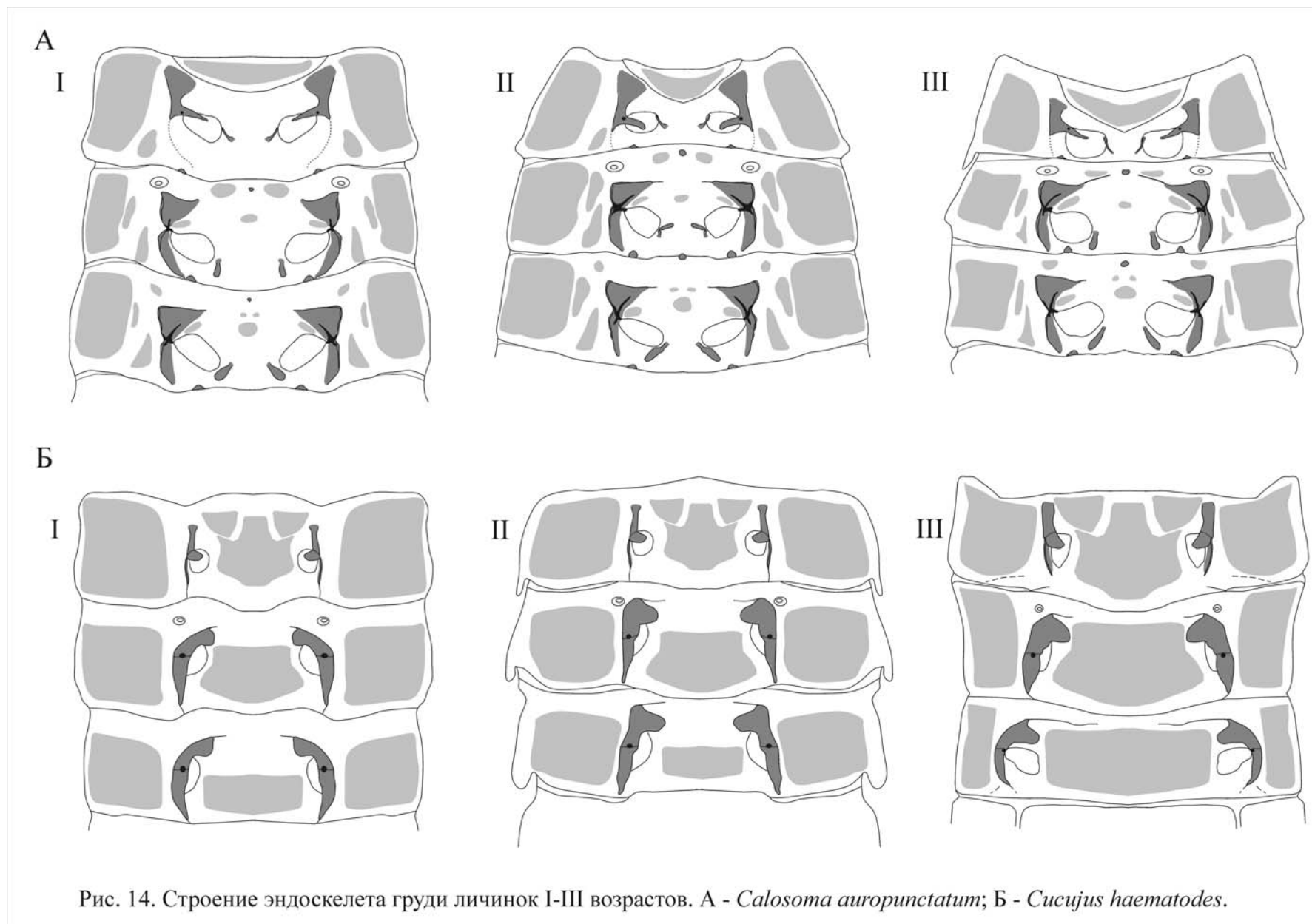


Рис. 13. Изменение относительных размеров  $f1$  (А),  $f2$  (Б) и  $f3$  (В) у личинок I-III возрастов *Carabus granulatus*.



Внешние морфоструктуры, связанные с локомоцией, например, урогомфы, в ходе роста личинки изменяются значительно сильнее. Наблюдаемые онтогенетические перестройки эндоскелета груди, по-видимому, лишь отражают общее увеличение размеров тела личинки.

Таким образом, на протяжении всей личиночной стадии структура эндоскелета груди существенно не изменяется. В то же время, в связи с формированием у Pterygota в процессе эволюции сложных жизненных циклов, отдельные онтогенетические стадии которых порой резко отличаются по морфологии и образу жизни, возникает вопрос об уровне различий в структурах эндоскелета половозрелой и преимагинальных стадий. Нами было проведено исследование изменений структур эндоскелета в ходе онтогенеза следующих жесткокрылых: *Carabus nemoralis*, *C. granulatus* (Carabidae), *Stenagostus undulatus* (Elateridae), *Dorcadion* sp. (Cerambycidae), *Hylecoetus dermestoides* (Lymexylidae), *Schizotus pectinicornis* (Pyrochroidae), *Calopus serraticornis* (Oedemeridae). Изучение предкуколок показало полную идентичность их эндоскелета груди личиночному состоянию. В то же время, на стадии ранней куколки *Stenagostus* и *Carabus* (еще частично скрытой в экзувии предкуколки) структура эндоскелета уже довольно сильно отличается от личиночной. Так, плевральные, межсегментные аподемы и спины (при их наличии) полностью лизируются, а фурки или образуются *de novo* (в случае их отсутствия у личинки, например, у *Stenagostus*), или соответствуют лярвальным (*Carabus*) (при этом *f3* становятся заметно тоньше и длиннее). Такая структура эндоскелета сохраняется до поздней куколочной стадии (т.е. до момента, когда уже выражена склеротизация придатков головы и практически сформированы конечности имагинального типа). На этом этапе происходят дальнейшие перестройки эндоскелета, приводящие к появлению аподем, приближенных по форме к имагинальным: *f1-2* приобретают характерную форму, *f3* срастаются в непарную структуру (метэндостернит по Кроусону), формируются

плевральные аподемы. По-видимому, формирование эндоскелета груди заканчивается уже на ранней имагинальной стадии, в процессе завершения склеротизации покровов (рис. 15).

Таким образом, преемственность эндоскелета груди личинок и имаго минимальна и по нашим данным установлена только для фурок (в случае их наличия у личинки).



Рис. 15. Изменение строения эндоскелета груди в ходе онтогенеза. А - *Carabus granulatus*; Б - *Stenagostus undulatus* (не показана стадия поздней куколки).

### 3.3.2. Представление о происхождении личиночной стадии Holometabola в свете данных об изменении структуры эндоскелета груди в ходе онтогенеза Coleoptera

Значительные перестройки эндоскелета груди, выявленные нами на разных онтогенетических стадиях Coleoptera, делают возможным уточнение представлений о происхождении личиночной стадии как жесткокрылых, так и Holometabola в целом.

К настоящему времени существует две основные точки зрения на появление личиночной стадии у Holometabola.

Первая предполагает нимфальное происхождение личинок голометабола. Куколка при этом либо появляется *de novo*, либо соответствует нимфе последнего возраста гемиметабола (Poyarkoff, 1914; Hinton, 1955; Sehna et al, 1996). Нимфа Hemimetabola, выходящая из яйца, имеет во многом структурную организацию взрослой формы; среди прочего это связано с наличием конечностей имагинального типа, наружных зачатков крыльев и, соответственно, их мускулатуры. Таким образом, структура эндоскелета груди нимфы и имаго не должна претерпевать существенных изменений в ходе онтогенеза. Примером этого является строение эндоскелета груди нимфы (наяды) и имаго стрекоз (рис. 16). Даже несмотря на резко отличный образ жизни этих двух стадий, набор элементов эндоскелета груди у них остается идентичным, а все различия связаны лишь с размером и формой этих элементов.

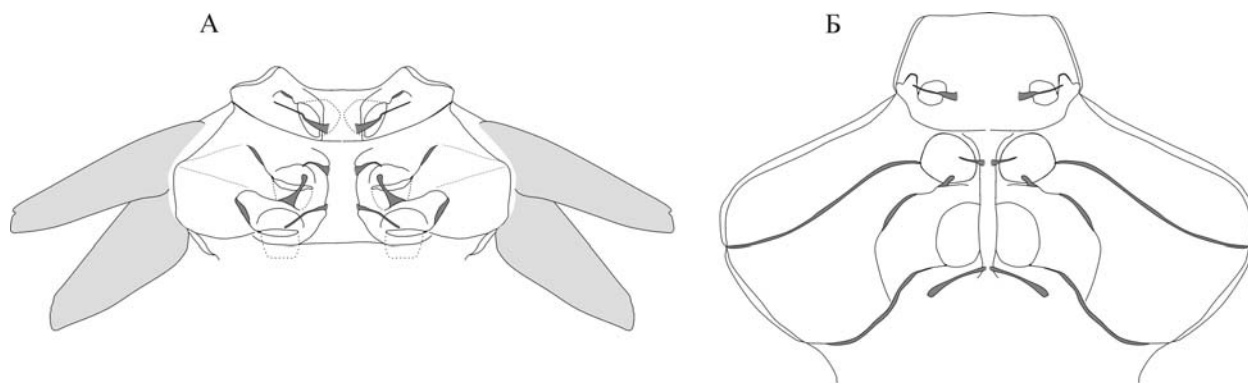


Рис. 16. Эндоскелет груди нимфы (А) и имаго (Б) *Leucorhinia* sp. (Odonata). Крылья имаго не показаны.

Аналогичные данные были получены при изучении эндоскелета нимфы и имаго клопа *Sciocoris* sp. (Paulian, 1944).

Если принять точку зрения о нимфальном происхождении личинок Holometabola, то строение эндоскелета должно быть во многом сходно у личинок и имаго. Однако у многих личинок Coleoptera наблюдается значительное упрощение или даже полная редукция эндоскелета груди, несмотря на постоянное присутствие ряда аподем у имаго (например, Chrysomelidae, Eucnemidae, Scolytidae и др.). Более того, в случаях, когда эндоскелет личинки хорошо развит, его строение значительно отличается от таковых куколки и взрослой формы. Выявленные нами различия в строении эндоскелета личинки, куколки и имаго ставят под сомнение «нимфальную» теорию происхождения личиночной стадии Holometabola.

Суть другой гипотезы состоит в том, что личиночная стадия появляется в результате дезэмбрионизации развития, таким образом, соответствуя эмбриональному состоянию предковой формы. Впервые представления о дезэмбрионизации развития у голометаболов были сформулированы Гарвеем (Harvey, 1651), который выделял следующие стадии развития насекомых с полным превращением: «несовершенное» яйцо, «ползающее» яйцо – просто организованная личинка, «совершенное» яйцо – куколка и «совершенное» насекомое – имаго. Эта классификация стадий онтогенеза была основана на мнении о том,



что процессы морфогенеза в куколке во многом соответствуют таковым на стадии яйца. Представление о личинке как о «ползающем яйце», то есть свободноживущей эмбриональной стадии, развивали впоследствии и другие исследователи (Lubbock, 1883; Berlese, 1913; Ёжиков, 1929; Henson, 1946, Тихомирова, 1991). В современной трактовке этой теории личинка голометабола представляет собой эмбриональную стадию предковой группы, обеспечивающую рост и накопление питательных веществ. Стадия, аналогичная нимфе, проявляется либо только на ранней имагинальной стадии (в этом случае куколка соответствует стадии, проходящей в яйце Hemimetabola) (Poyarkoff, 1914; Henson, 1946), либо на этапе куколочного (Hinton, 1948; Snodgrass, 1954; Wigglesworth, 1954) или предкуколочного (Тихомирова 1976, 1991) развития.

Полученные нами данные о перестройках эндоскелета груди в ходе индивидуального развития позволяют сделать предварительные заключения о соответствии онтогенетических стадий Hemimetabola (на примере Odonata) и Holometabola (на примере Coleoptera). Так, «нимфальная» структура эндоскелета, идентичная по набору элементов с имаго, наблюдается у Coleoptera только на поздних стадиях развития куколки (рис. 17). Это подтверждает точку зрения о соответствии нимф гемиметабола поздним куколочным и, возможно, ранним имагинальным стадиям голометабола (Poyarkoff, 1914; Henson, 1946). Ранние куколочные стадии, предкуколка и личинка вряд ли могут считаться аналогичными нимфе, так как обладают иным строением эндоскелета, сочетающим личиночные и имагинальные признаки. На этих стадиях происходят активные процессы перестройки эндоскелета (и других структур), по масштабу сравнимые с морфогенезом на стадии яйца.

Это позволяет считать, что личинка действительно представляет собой «морфогенетическую стадию, соответствующую эмбриональному состоянию предка» (Novak, 1961), т.е. проходящую в яйце у Hemimetabola.

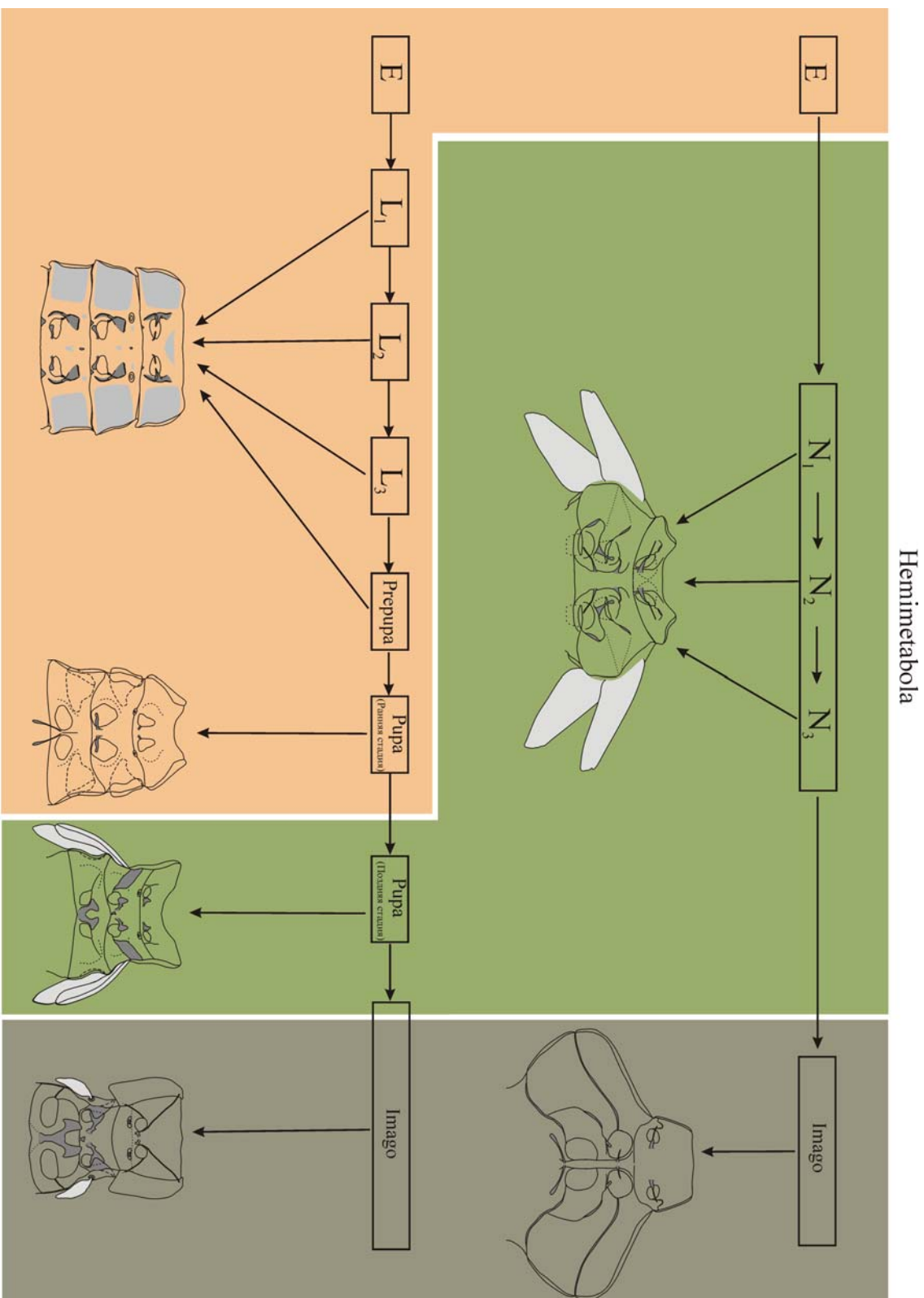


Рис. 17. Соотношение онтогенетических стадий Немі- и Нолотметаболa на основе изучения эндоскелета груди Одопата и Солеортега.

## Глава 4. Эндоскелет груди личинок Neuropteroidea, Mecoptera, Hymenoptera, Lepidoptera и Trichoptera в сравнении с генерализованным колеоптероидным планом строения

**4.1. Megaloptera: Sialidae: *Sialis* sp.** (рис. 18А). **Переднегрудь:** *apl1* развиты очень хорошо, прикрывают часть тазиковой впадины, трапециевидной формы с неровным наружным краем; *aem1* заметно выражены. *F1* крупные, сильно расширяющиеся к вершине, с неровным краем. *Ais1* очень широкие, уплощенные. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* хорошо выражены, *apl2* очень широкие, прямоугольные; *f2* сложной формы, довольно сильно отличаются от *f1*; *ais2-3* практически идентичны, треугольные. *Apl3* значительно меньше *apl2*, с заостренным внутренним краем, *f3* мощнее *f2*, с выраженным внутренним отростком.

**4.2. Raphidioptera: Inocelliidae: *Inocellia* sp.** (рис. 18Б). **Переднегрудь:** *apl1* развиты хорошо, очень длинные, достигают внутреннего края тазиковой впадины, *f1* отсутствуют. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* довольно крупные, трапециевидные, *aem2-3* плохо выражены, *apl2-3* незаметны. *F2* в виде небольших гребней, *f3* отсутствуют. *Sp2* развиты, удлиненные; *sp3* редуцированы.

**4.3. Neuroptera: Ascalaphidae: *Ascalaphus* sp.** (рис. 18В). **Переднегрудь:** *aes1* и *aem1* слабо развиты, *apl1* очень крупные, немного расширяющиеся к вершине; *f1* длинные и довольно узкие. **Средне- и заднегрудь:** *aes2* и *apl2* образуют единую структуру сложной формы, сильно удлиненную, направленную вверх, и сужающуюся к вершине. Аналогичное образование на заднегрудь более чем в 1,5 раза крупнее. *F2* короче, чем *f1* и немного шире. *F3* сложной формы, с вытянутым отростком, напоминают *f3* у *Sialis*. *Ais2-3* развиты, треугольные, *ais3* с более закругленной вершиной. *Sp2-3* выражены хорошо. Кроме того,

на среднегруди, в непосредственной близости от её границы с протораксом были обнаружены некрупные парные аподемы треугольной формы.

У личинок *Ascalaphus* sp. на фрагмах всех брюшных сегментов развиты довольно крупные межсегментные аподемы, что нехарактерно для всех остальных изученных групп.

**4.4. Neuroptera: Myrmeleontidae: *Myrmeleon* sp.** (рис. 18Г) Структурный план эндоскелета груди близок к таковому у *Ascalaphus*, однако личинки обоих семейств хорошо отличаются по форме сложных аподемов *aes2-3+apl2-3*; у *Myrmeleon* они более вытянутые и практически не сужающиеся к вершине. Кроме того, наблюдаются различия в форме *f2-3* и *ais2-3*.

**4.5. Neuroptera: Osmylidae: *Osmylus* sp.** (рис. 18Д) **Переднегрудь:** *aes1* и *aem1* развиты слабо, *apl1* крупные, раздвоенные на вершине, *f1* похожей формы, но более вытянутые. *Ais1* небольшие, округлой формы. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* развиты хорошо, треугольной формы, с вытянутым вверх узким отростком, *apl2-3* и *aem2-3* развиты довольно плохо. *F2* мощные, трапециевидные, с закругленной вершиной; *f3* заметно длиннее и тоньше, раздвоены на вершине; *ais2-3* идентичны таковым на на переднегруди; *sp2-3* небольшие.

**4.6. Neuroptera: Chrysopidae: *Chrysopa* sp.** (рис. 18Е) **Переднегрудь:** *aes1* и *aem1* развиты слабо, *apl1* очень крупные, широкие, трапециевидной формы; *f1* узкие и довольно длинные; *ais1* не развиты. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* очень хорошо выражены, треугольной формы, сильно сужающиеся к вершине; *apl2-3* практически незаметны; *aem2-3* не развиты. *F2* заметно крупнее *f3*, прямоугольной формы. *Sp2-3* небольшие, округлые.

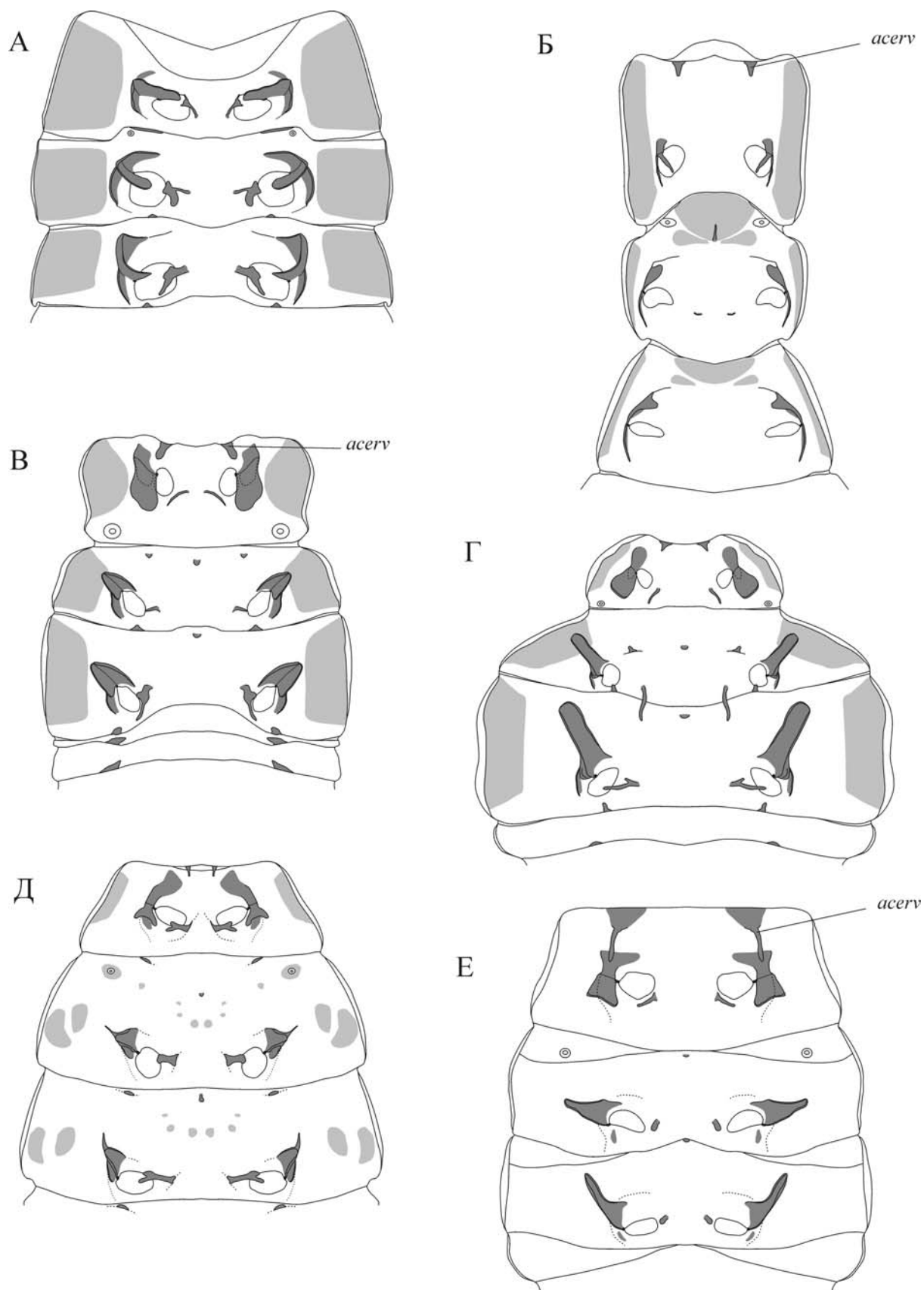


Рис. 18. Строение эндоскелета груди личинок: А - *Sialis* sp. (Megaloptera, Sialidae);  
 Б - *Inocellia* sp. (Raphidioptera, Inocelliidae); В - *Ascalaphus* sp. (Neuroptera, Ascalaphidae);  
 Г - *Myrmeleon* sp. (Neuroptera, Myrmeleontidae); Д - *Osmylus* sp. (Neuroptera, Osmylidae);  
 Е - *Chrysopa* sp. (Neuroptera, Chrysopidae).

Сравнение генерализованного плана строения эндоскелета личинок жесткокрылых и Neuropteroidea делает возможным установление гомологий среди практически всех его структур: плевральных и межсегментных аподем, фурок и спин. Особенно велико сходство с колеоптероидным планом строения эндоскелета личинок *Sialis* (Megaloptera), у которых хорошо развиты аподемы эпистерна и эпимера, плевральные аподемы, фурки сложной формы и межсегментные аподемы мезо- и метаторакса. У личинок двух других отрядов также выявлены гомологичные элементы эндоскелета, хотя и в меньшем количестве: *fl-3*, *sp2-3*, *ais2-3* у Neuroptera и *aes1-3*, *aem2-3*, *sp2* у Raphidioptera.

**4.7. Hymenoptera: Tenthrediniidae gen sp.** (рис. 19А). Эндоскелет практически полностью редуцирован, несмотря на относительно развитые конечности личинки.

**4.8. Mecoptera: Panorpidae: *Panorpa communis*.** (рис. 19Б). **Переднегрудь:** все плевральные аподемы полностью редуцированы, *fl* хорошо развиты, раздвоены на вершине и смещены к границе сегмента. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3*, *aem2-3*, *apl2-3* также отсутствуют. Развиты *f2-3*, расширенные на вершине; небольшие треугольные *ais2-3* и сильно удлинённые *sp2-3*. Кроме того, на границе фурко- и постстернита средне- и заднегрудь расположены непарные аподемы треугольной формы, среднегрудная - соединена с *sp3* посредством очень коротких мускулов.

**4.9. Trichoptera: Hydroptilidae: *Allotrichia* sp.** (рис. 19В). **Переднегрудь:** *apl1* длинные и узкие; *fl* короткие, треугольной формы, с широким основанием; *ais1* довольно крупные. Кроме того, развиты дополнительные аподемы, расположенные спереди от тазиковой впадины, трапециевидной формы. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* выражены хорошо, широкие и невысокие; *aem2-3* не развиты; *apl2-3* аналогичны таковым на переднегрудь. *F2-3* значительно крупнее, чем на протораксе, *f2* такой же формы, *f3* трапециевидные.

*Ais*2-3 также трапециевидные, значительно крупнее, чем на переднегруди. *Sp*2 небольшая, треугольная, *sp*3 отходит от межсегментной фрагмы, гораздо крупнее, трапециевидная.

**4.10. Lepidoptera: Pieriidae: *Pieris brassica*.** (рис. 19Г). Эндоскелет полностью редуцирован за исключением межсегментных фрагм.

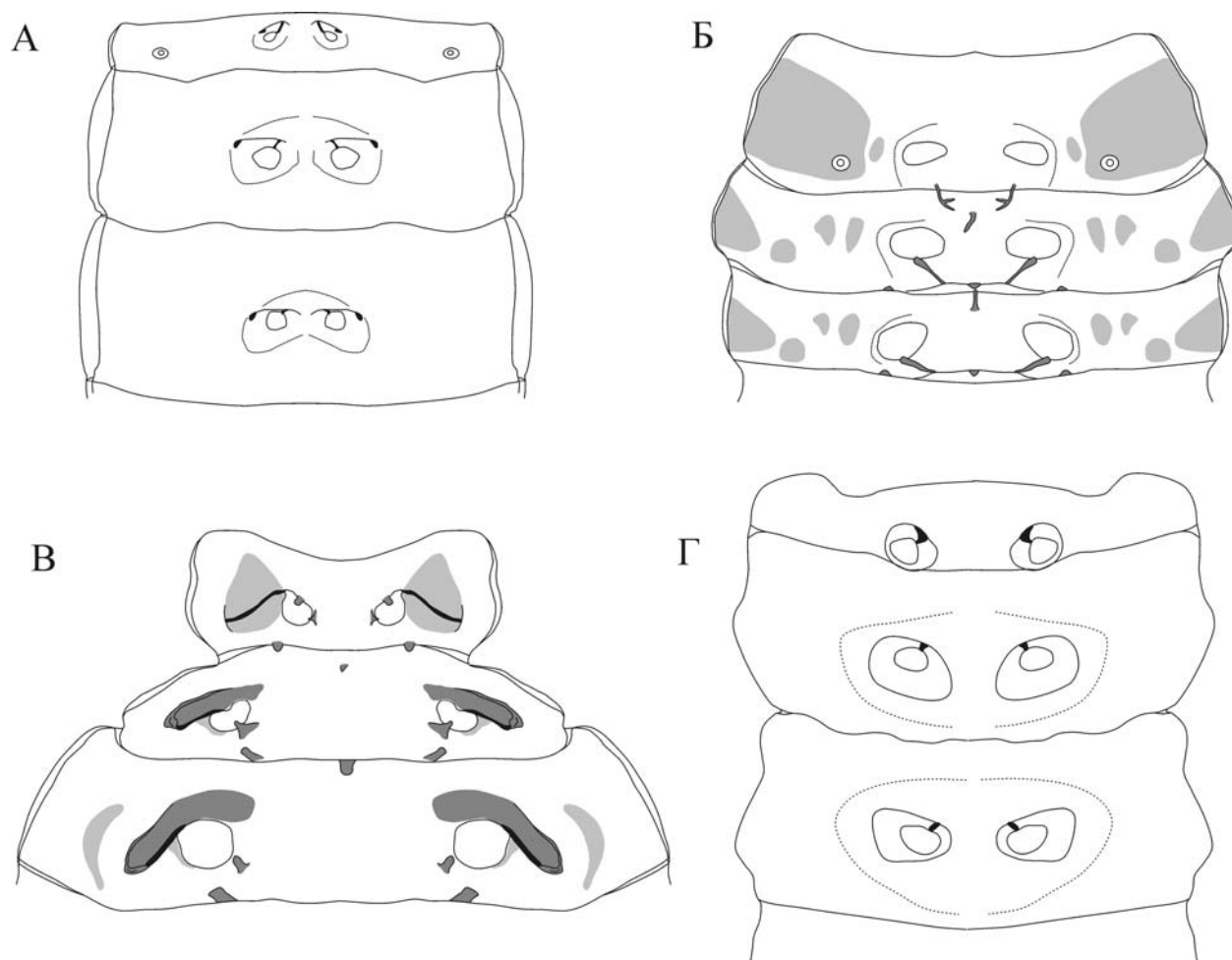


Рис. 19. Строение эндоскелета груди личинок: А - *Tenthredinidae* gen.sp. (Hymenoptera); Б - *Panorpa communis* (Mecoptera, Panorpidae); В - *Allotrichia* sp. (Trichoptera, Hydroptilidae); Г - *Pieris brassica* (Lepidoptera, Pieriidae).

Таким образом, наличие развитого и во многом сходного эндоскелета грудных сегментов личинок Coleoptera (на уровне генерализованного плана строения) и Neuropteroidea является дополнительным свидетельством высокой степени родства между этими таксонами. Необходимо отметить особенное сходство внутреннего скелета груди личинок

жуков и вислокрылок. Не исключено, что план строения эндоскелета *Sialis* во многом может соответствовать архетипичному состоянию для Coleoptera.

В то же время в структуре эндоскелета груди личинок трех рассмотренных отрядов невроптероидного комплекса имеется ряд отличий от таковой у Coleoptera. Во-первых, это специфическая форма большинства аподем; во-вторых, частое увеличение их размеров; в-третьих, появление уникальных элементов, например у Neuroptera. Кроме того, у личинок перечисленных выше отрядов (кроме Megaloptera) очень хорошо развиты цервикальные аподемы (*acerv*). Указанные особенности надежно отличают их эндоскелет от такового у жесткокрылых.

Степень выраженности внутреннего скелета груди личинок Mecopteroidea и Hymenoptera варьирует от практически полного его исчезновения у Hymenoptera и Lepidoptera до развития исключительно стеральной группы аподем у Mecoptera и, наконец, до наиболее полного плана строения у Trichoptera. Эндоскелет *Panorpa* и *Allotrichia* легко отличим от колеоптероидного типа: первый - отсутствием плевральных аподем при высокой степени развития стеральных элементов, второй – специфичной формой *aes2-3* и смещением *sp3* к межсегментной фрагме. В то же время, большая часть грудных аподем личинок Mecoptera и Trichoptera гомологична соответствующим у Neuropteroidea – это фурки, спины и межсегментные аподемы.

Таким образом, особенности строения эндоскелета груди личинок подтверждают филогенетическую близость Coleoptera с Neuropteroidea, особенно с Megaloptera, что было показано ранее в других исследованиях, в том числе анатомических (Crampton, 1914; Beutel, 2007).



## Глава 5. Особенности строения эндоскелета личинок жесткокрылых

### 5.1. Archostemata

**Cupedidae** (рис. 1; здесь и далее в этой главе даны ссылки на рисунки Приложения 1).

Эндоскелет груди личинки *Cupes concolor* развит слабо и состоит только из довольно крупных, сильно склеротизованных *sp2-3*.

### 5.2. Adepnaga

**5.2.1. Carabidae (кроме Cicindelini и Orthogonini)** (рис. 2-15). **Переднегрудь:** эндоскелет

представлен довольно слабо развитыми *aes1* и *aem1*; *apl1* развиты хорошо, их форма значительно варьирует у представителей разных триб, но всегда расширены в основании.

*F1* короче и уже, чем *f2-3* и соединены с *apl1*. *Ais1* треугольной или округлой формы, как правило меньше *ais2-3*.

**Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* хорошо развиты; *apl2-3* слабо выражены (кроме *Cychrus caraboides*). *F2-3* крупные, заметно расширяющиеся к вершине, соединены с *ais2-3*. *Sp2-3* небольшие, округлой или треугольной формы.

Эндоскелет изученных личинок Carabidae во многом сходен. В то же время, наблюдаются некоторые отличия на уровне триб, заключающиеся в изменении формы конкретной аподемы, чаще всего *apl1*. Так, у Logicerini плевральные аподемы проторакса с раздвоенной вершиной, у Pelophilini, Carabini и Cychrini они треугольные с массивным основанием. Platynini, Zabрини, Harpalini характеризуются широкими, плоскими, суживающимися к вершине *apl1*, и наконец, у Broscini они также широкие, но на вершине равномерно закруглены. Эндоскелет личинок Scaritini отличается от остальных Carabidae по форме *ais2*, которые достаточно широкие и слабо раздвоены на вершине.

Сильно специализированные личинки норников-засадников *Cicindelini* и *Orthogonini* (Шарова, 1983; Sharova, 2008) характеризуются значительными изменениями в форме и относительных размерах большинства аподем грудных сегментов.

**5.2.2. Carabidae: Cicindelini** (рис. 16-18). *Переднегрудь* прежде всего отличается сильно увеличенными, сложной формы *apl1*. *F1* расширяющиеся к вершине (*Cicindelini*), или же, наоборот сужающиеся (*Megacephalini*); *ais1* широкие. *Эндоскелет среднегрудь* с хорошо развитыми, удлинёнными *apl2*; *sp2* последовательно увеличивается в ряду *Cicindela-Lophyridia-Megacephala*. *F2* необычной формы для Carabidae, расширенные кпереди у *Cicindela* и *Lophyridia*, и закругленные у *Megacephala*. *Ais2* относительно небольшие и округлые у *Cicindela*, постепенно увеличивающиеся и с неровной вершиной у *Lophyridia* и *Megacephala*. Характерная особенность эндоскелета мезоторакса *Cicindelini* – наличие дополнительных парных аподем склерита, расположенного рядом с дыхальцем (*asp*), не встречающаяся у других личинок жесткокрылых, кроме Scarabaeidae и Lucanidae. *Эндоскелет заднегрудь* довольно сильно отличается от среднегрудного: *apl3* развиты хуже, *f3* с удлинённым отростком, *sp3* заметно увеличена.

**5.2.3. Carabidae: Orthogonini** (рис. 19). Эндоскелет груди личинки *Orthogonius* sp. также сильно отличается от типичного карабоидного плана строения. *Переднегрудь*: характерны очень широкие крупные, прямоугольной формы *apl1* и *ais1*; *f1* узкие и удлинённые. *Средне- и заднегрудь* с сильно удлинёнными *aes2-3*, *apl2-3* и *f2-3*. *Ais2-3* меньше, чем на протораксе, треугольной формы; *sp2-3* небольшие, немного вытянутые.

Таким образом, эндоскелет груди высокоспециализированных личинок *Cicindelini* и *Orthogonini* отличается от прочих Carabidae увеличением и изменением формы большинства аподем. Кроме того, личинки *Cicindelini* обладают уникальными для личинок журилиц элементами эндоскелета (*asp*).

**5.2.4. Trachypachidae** (рис. 20). **Переднегрудь:** *apl1* удлинённые, лишь немного расширенные в основании, с закруглённой вершиной, *aes1* и *aem1* развиты также как у Carabidae (кроме Cicindelini, Orthogonini). *F1* небольшие, ланцетовидные; *ais1* хорошо выражены, треугольной формы. **Средне- и заднегрудь:** *apl2-3* развиты хорошо, по своей форме сходны с *apl1*, но немного меньше. *Aes2-3* и *aem2-3* также сходны с типичным для Carabidae планом строения. *F2-3* значительно крупнее *f1*, затуплены на вершине; *ais2-3* аналогичны таковым на протораксе. *Sp2-3* развиты, округлой формы.

**5.2.5. Dytiscidae** (рис. 21). Личинки *Acilius sulcatus* и *Dytiscus marginalis* обладают идентичным эндоскелетом груди. **Переднегрудь:** хорошо развитые, относительно мощные *aes1*; *aem1* типичной формы для большинства Adepaga; очень крупные, широкие *apl1*, и удлинённые, расширяющиеся к вершине *f1*. *Ais1* не развиты. Также были обнаружены дополнительные парные плевральные аподемы, расположенные перед границей первого и второго грудных сегментов. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* хорошо выражены, *apl2-3* по форме схожи с таковыми на переднегрудь, но несколько меньше. *F2-3* удлинённые, с заостренной вершиной, *sp2-3* небольшие, округлые; *ais1-3* отсутствуют.

**5.2.6. Gyrinidae** (рис. 22). Эндоскелет груди личинок *Dineutus* sp. и *Gyrinus marinus* практически идентичен. **Переднегрудь:** *aes1* и *aem1* плохо выражены, *apl1* мощные, широкие, прямоугольной формы; *f1* относительно короткие и расположены в непосредственной близости от коксы; *ais1* отсутствуют. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem 2-3* хорошо развиты, мощные, направлены вверх, *apl2-3* удлинённые и широкие, доходят до середины тазиковой впадины. *F2-3* немного длиннее *f1* и имеют то же место прикрепления. *Sp2-3* крупные, удлинены; *ais2-3* отсутствуют. Кроме того, на всех грудных сегментах изученных личинок Gyrinidae отмечены парные аподемы, расположенные вблизи переднего края тазиковой впадины (*acx1-3*). У других представителей Adepaga эти структуры не обнаружены.

**5.2.7. Noteridae** (рис. 23). **Переднегрудь:** большинство элементов (*aem1*, *f1*, *ais1*) редуцированы, *aes1* развиты плохо. В то же время *apl1* выражены очень хорошо, довольно широкие, удлинённые и практически достигают границы про- и мезоторакса. **Средне- и заднегрудь:** эндоскелет также довольно беден: *f2-3*, *ais2-3*, *sp2-3* отсутствуют, *aes2-3* крупные широкие, *apl2-3* не развиты.

**5.2.8. Haliplidae.** Структура эндоскелета личинок *Haliphus* и *Peltodytes* значительно отличается друг от друга.

**5.2.8.1. Haliphus sp.** (рис. 24). **Переднегрудь:** *aes1* и *aem1* плохо выражены; *apl1* узкие, удлинённые. *f1* и *ais1* отсутствуют. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* небольшие, *apl2-3* хорошо развиты, треугольной формы; *f2-3*, *ais2-3* и *sp2-3* редуцированы.

**5.2.8.2.** Эндоскелет груди личинки *Peltodytes caesus* (рис. 25) имеет некоторое сходство с типичным карабонидным планом строения. **Переднегрудь:** характерной особенностью являются очень мощные и широкие *apl1*. *Aem1* развиты слабо, *f1* удлинённые, сильно сужены к вершине, *ais1* отсутствуют. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *apl2-3* идентичны *Haliphus*; *f2-3* заметно шире, чем на переднегрудь и примерно в два раза короче; *sp2-3* довольно хорошо развиты, округлой формы.

**5.2.9. Rhysodidae** (рис. 26). Эндоскелет личинки *Rhysodes* характеризуется высокой степенью редукции элементов. **Переднегрудь:** *apl1* наименьших среди изученных Adephaga относительных размеров, *aes1* небольшие, *aem1*, *f1* и *ais1* редуцированы. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* довольно хорошо выражены и по своей форме схожи с таковыми у большинства Carabidae. *Apl2-3* редуцированы, *f2-3*, *ais2-3* и *sp2-3* редуцированы.

### 5.3. Polyphaga

#### 5.3.1. Hydrophiloidea.

**5.3.1.1. Hydrophilidae** (рис. 27-30). Эндоскелет груди изученных личинок Hydrophilidae довольно разнообразен и может быть представлен как практически полным набором аподем (*Hydrochara caraboides*, *Berosus luridus*, отчасти *Enochrus melanocephalus*) так и сильно упрощенным (*Sphaeridium scarabaeoides*). **Переднегрудь:** эндоскелет изученных личинок Hydrophilidae, за исключением *Sphaeridium caraboides*, состоит из очень больших и широких *apl1* и слабо развитых *fl* различной формы (округлые у *Berosus*, удлиненные у остальных Hydrophilidae). **Средне- и заднегрудь** с хорошо выраженными *aes2-3* (очень сильно вытянуты у *Hydrochara*) и *aem2-3*, *f2-3* развиты лучше, чем на переднегрудь, удлинены. Степень развития *apl2-3*, *ais2-3* и *sp2-3* сильно варьирует на уровне отдельных родов: у личинок *Hydrochara* и *Berosus* они хорошо развиты, а у *Enochrus* не выражены.

Эндоскелет груди личинки *Sphaeridium* сильно упрощен (рис. 30): *apl1* выражены значительно хуже, узкие, треугольной формы, *aes1-3* и *aem1* развиты слабо. *Ais1* необычной для остальных изученных личинок формы, удлиненные. *Aem2-3* незаметны, *fl-3*, *ais2-3* и *sp2-3* отсутствуют.

**5.3.1.2. Helophoridae** (рис. 31). **Переднегрудь:** *apl1* хорошо выражены, трапециевидные, *fl* короткие и довольно узкие. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* развиты, сходны с таковыми у *Enochrus*, *apl2-3* небольшие, треугольные, *f2-3* значительно длиннее *fl*.

**5.3.1.3. Histeridae** (рис. 32, 33). Эндоскелет личинок *Niponius osoriiceps* и *Hololepta* sp. практически идентичен и развит плохо. Переднегрудь со слабо выраженными *aes1*, *aem1* и небольшими *apl1*; межсегментные аподемы и спины отсутствуют на всех грудных сегментах, *aes2-3* и особенно *aem2-3* развиты слабо, *apl2-3* редуцированы.

### 5.3.2. Staphyloidea.

**5.3.2.1. Leiodidae** (рис. 34, 35). *Переднегрудь*: *apl1* с раздвоенной вершиной, *f1* хорошо развиты, сильно сужающиеся к вершине, *ais1* отсутствуют. *Средне- и заднегрудь*: хорошо выражены *aes2-3* и *aem2-3*, *f2-3* немного шире и длиннее, чем *f1*. *Ais2-3*, *apl2-3* и *sp2-3* отсутствуют.

Эндоскелет личинок *Anisotoma* и *Catops* практически идентичен, за исключением несколько более длинных *f1* у последней.

**5.3.2.2. Scaphididae** (рис. 36). Эндоскелет личинки *Scaphidium quadrimaculatum* сходен с таковым у Leiodidae, за исключением хорошо развитых *ais1-3*.

**5.3.2.3. Staphylinidae** (рис. 37-39). *Переднегрудь*: *apl1* прямоугольные, с длинным вершинным отростком, довольно крупные и широкие; *f1* развиты, не раздвоены на вершине, *ais1* вытянуты. *Средне- и заднегрудь*: очень хорошо развитые, широкие *aes2-3*; *aem2-3* также хорошо выражены, *apl2-3* отсутствуют. *F2-3* раздвоенные, с длинной наружной ветвью, *ais2-3* сильно удлинены. *Sp2-3* отсутствуют. Эндоскелет груди личинки *Nodynus* заметно отличается от вышеупомянутого стафилинидного плана строения: *apl1* по форме сходны с Scaphidiidae, *ais1-3* укороченные, *f2-3* простого строения, не раздвоены.

**5.3.2.4. Silphidae** (рис. 40-42). *Переднегрудь*: *apl1* по форме сходны с Staphylinidae, но значительно меньше и уже; *f1* развиты, удлинённые, слабо раздвоены на вершине, *ais1* широкие. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* и *aem2-3* хорошо выражены, *apl2-3* небольшие, узкие. Фурки раздвоены сильнее чем на протораксе, *ais2-3* сходны с таковыми на переднегрудь, *sp2-3* отсутствуют. У изученных личинок Silphidae в ряду *Nicrophorus* – *Thanatophilus* – *Silpha* последовательно увеличивается размер боковой ветви фурок средне- и заднегрудь.

### 5.3.3. Scarabaeoidea.

Эндоскелет личинок *Scarabaeidae* и *Lucanidae* весьма своеобразен, и характеризуется наличием уникальных дополнительных аподем, не встречающихся у прочих Coleoptera (*ais\*1-3*).

**5.3.3.1. Scarabaeidae** (рис. 43). *Переднегрудь*: *ais1* очень хорошо выражены, *aem1* развиты хуже; *apl1* широкие, очень крупные, *f1* тонкие и длинные, смещены к межсегментной фразме и расположены рядом с мощными, треугольной формы *ais1*, из-за чего бывают плохо заметны. Также имеются дополнительные межсегментные аподемы (*ais\*1*), названные «кнопковидными» (Crome, 1957) и аподемы, расположенные рядом с дыхальцем (*asp*). *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* и *aem2-3* примерно одинакового размера, хорошо развиты, *apl2-3* очень большие, широкие. *F2-3* длиннее и шире *f1*, не смещены к межсегментной границе; *ais2-3* и *ais\*2-3* выражены, *sp2-3* отсутствуют.

**5.3.3.2. Lucanidae** (рис. 44). *Переднегрудь*: *apl1* очень хорошо развиты, широкие, *asp* расположены конутри от дыхалец. *F1* очень крупные, слабо раздвоенные на вершине; *ais1-3* отсутствуют, *ais\*1* как у *Scarabaeidae*. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* широкие, *aes3* соединены вершинами с *f2*; *apl2-3* мощные. *F2-3* смещены к границам сегментов, *f3* очень длинные и тонкие. *Ais\*2* меньше чем на переднегрудь, *ais\*3* заметно короче и шире. Также на всех грудных сегментах развиты дополнительные аподемы, расположенные на межсегментных фразмах, возможно, гомологичные *sp1-3*. У личинок этого семейства аподемы также развиты и на брюшных сегментах (рис)

**5.3.3.3. Passalidae** (рис. 45). *Переднегрудь*: *aes1* и *aem1* выражены слабее, чем у *Scarabaeidae*, *apl1* небольшие, в виде гребня; *f1*, *ais1* и дополнительные межсегментные аподемы отсутствуют. *Среднегрудь*: *aes2* и *aem2* развиты довольно слабо; *apl2* по форме сходны с *apl1*, но меньшего размера; *f2* хорошо развиты, смещены к межсегментной

фрагме; *ais2* и другие аподемы, характерные для Scarabaeidae, отсутствуют. **Эндоскелет заднегруди** в связи с редукцией конечностей и их трансформацией в стридуляционный орган заметно упрощен: различимы только *aes3* и *aem3*.

#### 5.3.4. Scirtoidea.

**5.3.4.1. Eucinetidae** (рис. 46). Эндоскелет личинки *Eucinetus* сильно редуцирован, относительно хорошо выражены лишь *aes1-3* и трапециевидные *apl1*.

**5.3.4.2. Scirtidae** (рис. 47-49). Эндоскелет изученных личинок Scirtidae в целом сходен, однако у представителей различных родов наблюдаются некоторые отличия. Общие черты сциртидного плана строения эндоскелета следующие. **Переднегрудь:** *apl1* трапециевидные с довольно сильно суженным основанием, значительно выступающие внутрь, *aem1* слабо выражены (кроме *Microcara*). *f1* хорошо развиты, удлинённые; остальные аподемы отсутствуют. **Средне- и заднегрудь:** *ais2-3* крупные, широкие, расположены кпереди от тазиковой впадины, *aem2-3* плохо заметны, *apl2-3* мощные, трапециевидной формы, *f2-3* могут раздваиваться на вершине. Основные различия эндоскелета личинок *Sacodes* и *Elodes* заключаются в форме *apl2-3*: у *Elodes* они более вытянуты и закруглены на вершине. Помимо этого у личинки *Sacodes* и мезо-, и метафурки с раздвоенной вершиной, а у *Elodes* – только метафурки. Эндоскелет *Microcara* отличается еще сильнее: *apl2* треугольной формы, *apl2-3* меньших размеров, *f2-3* не раздвоены на вершине.

#### 5.3.5. Dascilloidea.

**5.3.5.1. Dascillidae** (рис. 50). **Переднегрудь:** *apl1* небольшие, узкие, треугольной формы, *f1* хорошо развиты, удлинённые. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* развиты довольно слабо, *apl2-3* по форме сходны с *apl1*, но значительно меньше, особенно на заднегрудь; *f2-3* немного шире *f1*. Остальные аподемы не выражены.



### 5.3.6. Vuprestoidea.

**5.3.6.1. Buprestidae** (рис. 51). Эндоскелет личинок златок практически полностью редуцирован в связи с отсутствием конечностей.

### 5.3.7. Byrrhoidea.

**5.3.7.1. Byrrhidae** (рис. 52). *Переднегрудь*: *apl1* мощные, широкие, клювовидные; *fl* развиты хорошо, довольно узкие. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* и *aem2-3* хорошо выражены, *apl2-3* небольшие, округлые, *f2-3* немного шире *fl*.

**5.3.7.2. Psephenidae** (рис. 53). *Переднегрудь*: *aem1* не выражены, *apl1* удлинённые, их вершины загнуты внутрь к тазиковой впадине, *fl* довольно короткие, очень мощные, треугольной формы. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* сильно смещены от своего обычного положения и расположены кпереди от тазиковой впадины, как у Scirtidae, невысокие, но очень широкие; *apl2-3* специфической формы, удлинённые и расширенные на вершине. *Aem2-3* не выражены, *f2* сходны с *fl*; *f3* значительно тоньше, их вершины загнуты к границе сегмента.

**5.3.7.3. Elmidae** (рис. 54). *Переднегрудь*: *apl1* вытянутые, овальной формы, *aem1* развиты плохо, *fl* короткие и мощные, *ais1* очень широкие, невысокие. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* хорошо выражены, высокие, выступают над тазиковой впадиной, *aem2-3* развиты слабее, *apl2-3* не развиты. *F2-3* отсутствуют, *ais2-3* широкие, немного меньше, чем на переднегрудь.

**5.3.7.4. Heteroceridae** (рис. 55). *Переднегрудь*: *aes1* и *aem1* хорошо развиты, *apl1* мощные, треугольной формы, *ais1* небольшие, округлые. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* и *aem2-3* выражены, примерно одинаковой величины, *apl2-3* редуцированы. *Ais2-3* аналогичны *ais1*.

**5.3.7.5. Eulichadidae** (рис. 56). *Переднегрудь*: *aes1* и *aem1* выражены, *apl1* крупные,

прямоугольной формы. *F1* хорошо развиты, удлинённые; *ais1* треугольные. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* мощные, *apl2-3* выражены, удлинённые, ложковидной формы. *F2-3* рудиментарны, *ais2-3* очень крупные. Кроме того, развиты дополнительные небольшие аподемы, расположенные рядом с внутренним краем тазиковых впадин. Также имеются аподемы на брюшных сегментах, к которым прикрепляется мускулатура, приводящая в движение пучки дыхательных выростов.

**5.3.7.6. Callirhipidae** (рис. 57). **Переднегрудь:** *apl1* удлинённые, немного суженные в основании, с плавно закругленной вершиной, *aem1* не выражены. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* сильно выступающие вверх, с заостренной вершиной, *apl2-3* по своему строению напоминают таковые у Psephenidae, однако не расширены на вершине, направлены вверх и расположены почти параллельно *aes2-3*. *Aem2-3* по форме сходны с *aes2-3*, но заметно короче, также направлены вверх. От фрагм отходят широкие непарные межсегментные аподемы (*ais2-3*). Боковые края *ais3* загнуты вверх.

### 5.3.8. Elateroidea.

**5.3.8.1. Cerophytidae** (рис. 58). **Переднегрудь:** *apl1* очень большие, треугольной формы, достигают середины эпимера, *f1* смещены к границе сегмента, длинные, расширенные в основании. *Ais1* хорошо выражены, округлые. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* развиты довольно слабо, *apl2-3* редуцированы. *F2-3* расположены аналогично *f1*, немного короче и уже; *ais2-3* мощные, треугольной формы, наиболее крупные на заднегрудь. *Sp2-3* развиты чрезвычайно сильно, тоже треугольные; *sp2* примерно в 1,5 раза крупнее *sp3*.

**5.3.8.2. Throscidae** (рис. 59). Эндоскелет сильно редуцирован, *aes1-3* плохо выражены.

**5.3.8.3. Elateridae** (рис. 60, 61). **Переднегрудь:** *apl1* крупные, округлой формы, фурки и межсегментные аподемы отсутствуют. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* выражены хорошо, *apl2-3* небольшие, треугольной формы, *f2-3* и *ais2-3* не развиты.

Эндоскелет личинки *Drapetes biguttatus* (Lissominae) отличается от остальных изученных Elateridae только серповидной формой *apl1*.

**5.3.8.4. Eucnemidae** (рис. 62). Эндоскелет практически полностью редуцирован, за исключением непарных межсегментных аподем (*ais1-2*).

**5.3.8.5. Lycidae** (рис. 63-65). Эндоскелет изученных личинок Lycidae, за исключением *Duliticola* sp., идентичен друг другу и во многом сходен с таковым у Drilidae. Отличия заключаются в одинаково высокой степени развития *aes2-3* и *aem2-3* и несколько иной форме *apl2-3*. Эндоскелет личинки *Duliticola* sp. характеризуется рядом структурных изменений: принципиально иная форма и размер *apl2-3*, нечеткое разделение плейрита на эпистерн и эпимер, соответственно *aes1-3* и *aem1-3* выражены неявно.

**5.3.8.6. Lampyridae** (рис. 66, 67). В строении эндоскелета груди личинок *Lampyris noctiluca* и *Lamprohiza splendidula* наблюдается ряд отличий. Общие черты организации эндоскелета этих родов следующие.

**Переднегрудь:** *apl1* хорошо развиты, по форме сходны с Lycidae и Drilidae, *f1* укороченные, *ais1* отсутствуют. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* развиты хорошо, направлены вверх, *aem2-3* выражены хуже; *apl2-3* и *f2-3* развиты, различной формы. *Ais2-3* округлые на мезотораксе; на заднегрудь вытянуты и имеют треугольную форму.

*Lampyris noctiluca*. *F1* треугольной формы, *aes2-3* развиты значительно сильнее, чем у *Lamprohiza*; *apl2-3* слабо раздвоены на вершине; *f2* небольшие, округлые.

*Lamprohiza splendidula*. Отличия в структуре эндоскелета от *Lampyris noctiluca*: *f1* сильно суженные на вершине, *f2* намного крупнее, трапецевидные; *aes2-3* развиты хуже и значительно менее вытянуты, *apl2-3* не раздвоены на вершине.

**5.3.8.7. Drilidae** (рис. 68). **Переднегрудь:** *apl1* относительно небольшие, прямоугольной

формы, *aes1* и *aem1* развиты хорошо. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* выражены значительно лучше, чем *aem2-3*, направлены вверх; *apl2* довольно большие, треугольной формы, *apl3* значительно меньше.

**5.3.8.8. Cantharidae** (рис. 69). **Переднегрудь:** *apl1* широкие, прямоугольные, *fl* и *ais1* отсутствуют. **Средне- и заднегрудь:** *ais2-3* и *aem2-3* развиты довольно хорошо, *apl2-3* удлинённые, треугольной формы, закруглены на вершине, *ais2-3* небольшие.

### 5.3.9. Bostrichoidea.

**5.3.9.1. Nosodendridae** (рис. 70). **Переднегрудь:** *apl1* мощные, треугольной формы, с заостренной вершиной, *fl* хорошо развиты, *ais1* небольшие. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* развиты хорошо, *apl2-3* выражены, округлые на мезотораксе, и сложной формы на заднегрудь. *F2-3* немного длиннее и шире *fl*, *sp2-3* треугольной формы, *ais2-3* не развиты.

**5.3.9.2. Dermestidae** (рис. 71-74). По строению эндоскелета, изученных личинок Dermestidae можно разделить на две группы: *Dermestes* + *Megatoma*, и *Orphilus* + *Thylodrias*. Общими их признаками являются прямоугольные *apl1*, с вытянутым боковым отростком на вершине, и форма и размер *aes1-3* и *aem1-3*.

Для эндоскелета *Dermestes* и *Megatoma* характерны хорошо развитые удлинённые *fl-3*, *apl2-3* не выражены. У личинок *Orphilus* и *Thylodrias* *apl1* более широкие и короткие, *fl-3* редуцированы, *apl2-3* крупные, трапециевидной формы.

**5.3.9.3. Endecatomiidae** (рис. 75). **Переднегрудь:** *apl1* удлинённые, треугольной формы, *aem1* редуцированы, *ais1* относительно небольшие, округлые. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* развиты слабо, *apl2-3* выражены, треугольной формы. *F2-3* смещены к межсегментной фразме, удлинённые, *ais2-3* немного короче, чем *ais1*.

**5.3.9.4. Anobiidae** (рис. 76, 77). Эндоскелет личинок *Dorcatoma* sp. и *Priobium carpini*

сильно редуцирован и идентичен, из аподем присутствуют лишь слабо развитые *aes1-3* и *aem1-3*, и плохо выраженные узкие *apl1*.

**5.3.9.5. Ptinidae** (рис. 78). Эндоскелет личинки *Niptus hololeucus* также довольно простого строения. *Apl1* такие же небольшие как у Anobiidae, однако *aes1-3* и *aem1-3* развиты лучше, *apl2-3* выражены, на среднегрудь по форме сходны с *apl1*, на заднегрудь - треугольной формы.

### 5.3.10. Lymexyloidea.

**5.3.10.1. Lymexylidae** (рис. 79). **Переднегрудь:** *apl1* трапецевидные с закругленной вершиной. *F1* хорошо выражены, треугольной формы, сближены в основании. *Ais1* широкие и невысокие. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* развиты хорошо, *apl2-3* редуцированы; *f2-3* в основании более узкие, чем *f1*, к вершине заметно расширяются. *Ais2-3* заметно выше и уже, чем *ais1*, *sp2-3* округлые.

### 5.3.11. Cleroidea.

**5.3.11.1. Trogossitidae** (рис. 80, 81). **Переднегрудь:** *apl1* треугольной формы, удлинены, с заостренной вершиной, *aem1* выражены слабо, *f1* и *ais1* не развиты. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* развиты достаточно хорошо, *aem2-3* почти не выражены, *apl2-3* редуцированы. *Sp2-3* имеются, на мезотораксе имеют треугольную форму, а на метатораксе - округлую.

**5.3.11.2. Lophocateridae** (рис. 82). Эндоскелет личинки *Grynocharis oblonga* сходен с Trogossitidae, однако *aes2-3* более широкие, сильно вытянутые в средней части, а *sp2-3* значительно меньше.

**5.3.11.2. Peltidae** (рис. 83-85). **Переднегрудь:** *apl1* небольшие, треугольной (*Ostoma*, *Peltis*) или прямоугольной (*Thymalus*) формы, *aem1* практически не выражены. *F1* развиты очень слабо, округлой формы (отсутствуют у *Thymalus*). **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* слабо

выражены, *aem2-3* и *apl2-3* редуцированы; *sp2-3* небольшие, округлые (редуцированы у *Thymalus*).

**5.3.11.3. Cleridae** (рис. 86). **Переднегрудь:** *apl1* по форме сходны с Peltidae (*Ostoma* и *Peltis*), *aem1* развиты плохо. На границе сегмента имеется небольшая стерральная аподема (*ast*), не встречающаяся у других личинок Coleoptera. **Средне- и заднегрудь:** строение *aes2-3* и *aem2-3* идентично Peltidae и Trogossitidae, *sp2-3* выражены значительно слабее, чем у личинок последних.

**5.3.11.4. Melyridae** (рис. 87). **Переднегрудь:** *aes1* и *aem1* развиты хорошо, *apl1* прямоугольной формы, направлены вверх. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* выражены, широкие; *aem2-3* развиты хуже, чем на переднегрудь *apl2-3* и *sp2-3* отсутствуют.

### 5.3.12. Cucujoidea.

**5.3.12.1. Sphindidae** (рис. 88). **Переднегрудь:** *apl1* выражены хорошо, их внутренний край вытянут к тазиковой впадине, *ais1* и *aem1* развиты. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* одинаково хорошо развиты, *apl2-3* треугольной формы, загнуты вверх.

**5.3.12.2. Nitidulidae** (рис. 89). **Переднегрудь:** *apl1* небольшие, прямоугольной формы с закругленной вершиной, *aes1* и *aem1* развиты слабо; *f1* отсутствуют. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* выражены относительно хорошо, *aem2-3* аналогично переднегрудь; *apl2-3* редуцированы. Фурки развиты, *f2* немного короче и уже, чем *f3*.

**5.3.12.3. Monotomidae** (рис. 90). **Переднегрудь:** *apl1* небольшие, треугольные, *aes1* и *aem1* развиты хорошо, *f1* небольшие, короткие, с закругленной вершиной. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* хорошо выражены, *apl2-3* редуцированы, *f2* примерно в 1,5 раза короче, чем *f3*, *sp2-3* сужены.

**5.3.12.4. Silvanidae** (рис. 91). **Переднегрудь:** *apl1* довольно мощные, трапециевидные, *aes1* и

*aem1* развиты хорошо. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* очень большие, широкие, сверху прикрывают значительную часть тазиковой впадины, *aem2-3* также расширены, *apl2-3* не выражены. *Sp2-3* аналогичны *Monotomidae*.

**5.3.12.5. Laemophloeidae** (рис. 92). Эндоскелет груди во многом сходен с *Silvanidae*, однако *aes2-3* и *aem2-3* развиты хуже, а *sp2-3* отсутствуют.

**5.3.12.6. Cucujidae** (рис. 93, 94). Эндоскелет личинок *Cucujus haematodes* и *Pediacus fuscus* практически идентичен друг другу и сходен с *Silvanidae*; отличия заключаются в несколько иной форме *apl1* и отсутствии *sp2-3*. Однако у личинок тропического рода *Platysus* наблюдаются серьезные отличия от остальных изученных *Cucujidae* - развиты *sp2-3* и *f2-3*.

**5.3.12.7. Cryptophagidae** (рис. 95). **Переднегрудь:** *apl1* хорошо развиты, прямоугольной формы, немного сужающиеся к вершине, *f1* отсутствуют. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* развиты достаточно слабо, *apl2-3* не выражены. Фурки имеются, довольно длинные, смещены к границам соответствующих сегментов, *f2* немного короче *f3*.

**5.3.12.8. Byturidae** (рис. 96). **Переднегрудь:** *apl1* относительно небольшие, трапециевидные, *aem1* развиты плохо. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* слабо выражены, остальные аподемы отсутствуют.

**5.3.12.9. Cerylonidae** (рис. 97). Эндоскелет довольно сильно редуцирован, *aes1-3* и *aem1-3* развиты плохо. *Apl1* небольшие, прямоугольные, *apl2-3* сходной формы, немного крупнее.

**5.3.12.10. Coccinellidae** (рис. 98). **Переднегрудь:** *aes1* и особенно *aem1* хорошо развиты, *apl1* очень узкие, сильно вытянутые, их вершины заходят за середину тазиковой впадины. *F1* короткие и довольно мощные, *ais1* не выражены. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* хорошо развиты, их вершина заострена и сильно вытянута вверх, *apl2-3* редуцированы, *f2-3* длиннее *f1*, ланцетовидные. *Ais2-3* развиты, с закругленной вершиной.

**5.3.12.11. Corylophidae** (рис. 99). *Переднегрудь*: *apl1* небольшие, треугольной формы, немного загнуты вверх; *aem1* не развиты, *f1* отсутствуют. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* довольно слабо выражены, *aem2-3* практически не заметны, *apl2-3* не развиты. Фурки сужаются к вершине, *f2* примерно в 1,5 раза меньше *f3*.

**5.3.12.12. Latridiidae** (рис. 100). *Переднегрудь*: *apl1* по форме сходны с Corylophidae, но не загнуты вверх, *aem1* хорошо выражены. *F1* отсутствуют. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* и *aem2-3* развиты плохо, *apl2-3* небольшие, треугольной формы. *F2-3* редуцированы.

**5.3.12.13. Endomychidae** (рис. 101). *Переднегрудь*: *aem1* хорошо развиты, *apl1* мощные, с широким основанием и вершинным отростком, вытянутым к тазиковой впадине. *F1* небольшие, направлены вверх, *ais1* закругленные. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* и *aem2-3* хорошо выражены, *apl2-3* небольшие, треугольной формы. *F2-3* длиннее чем на переднегрудь, *ais2* немного больше *ais1*, а *ais3* значительно крупнее, с вытянутой вершиной.

**5.3.12.14. Erotylidae** (рис. 102-106). *Переднегрудь*: *apl1* хорошо выражены, треугольной формы, с широким основанием; *aes1* и *aem1* развиты. *F1* небольшие, вытянутые, как правило сближены своими основаниями; *ais1* имеются, треугольной формы. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* и *aem2-3* хорошо развиты, *apl2-3* сходны по форме с *apl1*, но значительно меньше. *F2-3* длиннее, чем *f1*; *ais2-3* могут быть крупнее *ais1* (*Gibbifer*, *Episcapha*, *Triplax*), довольно высокие (*Triplax*, *Aulacochilus*) или низкие, широкие (*Megalodacne*, *Gibbifer*, *Episcapha*). *Sp2-3* небольшие, округлой формы.



### 5.3.13. Tenebrionoidea.

**5.3.13.1. Mycetophagidae** (рис. 107). *Переднегрудь*: *aes1* и *aem1* развиты, *apl1* довольно крупные, трапециевидные, *fl* длинные и тонкие. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* и *aem2-3* развиты хорошо, *apl2-3* не выражены. *F2-3* и остальные аподемы отсутствуют.

**5.3.13.2. Archeocrypticidae** (рис. 108). Эндоскелет практически полностью идентичен *Mycetophagidae*, единственное более или менее существенное отличие – *fl* заметно короче.

**5.3.13.3. Ciidae** (рис. 109). Эндоскелет плохо развит: хорошо различимы лишь относительно крупные *apl1*, сужающиеся к вершине; *aes1-3* и *aem1-3* плохо выражены, остальные аподемы отсутствуют.

**5.3.13.4. Melandryidae** (рис. 110-112). Эндоскелет личинок этого семейства также сильно редуцирован: *aes1* и *aem1* развиты слабо, *apl1* треугольной формы. Остальные плевральные аподемы очень слабо выражены и едва различимы, из стернальных присутствуют лишь небольшие округлые *sp2-3*.

**5.3.13.5. Tetratomidae** (рис. 113). *Переднегрудь*: *aes1* довольно мощные, трапециевидные, *aem1* развиты очень слабо; *ais1* небольшие, округлой формы. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* и *aem2-3* выражены достаточно слабо, но лучше, чем у личинок *Melandryidae*. *Ais2-3* такой же формы, как на переднегрудь, но немного крупнее. *Sp2-3* развиты, треугольной формы.

**5.3.13.6. Mordellidae** (рис. 114, 115). Для личинок этого семейства характерна сильная редукция конечностей, и их эндоскелет практически не развит.

**5.3.13.7. Colydiidae** (рис. 116-120). *Переднегрудь*: *aes1* и *aem1* развиты хорошо, *apl1* треугольной формы, иногда со слабо закругленной вершиной (*Bitoma*). *F1* небольшие, треугольной или прямоугольной (*Aulonium*) формы, отсутствуют у личинок *Colobicus*. *Средне- и заднегрудь*: *aes2-3* и *aem2-3* выражены хорошо, *apl2-3* редуцированы, *f2-3*

длинные, довольно широкие, как правило суженные к вершине. *Sp2-3* небольшие, треугольные.

**5.3.13.8. Synchronidae** (рис. 121). Эндоскелет груди во многом сходен с *Colydiidae*, единственное отличие – отсутствие *sp2-3*.

**5.3.13.9. Monommatidae** (рис. 122, 123). Эндоскелет личинки *Monomma brunneum* и *Hyporhagus* sp. сходен с *Colydiidae*, однако *f1* отсутствуют, при этом *sp2-3* развиты гораздо лучше, треугольной формы, с более широким основанием.

**5.3.13.10. Zopheridae** (рис. 124). Структура эндоскелета личинки *Phellopsis amurensis* идентична *Colydiidae*, за исключением *apl1* и *f2-3*, которые имеют такую же форму, но более крупные.

**5.3.13.11. Ulodidae** (рис. 125). Структура эндоскелета во многом сходна с *Archeoscypticidae*, кроме формы *apl1*, которые идентичны *Zopheridae*.

**5.3.13.12. Tenebrionidae** (рис. 126-135). Эндоскелет личинок этого семейства довольно разнообразен, наиболее полно его элементы представлены у *Zophobas* sp., *Oodescelis* sp., и отчасти *Heterotarsus carinula*. Особенности их эндоскелета заключаются в следующем.

**Переднегрудь:** *apl1* очень хорошо развиты, мощные, прямоугольной формы (у личинок *Heterotarsus* *apl1* значительно более узкие, расширяющиеся к вершине). Характерно наличие уникальных парных аподем, расположенных непосредственно у внутреннего и заднего края тазиковой впадины (*acxi1* и *acxp1*), которые отсутствуют у *Heterotarsus*. *F1* удлиненные, направлены вниз к межсегментной фрагме (кроме *Heterotarsus*). **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* достаточно хорошо выражены, *apl2-3* не развиты, *acxi2-3* и *acxp2-3* имеются (у *Heterotarsus* только *acxp2-3*).

Эндоскелет личинки *Misolampidius tentyrioides* (рис. 135) отличается от вышеописанных

очень короткими *f1*, наличием только внутренних коксальных аподем на всех грудных сегментах и *aes2-3* с удлиненными вершинами.

Другая группа личинок (*Basanus tsushimensis kompancevi*, *Bolithophagus reticulatus*, *Byrsax kimurai*, *Corticeus* sp., *Lagria hirta*) характеризуется обедненным набором элементов эндоскелета. **Переднегрудь:** *apl1* меньшие по размеру, треугольной (*Corticeus*, *Lagria*), трапециевидной (*Bolithophagus*) или прямоугольной формы. *F1* небольшие, короткие (за исключением *Byrsax* и *Basanus*). **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* развиты средне (у *Basanus aes2-3* мощные, трапециевидные). Остальные аподемы, характерные для других изученных личинок Tenebrionidae, в том числе *acxi* и *acxp*, отсутствуют.

**5.3.13.13. Stenotrachelidae** (рис. 136, 137). **Переднегрудь:** *apl1* хорошо выражены, треугольной формы, *f1* мощные, более широкие у *Nematoplus*. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* развиты хорошо, *apl2-3* выражены, треугольной формы. В эндоскелете личинок *Nematoplus semenovi* и *Cephaloon* sp. сильно различна форма фурок: у *Cephaloon* они типичной для большинства личинок Coleoptera формы, немного уже и длиннее, чем *f1*. Однако у *Nematoplus f2-3* очень узкие, но сохраняют в тоже время значительную длину.

**5.3.13.14. Prostomidae** (рис. 138). **Переднегрудь:** *apl1* хорошо развиты, треугольной формы, с заостренной вершиной. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* очень широкие, трапециевидные, с тупой вершиной, *aem2-3* выражены хорошо, также расширены, *apl2-3* не развиты.

**5.3.13.15. Oedemeridae** (рис. 139-143). **Переднегрудь:** *apl1* развиты довольно слабо, треугольной формы с заостренной вершиной у *Calopus*, и с сильно закругленной у остальных личинок Oedemeridae. *F1* (отсутствуют у *Calopus*) мощные, треугольные или прямоугольные (*Dytilus*). **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* выражены хорошо, *apl2-3* редуцированы, *f2-3* длинные и довольно узкие. *Sp2-3* развиты, округлой формы.

**5.3.13.16. Mycteridae** (рис. 144, 145). **Переднегрудь:** *apl1* удлиненные, треугольной формы,

их вершина немного загнута вниз. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* очень хорошо развиты, широкие и высокие, прикрывают сверху значительную часть тазиковой впадины (*Mycterus*) или практически ее всю (*Phaeogala*); *aem2-3* развиты слабее, но также довольно широкие. Остальные аподемы не выражены.

**5.3.13.17. Boridae** (рис. 146). Эндоскелет личинки *Boros schneideri* практически идентичен *Mycteridae*, особенно *Phaeogala rufa*; единственное отличие – более тупая вершина *aes2-3*.

**5.3.13.18. Pythidae** (рис. 147, 148). **Переднегрудь:** *apl1* небольшие, прямоугольной формы, с немного скошенной вершиной (*Pytho*) или треугольные (*Priognathus*), *fl* довольно сложной формы у *Pytho* и треугольные у *Priognathus*. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* развиты хорошо, по форме схожи с *Mycteridae* и *Boridae*, однако значительно меньше (особенно у *Priognathus*), *apl2-3* не выражены. *F2-3* узкие, примерно в 2,5 раза длиннее *fl*, смещены к границам соответствующих сегментов. *Sp2-3* развиты, треугольной (*Pytho*) или округлой (*Priognathus*) формы.

**5.3.13.19. Anticidae** (рис. 149). Эндоскелет развит довольно слабо и представлен треугольными *apl1*, *aes2-3*, выступающими в срединной части, и хорошо выраженными *aem2-3*. Остальные аподемы не развиты.

**5.3.13.20. Pyrochroidae** (рис. 150-156). Эндоскелет большинства личинок *Pyrochroidae* практически идентичен, однако у представителей подсемейства *Pilipalpinae* проявляются специфические черты его строения.

Эндоскелет личинок *Pyrochroidae*. **Переднегрудь:** *apl1* довольно хорошо развиты, вытянутые, слабо сужающиеся к вершине, *fl* рудиментарны и представляют собой плохо выраженные гребни. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* развиты очень хорошо, аподемы эпистерна широкие, высокие и закруглены на вершине, прикрывают большую часть тазиковой впадины. *Aem2-3* также широкие, *apl2-3* не развиты. *F2-3* смещены к

межсегментной фрагме, небольшие и довольно узкие.

Эндоскелет личинок Pilipalpinae и Tydessinae отличается, в первую очередь, отсутствием фурок на всех грудных сегментах, *apl1* у большинства идентична Pyrochroinae, у *Tydessa lewisi* она гораздо шире, слабо сужающаяся к вершине. *Aes2-3* немного короче, чем у Pyrochroinae (у *Tydessa* заметно короче).

**5.3.13.21. Pedilidae** (рис. 157). Строение эндоскелета сходно с Pyrochroinae; отличия в основном несущественные – большая ширина *apl1* в основании, менее развитые *aes2-3*, полностью редуцированные *fl* (что также характерно для Pilipalpinae).

**5.3.13.22. Scruptiidae** (рис. 158). **Переднегрудь:** *apl1* относительно небольшие, треугольной формы; *fl* сильно укороченные. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* очень хорошо развиты, в передней части вытянутые, заметно сужающиеся к вершине. *Aem2-3* также выражены, довольно широкие. *F2-3* длиннее *fl*, в 2 и в 5 раз соответственно. *Ais1-3* и *sp2-3* не выражены.

**5.3.13.23. Salpingidae** (рис. 159-163). **Переднегрудь:** хорошо развитые *apl1*, сложной формы у *Istrisia rufobrunnea* и более короткие, треугольные у *Salpingus depressifrons* и *Aglenus* sp.; *fl* отсутствуют. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* сходны с таковыми у Pedilidae (*Istrisia*) или выражены слабее (*Salpingus*), *apl2-3* отсутствуют, фурки имеются на средне- и заднегрудь, примерно одинаковой длины у *Salpingus*, *f2* заметно короче *f3* у *Istrisia*. Эндоскелет личинок Inoperlinae отличается развитыми *fl*, форма *apl1* сходна с таковыми у *Istrisia*.

**5.3.13.24. Othniidae** (рис. 164). **Переднегрудь:** *apl1* удлинённые, довольно узкие, треугольной формы; *fl* небольшие, с закругленной вершиной. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* и *aem2-3* хорошо выражены, сходны по форме с Pythidae, *apl2-3* не развиты. *F2-3* удлинённые, смещены к границе соответствующих сегментов, довольно широкие; *sp2-3*

крупные, треугольной формы.

### 5.3.14. Chrysomeloidea

**5.3.14.1. Cerambycidae** (рис. 165, 166). Эндоскелет практически полностью редуцирован, за исключением межсегментных аподем. Это характерно и для личинок усачей с хорошо развитыми конечностями (*Acmaeops*).

**5.3.14.2. Chrysomelidae** (рис. 167-169). **Переднегрудь:** *apl1* очень длинные и узкие, их вершина почти достигает внутреннего края коксы, *aes1* и *aem1* развиты хорошо. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3* (направлены вверх) и *aem2-3* хорошо выражены, *apl2-3* небольшие, узкие. Остальные аподемы не развиты.

Эндоскелет специализированной личинки *Donacia* весьма своеобразен и практически не имеет общих черт с остальными Chrysomelidae (рис. 168). **Переднегрудь:** *apl1*, *aes1* и развиты очень слабо, *aem1* не видны; на внутреннем крае коксы развиты удлинённые парные аподемы (*acxi1*), напоминающие таковые у личинок Gyrididae. **Средне- и заднегрудь:** *aes2-3*, *aem2-3* и *apl2-3* практически не выражены. Коксальные аподемы значительно крупнее, чем на переднегрудь. *Sp2-3* довольно хорошо развиты, треугольные.

Сильно модифицирован эндоскелет и у обитающих в подстилке личинок *Clytra* (Cryptocerphalini), тело которых защищено чехликом (рис. 169). У них очень хорошо развиты широкие *apl1-3* и *sp2*.

**5.3.14.3. Bruchidae** (рис. 170). Эндоскелет редуцирован за исключением межсегментных аподем.

### 5.3.15. Curculionoidea

**5.3.15.1. Curculionidae** (рис. 171, 172). Эндоскелет также практически не развит, однако у

Curculioninae имеются хорошо выраженные *sp2-3*.

**5.3.15.2. Platypodidae** (рис. 173). Эндоскелет редуцирован, развита только *sp2*.

## Глава 6. Типы эндоскелета груди личинок Coleoptera

### 6.1. Разнообразие эндоскелета груди личинок Coleoptera.

Из предыдущего раздела следует, что наиболее полный набор аподем грудных сегментов свойственен активно передвигающимся личинкам с хорошо развитыми конечностями (Carabidae, Staphilinidae, Tenebrionidae и др.). Этот стандартный набор состоит из следующих хорошо развитых элементов: *aes1-3*, *apl1*, *aem2-3*, *fl-3*, *ais1-3* и часто *sp2-3*.

Лишь редко данный набор пополняют специфические аподемы, характерные, как правило, только для одного семейства или подсемейства. Таковыми, например, являются коксальные аподемы (некоторые Tenebrionidae, рис. 131-135 Приложения 1), дополнительные межсегментные аподемы (Scarabaeidae, рис. 43, 44) и расположенные рядом с дыхальцем аподемы Cicindelinae (рис. 16-18). Появление уникальных элементов эндоскелета, возможно, сопряжено со спецификой образа жизни – например, коксальные аподемы развиты у личинок чернотелок с гипертрофированными передними конечностями, живущих в относительно плотном субстрате (почве или толще древесины). К дополнительным межсегментным аподемам личинок Scarabaeidae прикрепляются мощные продольные (фрагмо-фрагмальные) и косые мышцы, обеспечивающие характерную С-образную форму тела при движении в субстрате.

Гораздо чаще имеет место редукция элементов эндоскелета. Так, у личинок многих семейств (Cucujidae, Heteroceridae, Elateridae, Lycidae и др.) при наличии хорошо развитых конечностей уже наблюдается исчезновение ряда аподем. Наиболее часто редукции подвергаются фурки, межсегментные аподемы и спины. На этом фоне ряд элементов эндоскелета груди (*aes1-3*, *aem1-3* и *apl1*) относительно консервативен и сохраняется у подавляющего большинства личинок жесткокрылых с развитыми конечностями.



Плевральные аподемы проторакса (*apl1*) развиты всегда (кроме форм с редуцированными конечностями) и обеспечивают прикрепление мускулатуры не только передней пары ног, но и головной капсулы, а также ряда других мышц. Благодаря этому, они являются, как правило, самым крупным элементом эндоскелета груди. К аподемам эпистерна прикрепляются мышцы, приводящие в движение тазик и вертлуг и обеспечивающие вместе с терго-коксальной и терго-трохантеральной мускулатурой основные движения конечностей. В ряде случаев, например у личинок Anobiidae, Melandryidae и др., аподемы эпистерна и эпимера развиты слабо или отсутствуют, что связано со слабой склеротизацией покровов и, в свою очередь, низкой степенью развития самих эпистерна и эпимера. У таких личинок значение конечностей для локомоции невелико, а передвижение осуществляется в основном за счет перистальтических сокращений сегментов тела.

Форма и относительные размеры большинства аподемов существенно варьируют (см. Главу 5). Наиболее изменчивы *apl1-3* и *fl-3*, в меньшей степени - *aes2-3*, *ais1-3* и *sp2-3*. *Aem1-3*, как правило, развиты довольно слабо и имеют сходную форму у большинства личинок Coleoptera.

Для аподных личинок семейств Curculionidae, Mordellidae, Cerambycidae, Eucnemidae и др., передвигающихся исключительно при помощи сокращения туловищных сегментов, обычна редукция большинства аподемов. Их эндоскелет представлен только достаточно хорошо развитыми межсегментными аподемами, являющимися местами прикрепления продольной и косо́й мускулатуры, которая и обеспечивает движение.

Таким образом, разнообразие структуры эндоскелета груди личинок Coleoptera определяется многообразием комбинаций, а также размерами и формой аподемов.

В то же время, личинки близких родов, обитающих в сходных условиях, очень часто обладают почти идентичным эндоскелетом груди. Например, личинки *Schizotus*, *Dendroides*, *Pyrochroa* и других родов Pyrochroidae, живущие в полостях под корой, практически неотличимы друг от друга по строению эндоскелета; то же самое характерно для личинок *Melandrya* и *Orchesia* (Melandryidae) и т.д.

Личинки разных семейств Coleoptera, живущие в условиях, жестко ограничивающих способы движения, обладают не только сходным габитусом, но и близким строением эндоскелета груди. Так, обитающие в узких полостях под корой личинки надсемейств Tenebrionoidea (Pythidae, Pyrochroidae, Pilipalpidae, Boridae) и Cucujoidea (Cucujidae, Silvanidae), характеризуются рядом сходных черт строения эндоскелета груди: хорошо развитые, широкие *aes2-3* и *aem2-3*, а *f2-3* (если развиты) смещены к границе сегмента (рис. 20). Более того, у личинок этих неродственных групп наблюдается сходное направление эволюции эндоскелетных структур груди. Так, в обоих случаях у примитивных представителей развиты *sp2-3* и *f2-3*, которые впоследствии исчезают у специализированных форм. В результате у личинок неродственных родов (например, *Cucujus* и *Boros*) развивается во многом сходная структура эндоскелета. Вместе с тем, при одинаковом наборе элементов, эти таксоны четко отличаются друг от друга по форме *apl1*, что демонстрирует возможности использования признаков эндоскелета груди в систематике.

Кроме того, редукция элементов эндоскелета, обычная для личинок жесткокрылых, сокращает число возможных комбинаций. В результате, разнообразие эндоскелета грудных сегментов сводится к определенному числу частных планов строения,

сохраняющих свое постоянство на уровне семейств (реже – подсемейств) и поддающихся типизации.

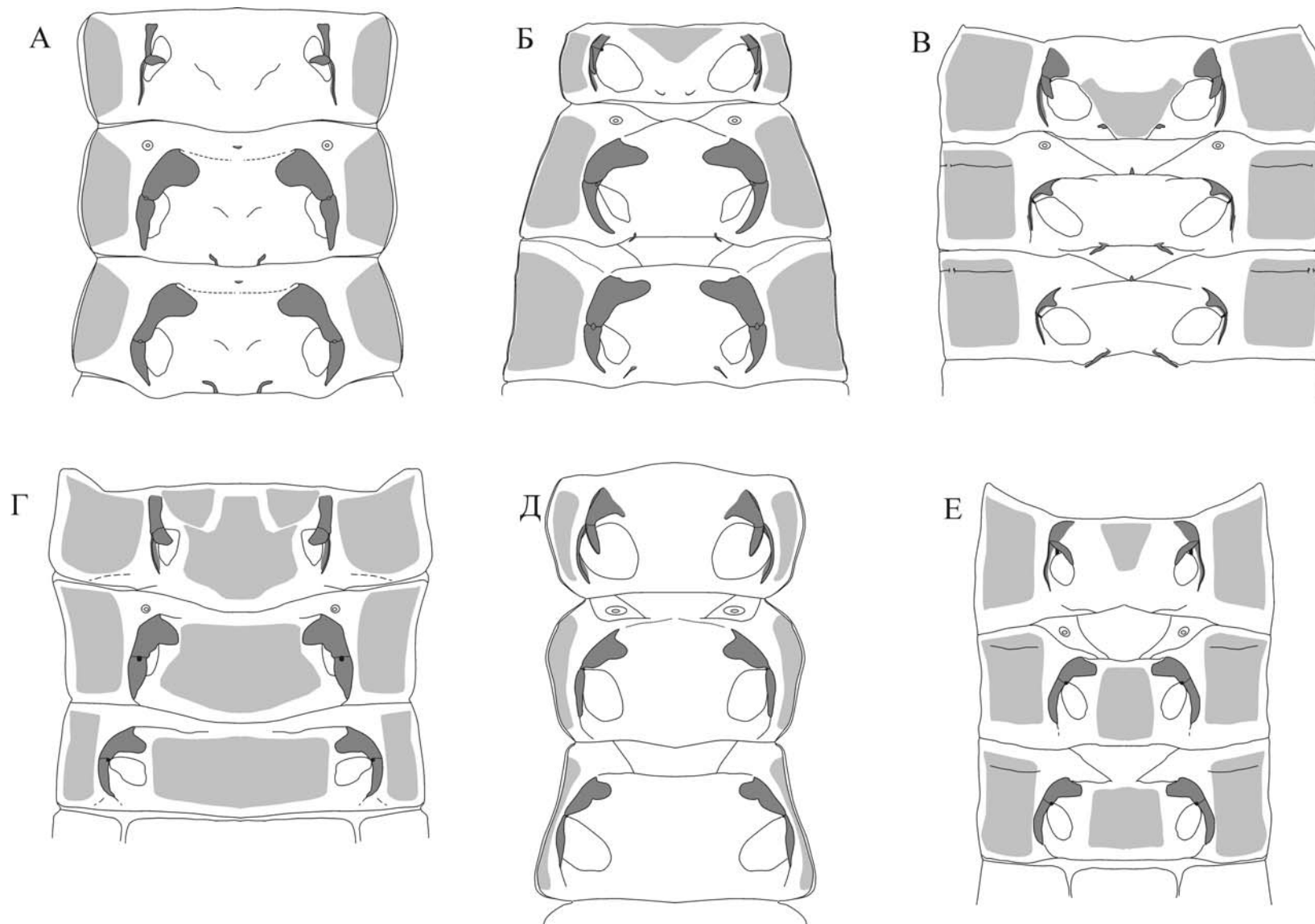


Рис. 20. Параллельное развитие сходного строения эндоскелета груди личинок Coleoptera, обитающих в полостях под корой.  
 А - *Platysus* sp. (Cucujidae); Б - *Pyrochroa coccinea* (Pyrochroidae); В - *Pytho depressus* (Pythidae); Г - *Cucujus haematodes* (Cucujidae);  
 Д - *Morpholycus costipennis* (Pilipalpidae); Е - *Boros schneideri* (Boridae).

## 6.2. Типология эндоскелета груди личинок Coleoptera.

При разработке типологии эндоскелета груди личинок Coleoptera нами учитывались только те аподемы, к которым прикрепляется мускулатура конечностей, то есть непосредственно отражающие характер локомоции. Следует отметить, что представления о связи аподем с мышечным аппаратом конечностей основаны только на изучении личинок *Calosoma* и, по существу, являются предварительными. Более того, при выделении типов эндоскелета не было возможности оценить функциональную нагрузку каждой отдельной аподемы. Для этого необходимо изучение мышц, прикрепляющихся к конкретной аподеме у личинок разных групп Coleoptera, что является дальнейшей задачей нашего исследования. Поэтому предлагаемую типологию эндоскелета груди личинок мы ограничили лишь выявлением идентичных комбинаций аподем. Всего выделено 8 типов строения эндоскелета груди у личинок с развитыми конечностями, каждый из которых, как правило, включает в себя несколько подтипов (таблица 4).

Типы установлены по топологическому принципу и расположены в порядке убывания структур эндоскелета. Название типу давали по семейству, обладающему наиболее полным набором аподем; если таких семейств было несколько – то по самому крупному. Подтипы, как правило, наименовали по самому крупному семейству. Из таблицы 4 видно, что наиболее часто редуцируются спины и межсегментные аподемы, а наиболее константными элементами эндоскелета являются плевральные аподемы проторакса, аподемы эпистерна и фурки.

Ниже приводится краткая характеристика выделенных типов и подтипов эндоскелета груди личинок Coleoptera.

**Карабонидный тип.** Характерен наиболее полный набор элементов эндоскелета: развиты все основные группы аподем.

**Сильфоидный тип.** Хорошо развита практически вся группа плевральных аподем, за исключением собственно плевральных аподем средне- и заднегруди у личинок *Coccinellidae*. Стернальные элементы эндоскелета представлены беднее: выражены фурки и межсегментные аподемы средне- и заднегруди.

**Подтипы.** *Сильфоидный* – помимо типовой комбинации аподем, указанной выше, характерно наличие плевральных аподем средне- и заднегруди и межсегментных аподем на протораксе. *Лампиридный* тип – отличается редукцией межсегментных аподем переднегруди, а *кокцинеллидный* – и плевральных аподем средне- и заднегруди.

**Нозодендроидный тип.** Для типа характерна следующая комбинация элементов эндоскелета: хорошо развиты все аподемы плевральной группы и фурки на всех грудных сегментах.

**Подтипы.** *Нозодендридный* – также хорошо выражены спины и межсегментные аподемы проторакса. *Дитискоидный* – *ais1* редуцируются. *Бирроидный* - *sp2-3* и *ais1* не развиты.

**Лимексилоидный тип.** Из плевральной группы не развиты плевральные аподемы средне- и заднегруди, стернальные элементы представлены хорошо выраженными межсегментными аподемами всех грудных сегментов.

**Подтипы.** *Лимексилоидный* – дополнительно развиты фурки и спины.

*Стафилиноидный* – развиты только *f2-3*; *sp2-3* не выражены. *Гетероцероидный* - *f2-3* и *sp2-3* редуцированы.

**Кантароидный тип.** Характерен обедненный набор элементов эндоскелета - в типовую комбинацию входят аподемы только плевральной группы: собственно плевральные, развитые на всех грудных сегментах, и аподемы эпистерна.

**Подтипы.** *Кантароидный* – развиты также межсегментные аподемы средне- и заднегруди. Для *элатероидного* подтипа, куда относится большая группа личинок – характерен базовый для типа набор аподем.

**Зофериоидный тип.** Характерное сочетание элементов: плевральные аподемы переднегруди, аподемы эпистерна и фурки средне- и заднегруди (у ряда представителей этого типа фурки переднегруди не развиты).

**Подтипы.** *Зофериоидный* – характерно наличие спин; у представителей *сальпингоидного* подтипа сохраняется типовая комбинация аподем.

**Клериоидный тип.** Отличается от зофериоидного отсутствием футок и развитием спин.

**Подтипы.** *Криптоцефалидный* – дополнительно развиты плевральные аподемы средне- и заднегруди; *клериоидный* – сохраняется только типовой набор элементов.

К **минимизированному** типу отнесены 19 семейств. Мускулатура конечностей прикреплена только к плевральным аподемам переднегруди и аподемам эпистерна. По-видимому, это – минимальный набор аподем, способный обеспечить полноценную локомоцию при помощи развитых конечностей. В связи с этим такой тип строения и получил свое название.

Надо отметить, что в пределах одного типа (а нередко и подтипа) сходная комбинация элементов эндоскелета может быть развита у личинок сильно различающихся образом жизни и способом локомоции. Например, в *сильфоидный* подтип попадают активно передвигающиеся некро-сапрофаги Silphidae, малоподвижные водные личинки Eulichadidae, мицетофаги Endomychidae и почвенные фито-сапрофаги Scarabaeoidea. Различия в образе жизни этих личинок столь велики, что позволяют исключить гипотезу формирования одинакового набора элементов эндоскелета под влиянием сходных условий

обитания. Можно предполагать, что выделенные нами типы строения эндоскелета груди отражают, скорее, общий уровень организации личинок, то есть степень эмбрионизации онтогенеза.



Тип	Подтип	Представители	Элементы эндоскелета						
			apl1	aes1-3	f2-3	apl2-3	sp2-3	ais2-3	ais1
<b>Карабоидный</b>		Trachypachydae, Carabidae, Hydrophilidae, Erotylidae	•	•	•	•	•	•	•
<b>Сильфоидный</b>	<i>сильфоидный</i>	Silphidae, Eulichadidae, Endomychidae, Scarabaeoidea, Endecatomidae	•	•	•	•		•	•
	<i>лампиридный</i>	Lampyridae	•	•	•	•		•	
	<i>кокцинеллидный</i>	Coccinellidae	•	•	•			•	
<b>Нозодендронидный</b>	<i>нозодендронидный</i>	Nosodendridae	•	•	•	•	•		•
	<i>дитискоидный</i>	Dytiscidae, Gyrinidae, Lucanidae	•	•	•	•	•		
	<i>бирроидный</i>	Byrrhidae, Dascillidae, Scirtidae, Psephenidae, Helophoridae, Passalidae, Stenotrachelidae	•	•	•	•			
<b>Лимексилоидный</b>	<i>лимексилоидный</i>	Lymexylonidae, Cerophytidae	•	•	•		•	•	•
	<i>стафилиноидный</i>	Staphylinidae, Scaphidiidae	•	•	•			•	•
	<i>гетероцеронидный</i>	Heteroceridae, Elmidae	•	•				•	•
<b>Кантаронидный</b>	<i>кантаронидный</i>	Cantharidae, Callirhipidae	•	•		•		•	

	<i>элатероидный</i>	Elateridae, Drilidae, Lycidae, Ptinidae, часть Dermestidae, Haliplidae, Latridiidae, Sphindidae, Cerylonidae	•	•		•			
<b>Зофериоидный</b>	<i>зофериоидный</i>	Zopheridae, Oedemeridae, Pythidae, Monotomidae, Monommatidae, Othnidae	•	•	•			•	
	<i>сальпингоидный</i>	Salpingidae, Synchronidae, Scaptiidae, Cryptophagidae, Pedilinae, Pyrochroinae, Nitidulidae, Leiodidae, Corylophidae, часть Dermestidae	•	•	•				
<b>Клериоидный</b>	<i>криптоцефалидный</i>	Cryptocephalinae	•	•		•	•		
	<i>клериоидный</i>	Cleridae, Peltidae, Trogossitidae, Silvanidae, Lophocateridae	•	•			•		
<b>Минимизированный</b>		Noteridae, Rhysodidae, Histeridae, Eucinetidae, Anobiidae, Malachidae, Cucujidae, Laemophloeidae, Mycetophagidae, Archeocrypticidae, Ulodidae, Prostomidae, часть Pyrochroidae, Mycteridae, Boridae, Anthicidae, Byturidae, Ciidae.	•	•					

Таблица 4. Типология эндоскелета грудных сегментов личинок Coleoptera.

• – аподема развита; окрашенные ячейки показывают характерную для каждого типа комбинацию аподем. Неокрашенные ячейки с • в пределах каждого типа показывают возможные модификации, характерные для подтипов.

### 6.3. Использование признаков эндоскелета груди личинок в систематике Coleoptera

В большинстве случаев на уровне таксонов ниже подсемейства наблюдается консерватизм эндоскелета грудных сегментов личинок. Это позволяет сформулировать диагнозы высших таксонов по признакам эндоскелета и обсудить их родственные связи. Однако анализ разнообразия и типологии этих структур свидетельствует о наличии ряда ограничений. Во-первых, наблюдается определенная вариативность как в наборе элементов, так и в строении отдельных частей, а в отдельных родах эндоскелет груди может и отличаться от типичного для семейства плана строения. Эти различия могут быть связаны как с появлением качественно новых аподем эндоскелета, так и с редукцией отдельных его элементов. Такие изменения обычно сопряжены с переходом личиночной стадии к обитанию в нехарактерной (для данной группы) среде и, соответственно, к смене способа локомоции. Редукция большинства аподем наблюдается, например, у личинок *Sphaeridium* (Hydrophilidae), перешедших от типичного для Hydrophilidae водного образа жизни к обитанию в навозе. Их конечности плохо развиты, а из элементов эндоскелета сохраняются только слабо выраженные *aes1-3*, *aem1-3* и *apl1*. Типичные личинки Hydrophilidae, обитающие в характерных для семейства условиях, обладают полным набором аподем. Примером усложнения структуры эндоскелета являются личинки Cicindelini, специализированные к нетипичному для Carabidae образу жизни. Помимо разрастания и значительного изменения формы большинства аподем, появляются дополнительные структуры (*asp*). Увеличение размеров элементов эндоскелета может быть объяснено тем, что переднеспинка образует единый функциональный блок с головной капсулой и практически не принимает участия в движении тела, тогда как локомоцию личинки обеспечивают только второй и третий сегменты груди. Разрастание же аподем и обеспечивает необходимую дополнительную площадь для прикрепления мышц.

Таким образом, изменения структуры эндоскелета в частных случаях могут отражать адаптивные особенности личинок, что ограничивает применение признаков эндоскелета в систематике. Как правило, в таких случаях помимо эндоскелета резко изменяется и габитус личинки (те же Cicindelini или *Sphaeridium*), поэтому для уточнения систематического положения подобных таксонов следует использовать иные признаки, включая хетотаксию.

Во-вторых, преобладающая общая тенденция к редукции элементов эндоскелета приводит к выработке минимизированного набора, сходство в котором может не отражать филогенетического родства.

Гораздо больший таксономический вес может нести структура эндоскелета личинок, относящихся к близким семействам или подсемействам и обитающих в сходных условиях (при едином типе локомоции). Различия, фиксируемые в этом случае, вероятно, инадаптивны и могут отражать родственные связи таксонов. Как правило, они не столь масштабны, как рассмотренные выше, и обычно сводятся к редукции или появлению какого-либо одного типа аподем. В результате, становится возможным уточнение систематического положения некоторых таксонов. В качестве примеров рассмотрим несколько случаев.

**Geadephaga.** Для Carabidae нами установлено, что едва ли не единственным отличием на уровне триб (за исключением сверхспециализированных Cicindelini и Orthogonini) является форма *apll*. Более того, зачастую этот признак постоянен в пределах групп триб. Уникальная модификация *apll* (раздвоенность на вершине) была обнаружена у личинок Logicerini; подобная форма не встречается у других исследованных Carabidae. В то же время, другие структуры эндоскелета *Loricera* типично карабидного плана строения. Поскольку такого состояния *apll* у других изученных Carabidae обнаружено не было,

сложно установить родственные связи Logicerini, руководствуясь признаками только эндоскелета. Однако очевидно, что версия о близком родстве этой трибы и Cicindelini (Arndt, 1993) не подтверждается полученными данными. Эндоскелет личинок Scaritini и Broscini, активно передвигающихся в почве, довольно сильно различается по форме *apl1* и *ais2-3*, но сходен в строении *aes1-3*, *aem1-3* и *fl-3*. По-видимому, это сходство указывает не на близкое родство Scaritini и Broscini, а представляет собой результат параллельного развития в сходных условиях обитания.

Личинки остальных изученных триб Carabidae по строению *apl1* могут быть разделены на 2 группы. К первой относятся Pelophilini и Carabini – *apl1* довольно мощные, треугольной формы с заостренной вершиной. В эту же группу попадают Cychrini, однако для них характерна довольно высокая степень развития *apl2-3* – признак, не характерный для других Carabidae (кроме Cicindelini и Orthogonini).

Вторую группу составляют Platynini, Zabrinini и Harpalini, имеющие широкие и уплощенные *apl1*. В ряду от Platynini к Harpalini наблюдается тенденция к расширению этих аподем, однако мы не считаем это достаточным основанием для выделения разных типов эндоскелета, поскольку остальные его элементы почти идентичны. Таким образом, можно ожидать относительно высокую степень родства триб Pelophilini и Carabini, а также Platynini, Zabrinini и Harpalini, что согласуется с результатами предыдущих исследований личинок (Arndt, 1993, 1998).

Как было отмечено выше, структура эндоскелета груди личинок Cicindelini и Orthogonini претерпевает значительные изменения в результате сверхспециализированного образа жизни, и таким образом, не может быть использована для уточнения систематического положения этих таксонов. Однако форма и относительный размер *apl1* личинки *Orthogonius* очень сходны с таковыми у *Harpalus*, что может свидетельствовать о систематической близости Orthogonini и Harpalini.

Эндоскелет личинки *Trachypachus holmbergi* (Trachypachidae) во многом сходен с типичным карабидным планом строения, за исключением, одного (по-видимому, плезиоморфного) признака - одинаково хорошо развитых плевральных аподем на всех грудных сегментах. Из этого следует, что Trachypachidae очень близки к Carabidae, причем план строения эндоскелета их груди может быть принят за исходный для жуужелиц.

Большой интерес представляет систематическое положение Rhysodidae, которых разные авторы либо включали в состав Carabidae (Erwin, 1985; Bell, 1998), либо считали сестринской группой жуужелиц (Beutel, 1990, 1992a), либо независимым и примитивным семейством в пределах Adephaga (Crowson, 1955; Ponomarenko, 1995) или промежуточной группой, имеющей ряд признаков, общих с Archostemata (Makarov, 2008). Довольно сильная редукция эндоскелета груди, наблюдаемая у *Rhysodes* не характерна для личинок Carabidae, даже с ограниченной локомоцией (например, у личинки *Paussus* развиты мощные *apll*). Это позволяет считать, что Rhysodidae не только не входят в состав, но, по-видимому, не являются сестринской группой Carabidae.

**Staphylinoidea.** Сложная система надсемейства Staphylinoidea неоднократно подвергалась дискуссии. В частности, в последнее время отчетливо выражена тенденция к укрупнению центрального семейства с включением в него Pselaphidae, Scydmaenidae, Scaphidiidae и других групп (Kasule, 1966; Leschen, 1993; Newton, Thayer, 1995; Newton, Grebennikov, 2009). Уникальная форма мезо- и метафурок подтверждает близкое родство Staphylininae (Staphylinidae) и Silphidae. Не раздвоенные на вершине *f2-3* указывают на обособленность *Nodynus* в составе Staphilinidae, что оправдывает отнесение этого рода к отдельному подсемейству Apateticinae. Точка зрения о принадлежности *Nodynus* к Silphidae (Madge, 1980a) не подтверждена. В то же время, гипотеза о близком родстве Apateticinae и Scaphidiinae (Lawrence, Newton, 1995) подтверждается высокой степенью сходства

эндоскелета груди их личинок. Однако данные по внешней морфологии этих личинок противоречат указанной выше точке зрения, поэтому необходимо дополнительное изучение личинок других триб Staphylinidae.

Идентичная структура эндоскелета у *Anisotoma* и *Catops* оправдывает включение Catopidae в состав Leiodidae в качестве подсемейства (Crowson, 1981; Lawrence, Newton, 1982; Peck, 1990).

**Elateroidea.** Положение Cerophytidae в системе Elateriformia до настоящего времени окончательно не определено. Главак (Hlavac, 1975) сближал это семейство с Artematopodidae и Brachypsectridae, ряд авторов (Lawrence 1988, 1995; Calder et al., 1993; Beutel, 1995) – с Throscidae и Eucnemidae, а Мюона (Muona, 1993) считал церофитид базальной группой Elateroidea. По данным морфологии заднего крыла (Федоренко, 2006), Cerophytidae демонстрируют состояние, близкое к прототипическому для Elateroidea, и наиболее близки к Throscidae. Эндоскелет груди личинки *Cerophytum* хорошо развит (присутствует полный набор аподем), что, скорее всего, согласуется с точкой зрения Мюоны о базальном положении Cerophytidae (возможно, вместе с неизученными нами Artematopodidae) в Elateroidea. Близость Cerophytidae к Throscidae и Eucnemidae сомнительна. Личинки Eucnemidae принципиально иного габитуса, аподные и характеризуются редуцированным эндоскелетом. Личинки Throscidae внешне сходны с Cerophytidae, однако их конечности развиты значительно хуже и эндоскелет редуцирован, как и у Eucnemidae. Эндоскелет изученных личинок Elateridae развит значительно слабее, чем у Cerophytidae. Это позволяет предположить, что Cerophytidae – примитивные элатероиды, возможно, наиболее близкие к Artematopodidae. Однако необходимо дальнейшее изучение материала, в частности эндоскелета личинок последнего семейства.

Включение Lissomidae на правах подсемейства в Elateridae (Calder et al, 1993; Lawrence, Newton, 1995) подтверждается сравнительными данными по эндоскелету груди личинок *Drapetes* и других Elateridae.

**Dermestoidea.** Род *Orphilus* к настоящему времени не имеет общепринятого статуса в системе Dermestidae (McHugh, Kiselyova, 2006). Более того, существует мнение о его принадлежности к Nosodendridae (Ivie, 1985; 2002). По нашим данным, личинки *Orphilus* и *Thylodrias* обладают практически идентичной структурой эндоскелета, сильно отличающейся от остальных изученных Dermestidae (развитые *apl2-3*, отсутствие *fl-3*). Точка зрения Ивэ не находит прямого подтверждения: несмотря на то, что в эндоскелете Nosodendridae *apl2-3* тоже хорошо развиты, *Orphilus* и *Thylodrias* отличаются отсутствием *fl-3*, *ais1* и *sp2-3*. Таким образом, полученные данные могут свидетельствовать о близком родстве Orphilinae и Thylodriinae и их обособленности от остальных дерместид.

**Tenebrionoidea.** В подавляющем большинстве систем отряда Lagriidae считались самостоятельным семейством (Lameree, 1900; Kolbe, 1901; Ganglebauer, 1903; Boving, 1931; Peyerimhoff, 1933; Crowson, 1981). Однако Лоуренс и Ньютон (Lawrence, Newton, 1995), основываясь на работах Доэна (Doyen, 1972, 1979; Doyen et al, 1990), включили Lagriidae в качестве подсемейства Lagriinae в Tenebrionidae. По нашим данным это перемещение оправдано: эндоскелет личинки *Lagria* практически идентичен таковому у ряда Tenebrionidae (*Corticeus* и *Bolithophagus*).

Род *Elacatis* ранее относился к монотипическому семейству Othniidae (Kolbe, 1901; Ganglebauer, 1903; Boving, 1931), или Elacatidae (Crowson, 1955, 1981), ныне в ранге подсемейства Othniinae включается в состав Salpingidae (Lawrence, Newton, 1995). Исследование структуры эндоскелета груди личинок обнаружило её идентичность Pythidae. От Salpingidae (Agleninae и Salpinginae) *Elacatis* отличают наличие *fl* и *sp2-3*. Более того, сходство с Pythidae подтверждается и особенностями внешней морфологии



личинок *Pytho* и *Elacatis*. Таким образом, по нашим данным, Othninae следует включить в Pythidae (s.lato), а не в Salpingidae.

Inoreplinae долгое время считалось самостоятельным семейством (Hayashi, 1969; Sato, Hatta, 1988), однако относительно недавно оно было включено в состав Salpingidae (Lawrence, Newton, 1995). По нашим данным Inoreplidae отличаются и от Salpinginae и Agleninae наличием *fl* и формой *apll*, что позволяет рассматривать их в качестве отдельного семейства.

Pedilidae относились либо к Anthicidae (Crowson, 1955; Abdullah, 1964, 1969), либо к Pygochroidae (Blair, 1920; Young, 1984), либо трактовались как самостоятельное семейство (Lacordaire, 1859). По строению эндоскелета личинки *Pedilus* наиболее близки к Pygochroidae и имеют мало общего с Anthicidae. Включение Pedilidae в состав Pygochroidae подтверждается и другими современными специалистами (Young & Pollock, 1991).

Спорным остается статус родов *Tydessa*, *Morpholycus*, *Temnopalpus* и др., относимых или к отдельному семейству Pilipalpidae (Никитский, 1986б), или к подсемействам Pilipalpinae и Tydessinae в составе Pygochroidae (Pollock, 1994). Несмотря на почти идентичный образ жизни и большое сходство в габитусе, эндоскелет личинок этих родов отличается от такового прочих представителей Pygochroidae отсутствием фурок на всех грудных сегментах, что подтверждает статус самостоятельного семейства Pilipalpidae.

Большой интерес представляет систематическое положение семейств (Colydiidae, Monommatidae и собственно Zopheridae), в настоящее время включенных в состав Zopheridae (Lawrence, Ślipinski, 1997). Изучение эндоскелета груди личинок Colydiidae и Zopheridae показало практически полную идентичность его структуры, что свидетельствует о высокой степени родства этих таксонов и их возможной принадлежности к одному семейству. В то же время, включение в состав Zopheridae представителей Monommatidae по нашим данным не оправдано: эндоскелет личинок

*Monomma* и *Hyporhagus* отличается от такового у большинства остальных Zopheridae отсутствием профурок и формой спин. У личинки *Colobicus* (Synchitini) *f1* также отсутствуют, однако форма и размеры *sp2-3* свидетельствуют о необходимости исключения мономматид из состава Zopheridae.

Ulodidae, изначально рассматривавшиеся в качестве трибы Zopheridae (Doyen, Lawrence, 1979), были выделены Лоуренсом (Lawrence, 1994) в отдельное семейство. Эндоскелет личинок *Meryx* отличается от Zopheridae отсутствием *f2-3* и *sp2-3*. Таким образом, выделение улодид в самостоятельное семейство подтверждено результатами настоящего исследования. Более того, вышеуказанные особенности эндоскелета груди сближают Ulodidae с Archeosyrpticidae и Mусetophagidae.

Род *Aglenus* включался большинством авторов в состав Colydiidae (Hetschko, 1930; Dajoz, 1977). Однако относительно недавно (Lawrence, 1980) он был отнесен к подсемейству Agleninae в составе Salpingidae. По строению эндоскелет груди личинки *Aglenus* практически идентичен *Salpingus* и четко отличается от Colydiidae отсутствием *sp2-3* и *f1*, что указывает на правомерность включения *Aglenus* в Salpingidae.

Приведенные примеры показывают, что данные о строении эндоскелета груди личинок жесткокрылых в ряде случаев противоречат традиционным трактовкам, но совпадают с последними изменениями в системе отряда. Вероятно, признаки эндоскелета личинок могут быть использованы и для ее дальнейшего уточнения, но с рядом следующих ограничений. Во-первых, высокое подобие эндоскелета близких видов и родов делают невозможным использование его признаков в систематике таксонов рангом ниже трибы. Во-вторых, значительные различия структуры эндоскелета в пределах отдельного семейства не всегда свидетельствуют о гетерогенности группы – необходимо учитывать возможность адаптивных изменений, обусловленных сменой среды обитания и/или

способа локомоции личиночной стадии. В-третьих, область эффективного применения ограничена набором семейств с хорошо развитым эндоскелетом, поскольку редуционные процессы приводят к формированию сходных минимизированных вариантов эндоскелета у заведомо неродственных групп.

С учетом этих ограничений, выявленная консервативность частных планов строения эндоскелета делает возможным использование этого признака в систематике таксонов ранга семейства/подсемейства и уточнения положения спорных групп жесткокрылых в системе отряда.

Безусловно, при решении соответствующих задач систематики, необходимо оперировать как можно большим числом морфологических и анатомических признаков имаго и личинок. Тем не менее, учитывая явно недостаточную изученность личиночных стадий Coleoptera, данные по строению эндоскелета грудных сегментов могут оказаться ценным материалом для подобных исследований.

## Глава 7. Эволюция эндоскелета груди личинок Coleoptera

Представление о начальных этапах эволюции эндоскелета личинок Coleoptera во многом зависит от точки зрения на происхождение этой стадии. Основываясь на гипотезе происхождения личинок голометабола как пролонгированных начальных стадий морфогенеза (см. раздел 3.3.2.), становится возможным соотнести пути эволюции эндоскелета их груди с процессами эмбрионизации и дезэмбрионизации развития.

Различия в строении личинок жуков разных групп в значительной мере обусловлены изменением уровня их дифференцировки при выходе из яйца (Тихомирова, 1974, 1976). Подобное изменение достигается смещением в филогенезе момента вылупления на более ранние (дезэмбрионизация) или поздние (эмбрионизация) стадии морфогенеза. С позиции этой теории развитие «предельных» вариантов структуры эндоскелета объясняется достаточно логично. Так, наиболее полная структура эндоскелета, характерная для хищных личинок Adephaga, Staphylinoidea и Hydrophylloidea, реализуется в связи с выходом из яйца сильно дифференцированных личинок, уже способных к активному поиску добычи. В связи с большим разнообразием движений, осуществляемых как конечностями, так и при помощи сегментов тела, развивается мускулатура, а вместе с ней и структуры эндоскелета. Противоположный процесс – значительная или полная редукция элементов эндоскелета – связан с дезэмбрионизацией развития и выходом просто организованных личинок. Это характерно, в первую очередь, для ксило- и фитофагов Buprestidae, Cerambycidae, Curculionidae, которые обитают в защищенных условиях с легко доступными пищевыми ресурсами. Их конечности, как правило, значительно или полностью редуцированы, а эндоскелет груди не выражен.

У большинства жесткокрылых вылупление личинки происходит на промежуточных стадиях дифференцировки, с различной степенью упрощения или усложнения

организации, что приводит к большому разнообразию реализуемых морфотипов и структуры эндоскелета в том числе. В связи с этим целесообразно рассмотреть пути эволюционных преобразований эндоскелета груди на уровне частных групп Coleoptera. Однако прежде необходимо установить, личинки каких таксонов современных жесткокрылых обладают наиболее близкими к исходным чертами организации, в частности, эндоскелета груди.

Гипотеза о близком родстве Coleoptera и Megaloptera (особенно Sialidae) к настоящему времени общепринята и неоднократно подтверждалась в различных исследованиях, в том числе и анатомических (Crampton, 1918; Wheeler et al, 2001; Федоренко, 2006). Большинство специалистов считают Megaloptera предковой группой жесткокрылых и наиболее примитивными представителями голометабола в целом (Мартынов, 1939; Grimaldi, Engel, 2005). Как было отмечено выше, план строения эндоскелета груди вислоккрылок во многом сходен с генерализованным для Coleoptera. Данные по онтогенетическим перестройкам эндоскелета груди *Sialis* подтверждают и гипотезу о их базальном положении в Holometabola. Так, эндоскелет вислоккрылок развит очень хорошо, а все аподемы, отмеченные у личинки, сохраняются у куколки и имаго; более того, ряд элементов (*apl1*, *fl*, *ais1-3*) на всех стадиях развития имеет сходную форму (рис. 21). Таким образом, масштабы изменения структуры эндоскелета в онтогенезе оказываются сопоставимы с таковым у Hemimetabola. В отношении внешних признаков, личинки вислоккрылок также довольно сложно организованы и во многом сходны с имаго.

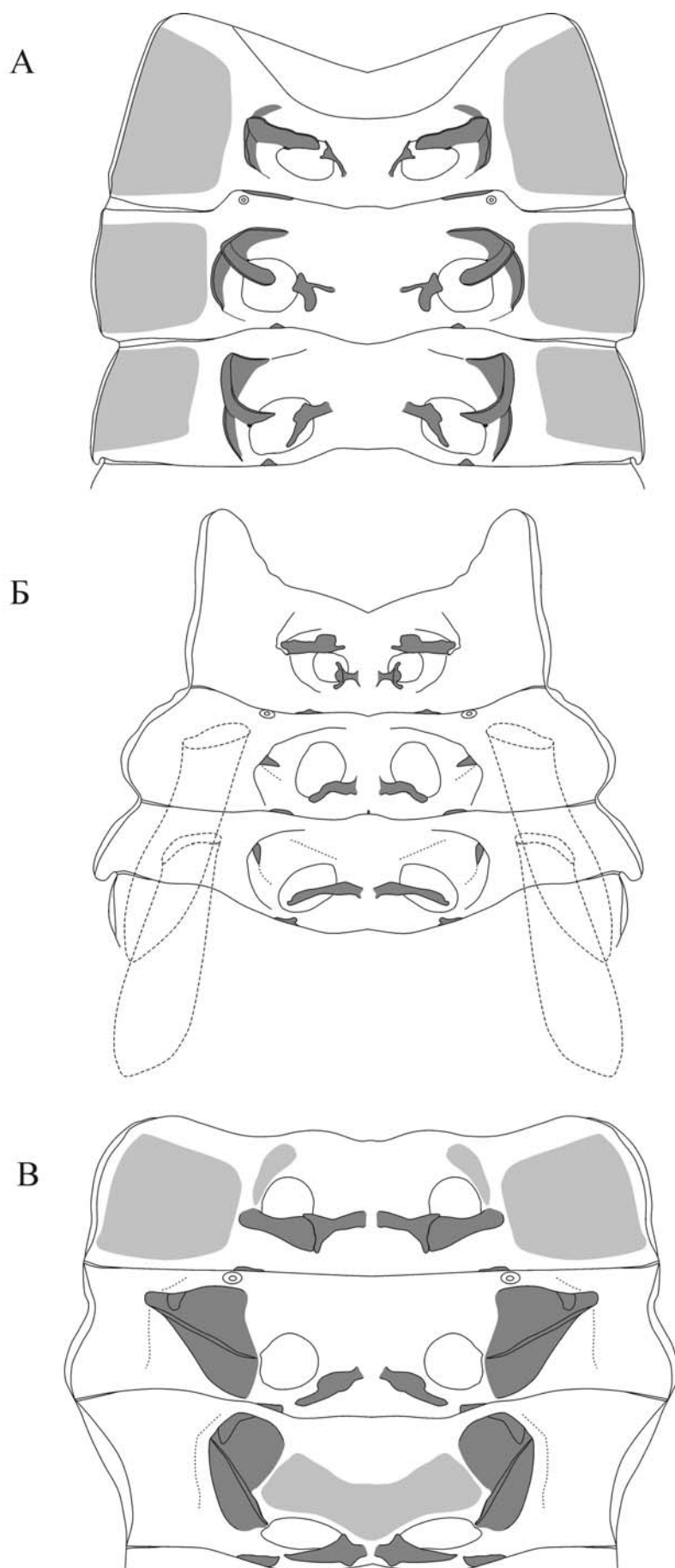


Рис. 21. Эндоскелет груди *Sialis* sp. (Megaloptera). А - личинка; Б - куколка; В - имаго.

Принимая традиционный взгляд на Megaloptera как на предковую для жесткокрылых группу, можно предполагать, что исходно эндоскелет личинок Coleoptera должен был быть хорошо развит. Личинки рецентных представителей наиболее древнего из известных подотрядов жуков – Archostemata являются высокоспециализированными обитателями толщи плотной древесины, и, скорее всего, мало соответствуют предковой форме этой группы (Beutel et al., 2008). Сильно редуцированный эндоскелет их грудных сегментов в данном случае логично считать производным состоянием. Таким образом, для представления о прототипичном плане строения эндоскелета груди жесткокрылых мы основывались на изучении личинок групп, чьи первые представители, как считается, незначительно отличались от существующих ныне форм. По данным палеонтологии это Aderphaga (в первую очередь Trachypachidae и Gyridae) и Hydrophiloidea из Polyphaga (Пономаренко, 1969, 1995; Grimaldi, Engel, 2005). Находки первых Aderphaga и Polyphaga (во многом сходных с современными гидрофилоидами) известны из нижнего триаса, тогда как самые древние из ныне живущих Archostemata – Cupedidae – датируются лишь серединой триаса (Пономаренко, 1977, 2002). Более того, считается, что некоторые триасовые Aderphaga принадлежали к современным семействам - например, Trachypachidae (Пономаренко, 2002; Grimaldi, Engel, 2005). В отношении личинок вышеизложенную точку зрения подтверждает недавняя работа, в которой из формации Парсора (граница перми и триаса) была описана личинка *Protodytiscus* (Dytiscoidea), обладающая всеми признаками современных дитисцид (Ghosh et al., 2007). Таким образом, в нашем исследовании строение эндоскелета личинок Trachypachidae, Dytiscidae, Gyridae и Hydrophilidae принимается как основа для установления плезиоморфного состояния.

## 7.1. Разнообразие и эволюция эндоскелета личинок Coleoptera

### 7.1.1. Aderphaga

#### 7.1.1.1. Geaderphaga

У всех изученных личинок Geaderphaga наблюдается довольно высокая консервативность структуры эндоскелета, за исключением сверхспециализированных форм (Cicindelini, Orthogonini). Это может быть связано с тем, что личинки Trachypachidae и подавляющего большинства Carabidae сохраняют образ жизни активно передвигающихся хищников, как и их предковые формы, благодаря чему уровень их организации изменился слабо. Эндоскелет личинки *Trachypachus holmbergi* (Trachypachidae) во многом сходен с типичным карабидным планом строения, за исключением, по-видимому, плезиоморфного состояния одинаково хорошо развитых плевральных аподем грудных сегментов (рис. 20 в приложении 1). Среди изученных карабид *apl2-3* хорошо выражены только у Cicindelini, Orthogonini и, в меньшей степени, у Cychrini. В первом случае, это скорее вторичное явление, связанное с переходом к норно-засадному способу поимки добычи, что повлекло за собой перестройку всего локомоторного комплекса. Увеличение размеров плевральных аподем средне- и особенно заднегруди у личинок *Cychnus* может быть связано с развитием сильно удлиненных конечностей, особенно 3-й пары. Однако, чтобы говорить об этом более уверенно, необходимо использование дополнительных данных, в том числе и по мускулатуре. Остальные изученные личинки Carabidae различаются обычно формой и размерами *apl1*, как правило, на уровне триб.

Эндоскелет личинок Rhyssodidae, группы неопределенного систематического положения, часто включаемой в Aderphaga, сильно редуцирован. Вполне возможно, что, как и в случае с Cupedidae, наблюдается вторичное упрощение организации личинки в результате специализации к обитанию в толще древесины.



### 7.1.1.2. Hydradephaga

Наиболее полным типом эндоскелета обладают хищные личинки Dytiscidae и Gyrinidae, у которых хорошо развиты все основные группы аподем, кроме *ais1-3*. Малоподвижные личинки альгофаги Haliphys (Haliplidae) и детритофаги Noteridae характеризуются более просто устроенным эндоскелетом груди по сравнению с Dytiscidae и Gyrinidae - редуцированы *f1-3* и *sp2-3*.

Таким образом, для личинок Adepaga в целом характерен полный набор элементов эндоскелета груди, который можно считать близким к исходному состоянию для отряда. Лишь у некоторых представителей Hydradephaga наблюдается упрощение эндоскелетных структур. Подобная консервативность строения эндоскелета отчасти объясняется высоким уровнем функциональной нагрузки каждого из его элементов и невозможностью какого-либо структурного упрощения при сохранении образа жизни активно передвигающегося хищника – основного для личинок подотряда.

### 7.1.2. Polyphaga

У личинок из подотряда Polyphaga, которые развиваются в самых разнообразных условиях, преобразования эндоскелета груди сложнее и разнообразнее; в большинстве случаев они связаны с существенными изменениями в характере локомоции. В настоящей работе наиболее древними из рецентных Polyphaga считаются Hydrophiloidea (Ponomarenko, 1995), хотя существуют и иные точки зрения (Федоренко, 2006).

**7.1.2.1. Hydrophiloidea.** Наиболее близки к прототипу *Hydrochara* (Hydrophilidae): у них хорошо развиты *apl1-3*, *ais1-3*, *f2-3* и *sp2-3*. По-видимому, такое строение эндоскелета обусловлено активной локомоцией при приследовании добычи. В пределах надсемейства наблюдается тенденция к упрощению организации эндоскелета груди в связи с переходом к менее подвижному образу жизни. Так, у личинок *Berosus*, в основном живущих среди

водной растительности, еще присутствуют все вышеназванные аподемы, но они менее развиты. У личинок *Enochrus* и *Helophorus*, в основном передвигающихся по дну водоемов, нередко в толще осадков, редуцируются *ais1-3* и *sp2-3*, а *apl2-3* развиты очень слабо. Наиболее редуцирован эндоскелет груди личинок Sphaeridinae, обитающих в навозе и передвигающихся преимущественно благодаря перистальтике брюшного отдела. Таким образом, основное направление эволюции эндоскелета груди личинок Hydrophiloidea – постепенное упрощение его структуры в связи с ослаблением локомоторной функции грудного отдела.

Эндоскелет груди изученных личинок Histeridae, в большей (*Niponius*) или меньшей (*Hololepta*) степени передвигающихся при помощи перистальтичеких сокращений брюшных сегментов, во многом сходен с таковым Sphaeridiinae. Характерны редукция большинства элементов, небольшие *apl1*, слабо выраженные *aes2-3* и *aem2-3*.

**7.1.2.2. Staphylinoidea.** Стафилиноидный план строения эндоскелета груди прежде всего отличает характерная форма *apl1* и раздвоенные фурки средне- и заднегруди. Наиболее полным и, вероятно, близким к прототипическому для надсемейства плану строения эндоскелетом обладают хищные личинки *Philonthus* и *Ocupus* (Staphylinidae), у которых, помимо вышеназванных особенностей, развиты сильно вытянутые *ais1-3*. Однако уже в пределах Staphylinidae у ряда групп (например, *Nodynus*) эти аподемы, так же как и *f2-3* принимают обычную для Coleoptera форму. Сходное с *Nodynus* строение эндоскелета выявлено у личинок-мицетофагов Scaphidiidae, иногда включаемых в состав Staphylinidae в качестве подсемейства. Довольно велико сходство эндоскелета личинок примитивных стафилинид и Silphidae (*Thanathophilus*, *Silpha*). Но и среди последних наблюдается тенденция к упрощению эндоскелета – *f2-3* у личинок *Nicrophorus* раздвоены едва заметно. Перешедшие к мицетофагии личинки Leiodidae (*Anisotoma*, *Catops*),

характеризуются дальнейшим упрощением эндоскелета – у них полностью редуцируются *ais1-3*.

**7.1.2.3. Scarabaeoidea.** Эндоскелет груди личинок Scarabaeoidea своеобразен и его структура не имеет очевидного сходства с какой-либо другой группой Polyphaga. Наибольшее количество примитивных черт характерно для Lucanidae, обитающих в относительно плотной древесине: хорошо развитые, крупные *f1* и выраженные *sp1-3*. В эндоскелете личинок Scarabaeidae, живущих в почве, *f1* развиты плохо и смещены к границе сегмента; *sp1-3* редуцированы. Из изученных личинок Scarabaeoidea наиболее продвинутыми признаками обладают Passalidae: большинство элементов эндоскелета развиты значительно слабее и практически полностью редуцированы в заднегруди в связи с редукцией третьей пары конечностей. Такое упрощение эндоскелета про- и мезоторакса может быть связано с иным способом локомоции личинок, которые прокладывают ходы в толще древесины (Lawrence, 1991) и в связи с этим не обладают С – образной формой тела, характерной для Scarabaeidae и Lucanidae.

**7.1.2.4. Scirtoidea.** Эндоскелет обитающих в воде личинок Scirtidae характеризуется сочетанием некоторых плезиоморфных черт (например, хорошо развитые *apl2-3*), в том числе и стафилиноидных (раздвоенные на вершине *f2-3*), с особенностями специализации (редукция *ais1-3*, *aem1-3* и *sp2-3*). Специфической чертой является смещение *aes2-3* вперед от тазиковой впадины, что встречается также у Psephenidae (Byrrhoidea). Наиболее уклоняющейся среди Scirtidae структурой эндоскелета обладают личинки *Microcara*, у которых *f2-3* обычной формы. Личинки Eucinetidae (*Eucinetus*) – мицетофаги, живущие в подстилке или под корой – характеризуются сильной редукцией эндоскелета.

**7.1.2.5. Byrrhoidea.** Эндоскелет груди личинок семейств, входящих в эту группу (Byrrhidae, Elmidae, Heteroceridae, Psephenidae, Callirhipidae, Eulichadidae), очень

разнообразен, и выделение общего для них плана строения затруднено. Наиболее полным и, вероятно, близким к исходному для надсемейства типом эндоскелета обладают обитающие в почве *Byrrhidae*: хорошо развиты *f1-3* и *apl2-3*. Личинки большинства остальных *Byrrhoidea* в своем развитии в той или иной степени связаны с водной средой, причем особенности их морфологии указывают на вторичность водного образа жизни. Переход к нему сопровождался, с одной стороны, редукцией ряда элементов эндоскелета, а с другой, появлением новых. У личинок *Elmidae* *f2-3* и *apl2-3* не развиты, но в то же время появляются *ais1-3*, а *aes2-3* выражены значительно сильнее, что может быть связано с увеличением нагрузки на конечности. Довольно высокая степень редукции эндоскелета характерна для личинок *Heteroceridae*, обитающих во влажной почве по берегам водоемов: *f1-3* и *apl2-3* не развиты, *ais1-3* небольшие. Как было отмечено выше, эндоскелет *Psephenidae* имеет некоторое сходство с *Scirtidae*, однако сходное положение *aes2-3* вероятно вторично, поскольку личинки развиваются в сходных условиях. Наконец, у *Eulichadidae* и, особенно, *Callirhipidae* наблюдается необычное строение эндоскелета, не имеющее аналогов среди других изученных личинок. Сложная структура эндоскелета эулихадид явно не близка к исходному плану строения для надсемейства и развивается в связи со спецификой локомоции личинок, обитающих в ручьях с быстрым течением. Вторичность строения их эндоскелета подтверждается, как и у других водных *Byrrhoidea*, развитием ряда признаков специализации, например специфических дыхательных выростов на брюшных сегментах. Личинки *Callirhipidae*, обитающие в разложившейся древесине, считались некоторыми исследователями примитивными представителями надсемейства (Crowson, 1978; Lawrence, 1991). Однако строение их эндоскелета, как и особенности внешней морфологии личинок (наличие «крышечки», образованной тергитом девятого брюшного сегмента, как у большинства вторично водных *Dryopoidea*) крайне необычны, что позволяет считать их сильно специализированными. Необычная для

остальных Coleoptera сложная структура эндоскелета, а также ряд особенностей внешнего строения личинок Callirhipidae и Eulichadidae не позволяют считать эти таксоны предковой группой надсемейства. Таким образом, в пределах Вуртхоидеа наиболее близкой к исходной структуре эндоскелета, по-видимому, обладают Вуртхидеа. Эволюционные преобразования эндоскелета груди личинок отражают экологическую радиацию в пределах надсемейства. У Elmidae и Heteroceridae наблюдается тенденция к упрощению эндоскелета, в то время как у Eulichadidae и Callirhipidae наоборот, происходит вторичное усложнение его строения.

**7.1.2.6. Buprestoidea.** Личинки современных Buprestidae – высокоспециализированные ксилофаги с вторично упрощенной организацией. Для них характерны редуцированные конечности, а у подавляющего большинства и урогомфы; передвижение осуществляется в основном за счет сокращений сегментов тела. Соответственно, эндоскелет груди полностью редуцирован. Многочисленные случаи редукции морфологических и анатомических структур личинок безусловно свидетельствуют об эволюционной продвинутой Buprestidae.

**7.1.2.7. Dascilloidea.** Обособленная группа жесткокрылых, сближаемая либо с Eulichadidae (Grebennikov, Scholtz, 2003), либо со Scarabaeoidea (Böving, 1929; Crowson, 1955, 1960) или Buprestoidea (Федоренко, 2006). В строении эндоскелета сочетаются плезиоморфные (развитые *apl2-3*) и прогрессивные (редукция *ais1-3*, *sp2-3*) признаки. Сближение Dascilloidea с Buprestoidea не может быть проверено в рамках нашей работы вследствие полной редукции эндоскелета груди у последних. Эндоскелет личинок Eulichadidae и Scarabaeoidea практически не имеет общих черт организации с Dascillidae, что не позволяет принять гипотезы о их близком родстве. В то же время, отмечено высокое сходство строения эндоскелета, как и габитуса, личинок Dascillidae и Вуртхидеа, что, возможно, указывает на определенную степень родства этих групп.

**7.1.2.8. Elateroidea (s.str.).** Наиболее сложная структура эндоскелета характерна для развивающихся в разложившейся древесине личинок Cerophytidae, у которых очень хорошо выражены все основные группы аподем. Значительно проще строение эндоскелета у Elateridae: редуцируются *fl-3*, *ais1-3*, *sp2-3*. Наконец, наивысшая степень редукции характерна для малоподвижных личинок ксилобионтов Throscidae и аподных Eucnemidae. Таким образом, базальной группой Elateroidea по особенностям строения эндоскелета считаются Cerophytidae. Эта точка зрения подтверждается и в ряде других работ, как по строению личинок, так и имаго (Muona, 1993; Мамаев, 1978; Федоренко, 2006). В целом возможно выделить две группы Elateroidea по особенностям морфологии личинок, Cerophytidae-Throscidae и Elateridae-Eucnemidae. В обоих случаях тенденция к редукции конечностей приводит к сильному упрощению или даже практически полному исчезновению эндоскелетных структур.

**7.1.2.9. Cantharoidea.** Наиболее полным строением эндоскелета обладают хищные личинки Lampyridae - у них хорошо развиты *apl2-3*, *fl-3* и *ais2-3*. У Cantharidae редуцируются фурки, а наиболее простая среди изученных Cantharoidea структура эндоскелета груди (развиты только *apl1-3*, *aes1-3* и *aem1-3*) характерна для Drilidae и Lycidae. Образ жизни этих личинок различен: Drilidae являются активными хищниками-малакофагами, в то время как Lycidae, как правило, малоподвижны и питаются жидкостью, выделяющейся при разложении древесины. Таким образом, сходное строение эндоскелета груди этих двух семейств позволяет предполагать их близкое родство.

**7.1.2.10. Bostrichoidea (s. lato).** Dermestidae и Nosodendridae обладают хорошо развитым эндоскелетом с рядом плезиоморфных черт организации по сравнению с большинством остальных Bostrichoidea (кроме Endecatomidae) – хорошо выраженные *apl1*, в ряде случаев и *apl2-3*; *fl-3* и *aes2-3*. Наиболее полным эндоскелетом обладают Nosodendridae – характерно наличие *fl-3*, *apl2-3*, *ais1* и *sp2-3*. У личинок Dermestidae *ais1* и *sp2-3* не

развиты, но структура эндоскелета у разных представителей семейства различается довольно сильно. Так, у *Megatoma* и *Dermestes* фурки хорошо развиты, но *apl2-3* отсутствуют. У *Orphilus* и *Thylodrias fl-3* полностью редуцированы, однако *apl2-3* развиты даже сильнее, чем у *Nosodendridae*. Вероятно, столь значительные различия в строении эндоскелета груди указывают на филогенетическую удаленность этих таксонов в пределах *Dermestidae*. Личинки *Bostrichoidea* (s.str.) организованы заметно проще (слабая склеротизация покровов, укороченные конечности и т.д.). В связи с ослаблением локомоторной функции конечностей эндоскелет груди в большинстве случаев сильно редуцирован. Исключение составляют лишь *Endecatomiidae* (по-видимому, наиболее древнее семейство *Bostrichoidea* (s.str.) ()), в эндоскелете которых хорошо развиты *apl1-3*, *ais1-3* и *f2-3*. В других семействах наблюдается тенденция к сильному упрощению строения эндоскелета. Так, у *Ptinidae* редуцированы *ais1-3*, *f2-3*, а *apl1* едва заметны, но, в то же время, сохраняются *apl2-3*. Наиболее просто устроены *Anobiidae*, у которых исчезает также и *apl2-3*. Таким образом, можно говорить о довольно раннем обособлении *Dermestoidea* (s.str.) и *Bostrichoidea* (s.str.) от предковой формы, близкой к *Nosodendridae*. Личинки *Dermestidae* сохранили, по-видимому, предковый образ жизни активно передвигающихся сапрофагов (за исключением *Orphilus*, питающихся на *Polyporaceae*), в то время как представители *Bostrichoidea* стали заселять плодовые тела базидиомицетов (*Endecatomiidae*) и древесину, что и обусловило упрощение их организации.

**7.1.2.11. Lymexyloidea.** Обладают эндоскелетом груди с хорошо развитыми аподемами, за исключением *apl2-3*. Наличие такой сложной структуры при защищенном образе жизни и питании древесиной подтверждает точку зрения о том, что *Lymexylidae* – одно из наиболее древних и рано обособившихся семейств *Cucujiformia* (Crowson, 1981; Lawrence, 1991).

**7.1.2.12. Cleroidea.** Эндоскелет личинок Cleroidea сохраняет довольно высокое постоянство в разных семействах. Так, практически у всех представителей отсутствуют *fl-3* (*fl* развиты у *Peltis* и *Ostoma*), *ais1-3*, *apl2-3*. Наиболее постоянными чертами являются размер и форма *aes2-3* и очень слабое развитие *aem1-3*. У некоторых групп (*Melyridae*, *Thymalus* из *Peltidae*) наблюдается редукция *sp2-3*. В целом изменения общего клероидного плана строения невелики, единственным более или менее варьирующим элементом эндоскелета является *apl1*, по форме и размеру которого можно выделить несколько групп: *Trogossitidae* (s.str)+*Lophocateridae*, *Peltidae*, *Cleridae*, *Melyridae*. В первой группе плезиоморфной структурой эндоскелета обладают, по-видимому, *Lophocateridae* - *aes2-3* хорошо развиты, направлены вверх. Среди *Peltidae* продвинутыми чертами эндоскелета (редукция *sp2-3*) обладают личинки *Thymalus*, обитающие в плодовых телах *Polyrogaceae*, в отличие от остальных представителей семейства, живущих в толще древесины. *Sp2-3* редуцированы также у личинок *Malachius* (*Melyridae*).

**7.1.2.13. Cucujoidea.** Личинки этого надсемейства обитают в плодовых телах грибов (*Sphindidae*, *Erotylidae*, часть *Nitidulidae*, *Endomychidae*), в плодах (*Byturidae*), под корой (*Nitidulidae*, *Monotomidae*, *Silvanidae*, *Cucujidae*, *Laemophloeidae*, *Cerylonidae*). Некоторые являются активно (свободно) передвигающимися хищниками (*Coccinellidae*), сапрофагами (*Cryptophagidae*, *Latridiidae*) или мицетофагами (*Corylophidae*, часть *Endomychidae*). Такое разнообразие образа жизни личинок и различие в характере локомоции сопровождается высокой вариативностью структуры эндоскелета груди, сочетающей как примитивные, так и прогрессивные черты организации.

Среди перечисленных семейств *Erotylidae*, *Endomychidae* и *Coccinellidae* обладают наиболее полной структурой эндоскелета. У *Erotylidae* развиты все основные группы аподем, у эндомихид редуцированы *sp2-3*, а у *Coccinellidae* - и *apl2-3*. Наличие в целом хорошо развитого эндоскелета у *Coccinellidae* коррелирует с довольно высокой



подвижностью этих хищных личинок. Наиболее полный набор аподем у обитающих в плодовых телах базидио- и гастеромицетов *Erotylidae* и *Endomychidae*, по-видимому, связан с тем, что эти личинки окукливаются в почве и вынуждены преодолевать значительные расстояния на определенном этапе развития. Кроме того, личинки *Endomychidae* (Pakaluk, 1984) довольно часто мигрируют на соседние плодовые тела грибов, для чего также необходимо хорошо развитая мускулатура конечностей и, соответственно, эндоскелета груди. В состав следующей группы входят *Monotomidae*, *Nitidulidae*, *Cryptophagidae* и *Corylophidae*, у которых редуцированы *fl*, *sp2-3* (кроме монотомид), *ais1-3* и *apl2-3*. Для «кукуйидной» группы семейств (*Silvanidae*, *Cucujidae*, *Laemophloeidae*) характерно дальнейшее упрощение эндоскелета – редуцированы *fl-3*, но, в то же время, *aes2-3* сильно разрастаются, обеспечивая, по-видимому, площадь прикрепления хорошо развитой плевро-коккальной мускулатуры (личинки этих семейств активно передвигаются в полостях под корой). Интересно то, что в эндоскелете личинок *Platysus f2-3* еще развиты, что указывает на их базальное положение среди *Cucujidae*, или, возможно, даже на принадлежность к самостоятельному, более древнему семейству. Наконец, эндоскелет личинок *Sphindidae*, *Cerylonidae*, *Lathridiidae* и *Byturidae* устроен наиболее просто. Для первых трех семейств характерно наличие *apl2-3*, как правило, развитых довольно слабо (за исключением *Sphindus*). У *Byturus* *apl2-3* не выражены. Структурой эндоскелета с наибольшим количеством плезиоморфных черт обладают *Erotylidae* и *Endomychidae*. В то же время, личинки *Sphindidae*, считающиеся некоторыми специалистами одной из базальных групп *Cucujoidea* (Beutel, Ślipinski, 2001), характеризуются сильно редуцированным эндоскелетом груди. Это несоответствие, возможно, объясняется тем, что, как и в случае с *Cupedidae*, личинки современных *Sphindidae* сильно специализированы (в данном случае к обитанию в плодовых телах миксомицетов) и, таким образом, упрощены вторично. Кроме эндоскелета, это упрощение

организации проявляется и в особенностях внешней морфологии, например, в редукции урогомф (Chiao, McHugh, 2000).

**7.1.2.14. Tenebrionoidea.** Образ жизни и среда обитания личинок Tenebrionoidea весьма разнообразны. Часть обитает в полостях под корой или в верхних слоях древесины, ряд семейств развивается в грибах: Mucetophagidae – в аскомицетах, Archeoscypticidae, Tetratomidae и Ciidae - преимущественно в базидиомицетах. Так же как и у Cucujoidea, эндоскелет груди личинок весьма разнообразен и плохо сводим к единому структурному плану. Общими прогрессивными чертами может считаться редукция *ais1-3* (кроме Tetratomidae) и *apl2-3* (кроме Stenotrachelidae).

По-видимому, наиболее близким к прототипичному строением эндоскелета обладают Stenotrachelidae – в связи с развитием *apl2-3*, а также *fl-3*. С ними во многом сходны Oedemeridae, отличающиеся редукцией *apl2-3* и наличием *sp2-3*. Довольно необычно строение эндоскелета груди личинок Tetratomidae: ряд апоморфных признаков (редукция *fl-3*, слабо развитые *aes1-3* и *aem1-3*) сближает их с Melandryidae; в то же время хорошо развиты *ais1-3*, не характерны для других Tenebrionoidea.

У личинок большинства остальных семейств Tenebrionoidea эндоскелет также хорошо развит, поскольку они активно передвигаются в полостях под корой (Salpingidae, Pythidae, Pyrochroidae, Boridae, Mycteridae и др.) или в верхних слоях древесины (Colydiidae, Zopheridae, Monommatidae, некоторые Tenebrionidae).

Среди Salpingidae (s. lato) наиболее полное строение эндоскелета характерно для Inopreplinae (развиты *fl-3*), которое претерпевает дальнейшее упрощение – редуцируются *fl* (Salpinginae). Относительно недавно отнесенный к Salpingidae род *Elacatis* (Lawrence, Newton, 1995) сильно отличается от данного плана строения и во многом сходен с Pythidae (развиты *fl-3*, *sp2-3*).

Обширная группа семейств (Prostomidae, Pyrochroidae, Mycteridae, Boridae, Anthicidae, Scraupiidae и Pythidae) обладает общим признаком в строении эндоскелета – сильно увеличенными, широкими *aes2-3* в сочетании с довольно длинными, сужающимися к вершине, *apl1*. Однако в пределах этой группы наблюдаются и существенные различия. Так, наиболее полная структура эндоскелета характерна для Pythidae, у которых хорошо развиты *fl-3* и *sp2-3*. У Pyrochroidae (s.str.) *fl* рудиментарны, а *sp2-3* отсутствуют. К пирохроидному типу эндоскелета наиболее близки Pedilidae, единственным отличием которых является полная редукция *fl*. У Pilipalpidae наблюдается дальнейшее упрощение эндоскелета – полностью исчезают *fl-3*. Весьма сходны с последним и планы строения эндоскелета Mycteridae, Boridae и Anthicidae, которые отличаются друг от друга исключительно формой *apl1*.

Отдельную группу с хорошо развитым эндоскелетом формируют представители семейств «зофероидного комплекса» (Colydiidae, Monommatidae, Zopheridae) и Synchronidae. У них хорошо развиты *fl-3* (практически все Colydiidae, Zopheridae) или *f2-3* (Monommatidae) и *sp2-3*.

В пределах Tenebrionidae по строению эндоскелета груди отчетливо выделяются 2 группы. К первой, с хорошо развитым эндоскелетом и выраженными дополнительными коксальными аподемами, относятся личинки, обитающие в толще древесины (*Helops*, *Misolampydus*) или в почве (*Oodescelis*, *Heterotarsus*, *Zophobas*). Во вторую, с заметно упрощенной структурой эндоскелета, входят мицетофаги (*Bolithophagus*, *Basanus*, *Byrsax*), обитатели полостей под корой (*Lagria*) и хищники (*Corticeus*). Вероятно, это упрощение связано с переходом от предкового образа жизни в древесине или почве к обитанию в плодовых телах грибов или хищничеству в ходах короедов.

Сравнительно прост эндоскелет личинок - мицетофагов *Archeoscrypticidae*, *Mycetophagidae* и *Ulodidae* (помимо *apl1*, *aes1-3* и *aem1-3* развиты только *fl*), а также *Ciidae* (фурки полностью редуцированы).

Наконец, у перешедших к обитанию в толще древесины личинок *Melandryidae* и *Mordellidae* эндоскелет почти (*Melandryidae*) или полностью (*Mordellidae*) редуцирован. У меландриид из аподем развиты только небольшие *apl1* и *sp2-3*. Эти личинки передвигаются преимущественно за счет перистальтических сокращений сегментов тела; у личинок тенелюбов конечности укороченные, а у горбатов – сильно редуцированы. Эти и ряд других признаков указывают на высокий уровень специализации личинок рассматриваемых семейств.

Таким образом, в тенебриоидном комплексе наиболее сложная структура эндоскелета наблюдается у довольно активно передвигающихся личинок ксилобионтов или педобионтов. При переходе к обитанию в плодовых телах базидиомицетов или малоподвижному образу жизни в толще древесины его строение заметно упрощается - редуцируются фурки и *sp2-3*.

**7.1.2.15. Chrysomeloidea.** Эндоскелет груди более или менее хорошо развит только у *Chrysomelidae*, причем появление у водных личинок *Donacia* специфических коксальных аподем и сильное развитие *apl1-3* у *Clytra*, скорее всего, вторично и связано со спецификой локомоции при атипичном для большинства представителей семейства образе жизни. У *Bruchidae* и *Cerambycidae* редуцированы все элементы эндоскелета, кроме *ais1-3*, что соответствует сильно упрощенной организации этих личинок.

**7.1.2.16. Curculionoidea.** Личинки этого надсемейства – одни из наиболее просто организованных и эволюционно продвинутых среди Coleoptera. В связи с редукцией конечностей и малоподвижным образом жизни в их эндоскелете развиты только *sp.*

## **7.2. Общие эволюционные тенденции развития эндоскелета груди личинок Coleoptera**

В целом, в пределах отряда и большинства надсемейств эволюционные преобразования эндоскелета происходят на фоне постепенного упрощения его структур, иногда до полной редукции почти всех элементов. Особенно ярко эта тенденция выражена у Hydrophiloidea и Elateroidea. Функциональным объяснением процесса редукции можно считать переход к перистальтическому механизму движения, как правило, в связи с обитанием в толще субстрата. Во многих (хотя и не всех) случаях такая эволюция эндоскелета груди Coleoptera совпадает с упрощением уровня организации личинок в связи со сменой их пищевой специализации при переходе от хищничества к сапро-, мицето- и ксилофагии, к фитофагии и паразитизму. Вторичный переход к хищному образу жизни личинок в ряде групп Polyphaga (большинство Cleroidea, Drilidae, некоторые Elateridae и Tenebrionidae) сопровождается приобретением внешних морфологических признаков, характерных для хищников. Однако их эндоскелет груди развит значительно слабее, чем, например, у исходно хищных Aderphaga. По сути, степень редукции эндоскелета в масштабах отряда отражает в большей мере степень эмбрионизации онтогенеза, нежели особенности образа жизни. Крайнее упрощение эндоскелетных структур наступает при совпадении фито- или ксилофагии, дезэмбрионизации развития и доминировании перистальтического способа движения. Таковы, например, личинки Vuprestidae, Cerambycidae и Curculionidae (рис. 51, 165, 171 Приложения 1).

Перечисленные выше обстоятельства определяют высокую долю параллелизмов в эволюции эндоскелета грудных сегментов Coleoptera и ограничивают возможности применения его признаков в филогенетических реконструкциях. Однако упрощение строения эндоскелета груди наблюдается и у личинок близких семейств, обитающих в одинаковых условиях и имеющих сходный габитус. Как правило, конечный результат таких преобразований – развитие минимального набора аподем, необходимого для обеспечения полноценной локомоции в конкретных условиях обитания. Этот вариант можно обозначить как «минимизация», по аналогии с перестройками хетома личинок (Макаров, 1996). В этом случае сохранение единого типа локомоции, способа питания и уровня эмбрионизации позволяют трактовать этапы и формы олигомеризации эндоскелета груди как отражение филогенетических отношений в пределах группы. В качестве примера приведен путь трансформации структур эндоскелета личинок семейств пирохроидного комплекса. Поскольку описание элементов эндоскелета этих таксонов было приведено ранее, то полученные данные целесообразно представить в виде схемы (рис. 22).

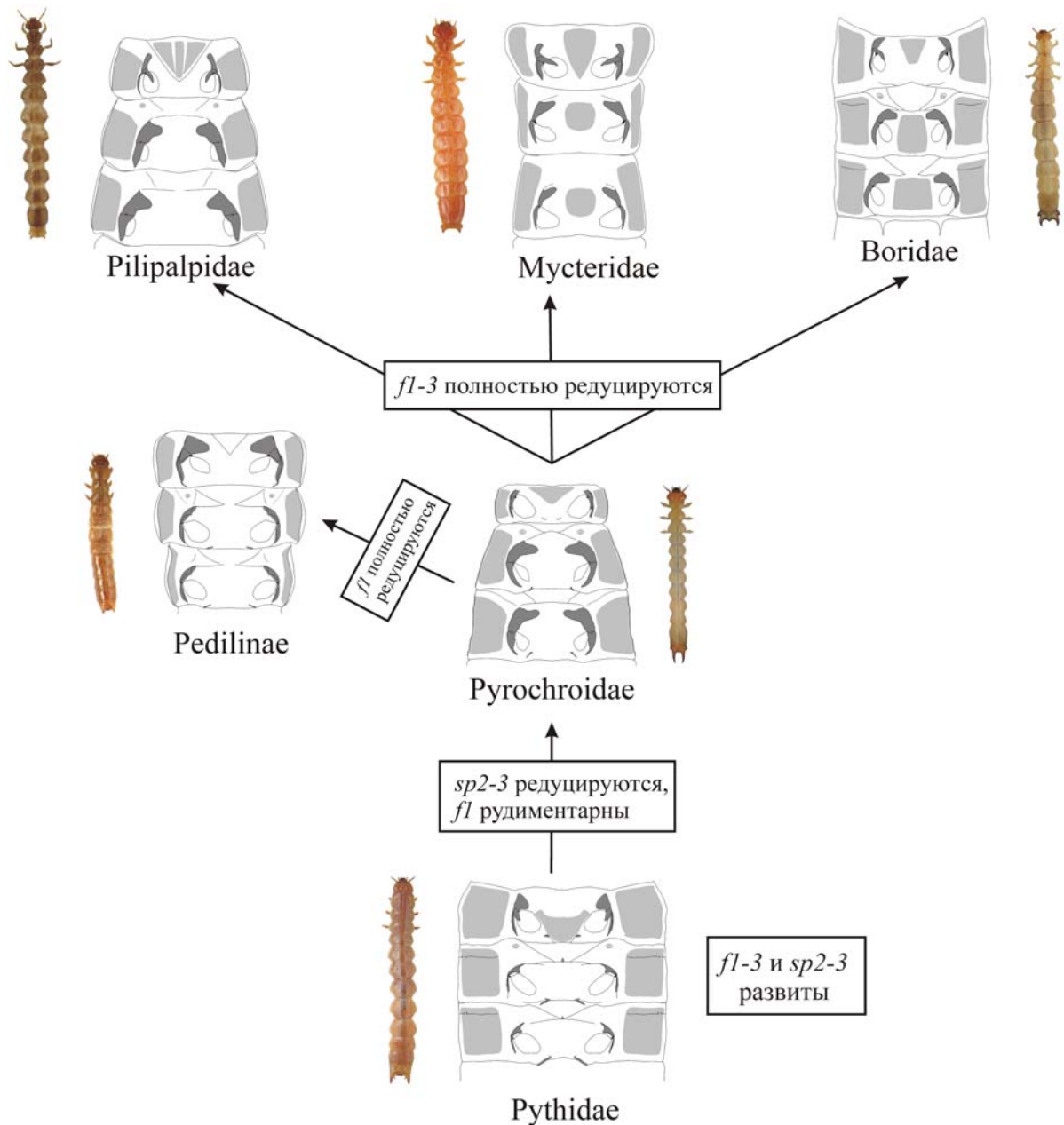


Рис. 22. Филогенетические отношения семейств пирохроидного комплекса на основе признаков эндоскелета груди личинок

Личинки этих семейств обитают в одинаковых условиях (в полостях под корой) и представляют собой один морфотип – уплощенные формы с хорошо развитыми конечностями и урогомфами. Наиболее полно эндоскелет развит у Pythidae; у Pyrochroidae редуцируются *sp2-3*, *f1* рудиментарны (Pyrochroinae) или полностью исчезают (Pedilinae). Наконец, у Pilipalpidae, Mycteridae и Boridae наблюдается редукция и *f2-3*. По-видимому, дальнейшее упрощение структуры эндоскелета при данном морфотипе личинок

невозможно, чем и объясняется идентичный набор аподем в трех последних семействах. Таким образом, филогенетические отношения этого комплекса по данным строения эндоскелета груди выглядят следующим образом: Pythidae + (Pyrochroidae + (Pilipalpidae + Mycteridae + Boridae)).

У сходных с рассмотренной выше группой по облику и образу жизни кукуйидных личинок наблюдается одинаковое направление эволюции его структур. Так, у некоторых форм (*Platysus*, *Cucujus* (Cucujidae)) также развиты *sp2-3* и *f2-3* (возможно, плезиоморфные признаки), которые впоследствии исчезают у *Silvanidae* (*sp2-3* еще сохраняются) и *Laemophloeidae* (рис. 23). В результате эндоскелет последних становится во многом сходен с минимизированным вариантом эндоскелета у продвинутых личинок пирохроидного комплекса (Pilipalpidae, Mycteridae и Boridae). Специфическая форма *apl1*, однако, надежно дифференцирует эти комплексы семейств.

Аналогичные схемы соотношения филогенеза таксонов и эволюции эндоскелета груди их личинок могут быть построены и для других групп семейств, что подтверждает перспективность использования этих признаков в филогенетических исследованиях Coleoptera.

Случаи вторичного усложнения эндоскелета груди личинок в связи с переходом к обитанию в специфических условиях, требующих зачастую кардинальных изменений в характере локомоции, относительно немногочисленны (*Cicindelini* из *Carabidae*, *Clytrini* из *Chrysomelidae*, *Callirhipidae*, *Eulichadidae* и др.). Как правило, они сопровождаются новообразованиями – появлением специфических аподем (см. раздел 6.1.).



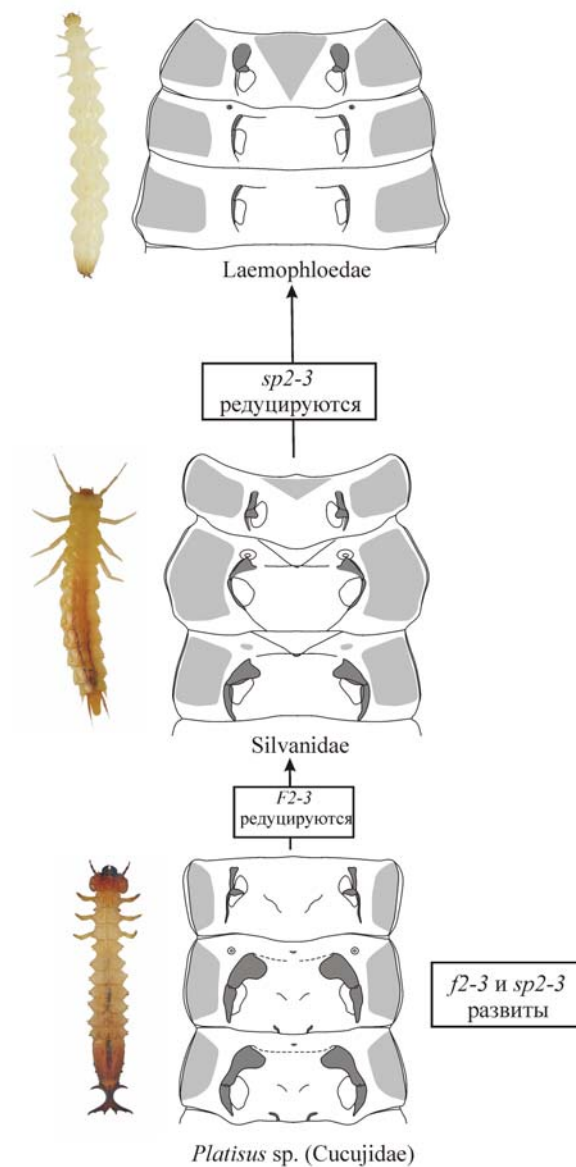


Рис. 23. Филогенетические отношения семейств кукуйидного комплекса на основе признаков эндоскелета груди личинок.

В целом, основное направление эволюционных преобразований эндоскелета груди личинок Coleoptera – упрощение его строения, которое совпадает с общей для жесткокрылых тенденцией к упрощению организации личинок вследствие дезэмбрионизации развития. Предполагается, что основным фактором этого процесса является уменьшение относительного размера яиц и обеднение их желтком (Ёжиков, 1929, 1939). Небольшой размер яиц сделал возможным их откладку в ткани растений,

пространства между волокнами древесины или в полости под корой. Вылупляющиеся личинки обитают в относительной безопасности в толще субстрата и не нуждаются в активном поиске пищи. Таким образом, развитие со слабо дифференцированной личинкой энергетически более выгодно. Кроме того, малые размеры яиц позволяют уменьшить вес тела самки и делают возможным ее перелет на более дальние расстояния в поисках мест для оптимальной откладки яиц. Личинка, развивающаяся в условиях избытка пищевых ресурсов, может полностью обеспечить функцию накопления пластических веществ, что часто приводит к афагии имаго, которые, таким образом, выполняют исключительно функции размножения и расселения. Такое перераспределение функций, как считается (Ёжиков, 1939; Тихомирова, 1991), обусловило прогресс жесткокрылых и *Holometabola* в целом.

## Выводы

1. Эндоскелет грудных сегментов личинок Coleoptera слагается парными и непарными аподемами, обеспечивающими площадь прикрепления мускулатуры.
2. У личинок с хорошо развитыми конечностями к аподемам эндоскелета груди прикрепляется большая часть коксальной мускулатуры, образуя единый локомоторный комплекс. Личинки со слабо развитыми или редуцированными конечностями передвигаются преимущественно при помощи перистальтики туловищных сегментов. При таком способе передвижения набор мышц грудного и брюшного отделов во многом сходен, а эндоскелет груди не развит.
3. В ходе личиночного развития Coleoptera наблюдаются незначительные изменения в строении эндоскелета груди, тогда как при метаморфозе происходят кардинальные перестройки, так что преемственность его структур у личинок и имаго минимальна, и может быть установлена только для фурок. Онтогенетические изменения строения эндоскелета груди, характерные для Coleoptera и, по-видимому, других Holometabola, подтверждают точку зрения, согласно которой личинка представляет собой морфогенетическую стадию, проходящую в яйце у Hemimetabola.
4. Исходный тип эндоскелета груди личинок, по-видимому, близок к обнаруженному у Carabidae, Trachypachidae, Dytiscidae, Gyrinidae (Adephaga), и Hydrophilidae (Polyphaga). Он характеризуется наиболее полным набором элементов и во многом сходен с таковым у *Sialis*, что подтверждает высокую степень родства Coleoptera и Megaloptera.
5. Разнообразие эндоскелета грудных сегментов личинок жесткокрылых сводится к 8 основным типам частных планов строения, сохраняющих свое постоянство на уровне семейств и, реже подсемейств.

6. Установленная консервативность частных планов строения эндоскелета делает возможным использование этого признака в систематике таксонов ранга семейства/подсемейства и уточнения положения ряда групп жесткокрылых в системе отряда. Использование признаков эндоскелета на уровне таксонов ниже трибы затруднено вследствие многочисленных случаев его параллельного развития. Однако при сохранении единого типа локомоции, способа питания и уровня эмбрионизации конкретные этапы и способы олигомеризации эндоскелета можно трактовать как отражение филогенетических отношений в пределах группы.
7. На основании признаков эндоскелета груди личинок предложено уточнение систематического положения ряда таксонов Coleoptera, в частности *Nodinus* (Staphylinidae, Apateticinae); *Lagria* (Tenebrionidae, Lagriinae); *Inopeplus*, *Diagrypnodes* (Inopeplidae); *Elacatis* (Pythidae, Othniinae); *Pedilus* (Pyrochroidae, Pedilinae); *Morpholycus*, *Temnopalpus* (Pilipalpidae) и др.
8. Основное направление эволюционных преобразований эндоскелета груди – его минимизация, в крайнем выражении приводящая к полной редукции. Этот процесс совпадает с общей для жесткокрылых тенденцией к упрощению организации личинок вследствие дезэмбрионизации развития. Случаи вторичного усложнения эндоскелета груди личинок в связи с переходом к обитанию в специфических условиях немногочисленны и, как правило, сопровождаются появлением уникальных аподем.

## **Благодарности**

В первую очередь, я бы хотел выразить искреннюю признательность своему научному руководителю Макарову К.В. (МППГУ) за постоянные консультации и помощь в подготовке работы. Также я хотел бы поблагодарить Маталина А.В. (МППГУ) за конструктивные замечания по рукописи и помощь в статистической обработке материала. Я благодарен всем коллегам, предоставившим материалы для настоящего исследования, особенно Компанцеву А.В. (ИПЭЭ), Мельнику И.В. (Москва), Петрову А.В. (МГУЛ), Прокину А.А. (ВГУ), Савицкому В.Ю. (МГУ), Казанцеву С.В. (Москва), Бибину А.Р. (АГУ), Ковалю А.Г. (ВИЗР), Killian A. (Wrocław University, Польша), Pollock D.A. (Eastern New Mexico University, США), Ślipiński S.A. (CSIRO Entomology, Австралия), Horak J. (Чехия), а также сотрудникам лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН (Санкт-Петербург): Андреевой С.В., Катаеву Б.М., Кирейчуку А.Г. и Коротяеву Б.А. за возможность работы с коллекционным материалом.

## Список литературы.

- Ёжиков И.И., 1929. Метаморфоз насекомых. // Труды Тимирязевского ин-та. М., 52с.
- Ёжиков И.И., 1939. Соотношение онтогенеза и филогенеза. // Успехи современной биологии, том XI, вып.2, 217-239.
- Зайцев А.А., 2005. Эндоскелет грудных сегментов личинок жуков-огнецветок (Coleoptera, Pygochroidae). // Russian Entomol. J., 14 (1), 15-20.
- Мамаев Б.М., 1978. Морфология личинки *Cerophytum elateroides* Latr. и филогенетические связи семейства Cerophytidae (Coleoptera). // Доклады Академии наук СССР, Зоология, 238, №4, 1007-1008.
- Мартынов А.В. 1938в. Историческое развитие и филогения отрядов насекомых (Pterygota). Ч. I. Palaeoptera и Neoptera-Poluneoptera. – М.: Труды Палеонтологического Института Акад. Наук СССР, 7 (4), 148 с.
- Никитский Н.Б., 1986а. Семейство Pilipalpidae, stat. nov. (Coleoptera, Heteromera), его состав и таксономические связи. // Зоологический журнал, т. LXV, вып. 8, 1178-1190.
- Новак В., 1961. Вопросы филогенеза насекомых с превращением с точки зрения данных о гормонах метаморфоза. // Энтомологическое обозрение, Т. 40, 5-18.
- Пономаренко А.Г., 1969. Историческое развитие жесткокрылых архостемат. – М.:Труды Палеонтологического Института Акад. Наук СССР, 125, 235с.
- Пономаренко А.Г., 1977. Введение. Состав и экологическая характеристика мезозойских жесткокрылых. Подотряд Aderphaga. Подотряд Polyphaga. Polyphaga incertae sedis. Инфраотряд Staphyliniformia. В кн: Арнольди Л.В., Жерихин В.В., Никритин Л.М., Пономаренко А.Г. Мезозойские жесткокрылые. М.: Наука, 17–119.
- Тихомирова А.Л., 1974б. Дезэмбрионизация как механизм филогенетических преобразований в отряде жуков. // Журнал общей биологии, Т. 35, вып. 4, 620-630.
- Тихомирова А.Л., 1976. Изменение уровня дифференцировки свободных стадий жесткокрылых как механизм филогенетических преобразований. // Журнал общей биологии, Т. 37, вып. 4, 584-599.
- Тихомирова А.Л., 1991. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. - М.: Наука, 168 с.
- Федоренко Д.Н. 2006. Закономерности морфологической эволюции крыльев жуков (Insecta, Coleoptera). Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Москва.

- Abdullah M., 1964a. A revision of the genus *Pilipalpus* (Coleoptera, Anticidae: Pedilinae). // Beiträge zur Entomologie, 14, 3-9.
- Abdullah M., 1969a. The natural classification of the family Anthicidae with some ecological and ethological observations (Coleoptera). // Deutsche Entomologische Zeitschrift (N.F.), 16, 323-366.
- Arndt E., 1998. Phylogenetic investigation of Carabidae (Coleoptera) using larval characters. Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga). Proceedings of a Symposium (28 August, 1996, Florence, Italy), XX International Congress of Entomology (ed. by G. E. Ball, A. Casale & A. Vigna Taglianti), Atti, Museo Regionale di Scienze Naturali, 171–190.
- Arndt, E., 1993. Phylogenetische Untersuchungen larvalmorphologischer Merkmale der Carabidae (Insecta: Coleoptera). // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A, 488, 1-56.
- Audouin J., 1824. Recherches anatomiques sur le Thorax des animaux articulés. // Ann. Sci. Nat., T1, Sér 1.
- Baehr, M., 1975. Skelett und Muskulatur des Thorax von *Priacma serrata* LeConte (Coleoptera: Cupedidae). // Zeitschrift für Morphologie des Tiere, 81, 55–101.
- Baehr, M., 1979. Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera. Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Adephaga (Coleoptera, Insecta). // Zoologica 44, 1–76.
- Baer K.E., 1826. Ueber das äussere und innere Skelett eiu Sendschreiben an Prof. Hausinger. // Meckels Archiv f. Anat. und Physiol., 327-374.
- Barlet J., 1992. Observations sur le thorax de larves de Cicindeles (Insectes, Coleopteres). // Bulletin de la Societe Royale des Sciences de Liege, 61(5), 39-349.
- Bauer A., 1910. Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis* L. Ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. // Z. Wiss. Zool., 95, 594–646.
- Bell R. T., 1998. Where do the Rhysodini (Coleoptera) belong? // In Phylogeny and Classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy) (G. E. Ball, A. Casale, and A. Vigna Taglianti, eds.). Museo Regionale di Scienze Naturali, 261-272.
- Berlese A., 1913. Intorno alle metamorfosi degli insetti. // Redia, 9, 121–136.
- Berlese, A., 1909. Gli insetti, Vol. I, p.1004 . Milano: Società Editrice Libreria.
- Beutel R.G., 1988. Studies of the metathorax of the trout-stream beetle, *Amphizoa lecontei* Matthews (Coleoptera: Amphizoidae): Contribution towards clarification of the systematic position of Amphizoidae. // Int. J. Insect Morphol. Embryol. 17, 63–81.

- Beutel R.G., 1992. Phylogenetic analysis of thoracic structures of Carabidae (Coleoptera). // *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 30, 53–74.
- Beutel R.G., 1993. Phylogenetic analysis of Adephaga (Coleoptera) based on characters of the larval head. // *Systematic Entomology*, 18, 127–147.
- Beutel R.G., 1995b. Phylogenetic analysis of Elateriformia (Coleoptera: Polyphaga) based on larval characters. // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 33, 145–171.
- Beutel R.G., 1999a. Morphology and evolution of the larval head structures of Hydrophiloidea and Histeroidea (Coleoptera: Staphylinidae). // *Tijdschrift voor Entomologie*, 142, 9–30.
- Beutel R.G., 1999b. Phylogenetic analysis of Myxophaga (Coleoptera) with a redescription of *Lepicerus horni* (Lepiceridae). // *Zoologischer Anzeiger*, 237, 291–308.
- Beutel R.G., Friedrich F., 2005. Comparative study of larvae of Tenebrionoidea (Coleoptera: Cucujiformia). // *European Journal of Entomology*, 102, 241–264.
- Beutel R.G., Haas A., 1998. Larval head morphology of *Hydroscapha natans* LeConte, 1874 (Coleoptera, Myxophaga, Hydroscaphidae) with special reference to miniaturization. // *Zoomorphology* 118, 103–116.
- Beutel R.G., Hörnschemeyer T., 2002a. Larval morphology and phylogenetic position of *Micromalthus debilis* LeConte (Coleoptera: Micromalthidae). // *Systematic Entomology*, 27, 169–190.
- Beutel R.G., Hörnschemeyer T., 2002b. Description of the larva of *Rhipsideigma raffrayi* (Coleoptera, Archostemata), with phylogenetic and functional implications. // *European Journal of Entomology*, 99, 53–66.
- Beutel R.G., Ge S., Hörnschemeyer, T., 2008. On the head morphology of *Tetraphalerus*, the phylogeny of Archostemata and the basal branching events in Coleoptera. // *Cladistics*, 24, 270–298.
- Beutel R.G., Maddison D.R., Haas A., 1999. Phylogenetic analysis of Myxophaga (Coleoptera) using larval characters. // *Syst. Entomol.* 24, 171–192.
- Beutel R.G., Pollock D.A., 2000. Larval head morphology of *Phycosecis litoralis* (Pascoe) (Coleoptera, Phycosecidae) with phylogenetic implications. // *Invertebrate Taxonomy*, 14, 825–835.
- Bitsch C, Bitsch J., 2002. The endoskeletal structures in arthropods: cytology, morphology and evolution. // *Arthropod Structure and Development*, 30, 159–177.
- Blair K.G., 1920. Notes on the coleopterous genus *Ischalia* Pascoe (fam. Pyrochroidae), with descriptions of two new species from the Philippine Islands. // *Entomologist's Monthly Magazine*, 56, 133-135.



- Boudreaux H. B., 1979. Significance of intersegmental tendon system in arthropod phylogeny and monophyletic classification of Arthropoda. pp. 551-586. // Gupta A.P. [Ed.]. Arthropod Phylogeny. Van Nostrand Reinhold Company, N.Y., 1-762
- Bousquet Y., H. Goulet, 1984. Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera: Adephaga). // Canadian Journal of Zoology 62: 573-588.
- Böving A.G., 1929b, On the classification of beetles according to larval characters. // Bulletin of the Brooklyn Entomological Society, 24, 55-80.
- Böving A.G., Craighead F.C., 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. // Entomologica Americana. 11, 1-125.
- Breed R.S., 1903. The changes which occur in the muscles of a beetle, *Thymalus marginicollis* Chev., during metamorphosis. // Bull. Mus. comp. Zool., Harv., 40, 317-382.
- Burmeister E. G., 1976. Der Ovipositor der Hydradephaga (Coleoptera) und seine phylogenetische Bedeutung unter besonderer Berücksichtigung der Dytiscidae. // Zoomorphologie, 85, 165-257.
- Calder A.A. et al., 1993. *Austrelater*, gen. nov. (Coleoptera: Elateridae), with a description of the larva and comments on elaterid relationships. // Invertebr. Taxon. 7, 1349-94.
- Chadwick L.E., 1957. The ventral intersegmental thoracic muscles of cockroaches. // Smithsonian Misc. Coll., 131, 1-30.
- Chapuis M.F., Candèze M.E., 1853. Catalogue des larves des Coléoptères, connues jusqu'a ce jour avec la description de plusieurs espèces nouvelles. // Mém. Soc. roy. Sci. Liège, 8, 341-653.
- Chiao E., J.V. McHugh, 2000. Larval Sphindidae (Coleoptera: Cucujoidea): Phylogenetic implications and new descriptions. // Invertebrate Taxonomy. 14, 807-824.
- Craighead F.C., 1916. Determination of Abdominal and Thoracic Areas of Cerambycid Larvae. // Proc. Ent. Soc. Washington, 18, No. 3, 129-144.
- Crampton G.C., 1918. The thoracic sclerites of immature Pterygotan Insects, with notes on the relationships indicated. // Proc. ent. Soc. Washington, 20, 39-69.
- Crome W., 1957. Zur Morphologie und Anatomie der Larve von *Oryctes nasicornis* L. (Col. Dynastidae). // Dt. Entomol. Z. (N. F.) 4, 228-262.
- Crowson R.A., 1938. The metendosternite in Coleoptera: a comparative study. // Trans. Roy. Entomol. Soc. Lond. 87, 397-416.
- Crowson R.A., 1944. Further studies on the metendosternite in Coleoptera. // Trans. Roy. Entomol. Soc. Lond. 94, 273-310.

- Crowson R.A., 1955. The Natural Classification of the Families of Coleoptera. Nathaniel Lloyd, London.
- Crowson R. A., 1978. Problems of phylogenetic relationships in Dryopoidea (Coleoptera). // Entomologica Germanica, 4, 250-257.
- Crowson R.A., 1981. The Biology of Coleoptera. John Murray, London.
- Dajos R., 1977. Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen. 8. Colydiidae et Anommatidae Palearctiques. Masson, Paris, 275 pp.
- Delgado J.A., A.G. Soler, 1996. Morphology and chaetotaxy of the first-instar larva of *Hydraena* (*Phothydraena*) *hernandoi* Fresneda & Lagar (Hydraenidae). // Koleopt. Rdsch., 66, 147–154.
- Doyen J.T., 1972. Familial and subfamilial classification of the Tenebrionoidea (Coleoptera) and a revised generic classification of the Coniintini (Tentyriidae). // Quaestiones Entomologicae, 8, 357-376.
- Doyen J.T., Lawrence J.F., 1979. Relationships and higher classification of some Tenebrionidae and Zopheridae (Coleoptera). // Systematic Entomology, 4, 333–377.
- Doyen J.T., Matthews E.G., Lawrence J.F., 1990. Classification and annotated checklist of the Australian genera of Tenebrionidae (Coleoptera). // Invertebrate Taxonomy, 3 (1989), 229-260.
- Erezyilmaz D.F., 2006. Imperfect eggs and oviform nymphs: a history of ideas about the origins of insect metamorphosis. // Integrative and Comparative Biology, 46 (6), 795-807.
- Erwin T. L., 1985. The taxon pulse: A general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. // In G. E. Ball (ed.), Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants. A volume dedicated to the Memory of Philip Jackson Darlington, Jr. (1904-1983). Dordrecht, Dr W. Junk, 437-472.
- Eschscholtz J.F., 1820. Beschreibung des inneren Skeletts einiger Insekten aus verschiedenen Ordnungen. // Beitr. z. Naturkunde aus den Ostseeprovinzen Russlands, 24-49.
- Friedrich F., Beutel, R.G., 2006. The pterothoracic skeletomuscular system of Scirtoidea (Coleoptera: Polyphaga) and its implications for the relationships of the beetle suborders. // J. Zool. Syst. Evol. Res. 44, 290–315.
- Friedrich F., Farrell B. D., Beutel R. G., 2009. The thoracic morphology of Archostemata and the relationships of the extant suborders of Coleoptera (Hexapoda) // Cladistics, 25(1), p.1-37.
- Ganglbauer L., 1903. Systematisch-koleopterologische Studien. // Münchener Koleopterologische Zeitschrift, 1, 271-319.

- Ge S., Beutel R.G., Yang X.K., 2007. Thoracic morphology of adults of Derodontidae and Nosodendridae and its phylogenetic implications (Coleoptera). // *Syst. Entomol.* 32, 635–667.
- Geisthardt M., 1979. Skelet und Muskulatur des Thorax der Larven und Imagines von *Lamprohiza splendidula* (L.) unter Berücksichtigung der Larve und der weiblichen Imago von *Lampyrus noctiluca* (L.) (Col.: Lampyridae). // *Zool. Jb. Anat.*, 101, 472-536.
- Ghosh S.C., 2007. First record of an aquatic beetle larva (Insecta: Coleoptera) from the Parsora formation (Permo-Triassic), India. // *Palaeontology*, vol. 50, issue 6, 1335-1340.
- Grebennikov V.V., Scholtz C.H., 2003. Larvae and pupae of Dascillidae (Coleoptera): morphological study and discussion of their relationships to Scarabaeoidea and Eulichadidae. // *Insect Systematics and Evolution*, 34, 29–39.
- Grebennikov V.V., Newton A.F., 2009. Good-bye Scydmaenidae, or why the ant-like stone beetles should become megadiverse Staphylinidae sensu latissimo (Coleoptera) // *Eur. J. Entomol.*, 106, 275–301
- Harvey W., 1651. *Disputations touching the generation of animals* [reprint, 1981]. Boston: Blackwell Scientific Publications.
- Hayashi N., 1969. On the larvae of some species of small families of Cucujoidea in Japan (Coleoptera). // *Insecta Matsumurana*, (Supplement), 7, 1-9.
- Henson H., 1946. The theoretical aspect of insect metamorphosis. // *Biological review*, vol. 21, no. 1, 1-14.
- Hetschko A., 1930. Colydiidae. *Coleopterorum Catalogus*. 107, 1-124.
- Hinton H.E., 1948. On the origin and function of the pupal stage. // *Trans. Roy. Ent. Soc. London*, vol. 99, No. 12, 395-408.
- Hinton H.E., 1955. On the structure, function, and distribution of the prolegs of the Panorpoidea, with a criticism of the Berlese-Imms theory. // *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, vol. 106, no. 13, 455-556.
- Hinton H. E., 1955. On the respiratory adaptations, biology, and taxonomy of the Psephenidae, with notes on some related families (Coleoptera). // *Proceedings of the Zoological Society of London*, 125, 543–568.
- Hinton H. E., 1966. Respiratory adaptations of the pupae of beetles of the family Psephenidae. // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 251, 211–245.
- Hlavac T.F., 1972. The prothorax of Coleoptera: origin, major features of variation. // *Psyche*, 79, 123–149.

- Hlavac T.F., 1975. The prothorax of Coleoptera (except Bostrichiformia-Cucujiformia). // Bull. Mus. Comp. Zool. 147, 137–183.
- Ivie M.A., 1985. Phylogenetic studies in Bostrichiformia (Coleoptera). Dissertation. The Ohio State University, Columbus, OH.
- Ivie M.A., 2002. Nosodendridae Erichson 1846. American Beetles, Vol. 2 (ed. by R. H. Arnett, M. C. Thomas, P. E. Skelley & J. H. Frank), CRC Press, Boca Raton, 224-227.
- Jaboulet M-C., 1960. Contribution a` la etude des larves d`Halipilides. // Travaux du Laboratoire de Zoologie et de la Station Aquicole Grimaldi de la Faculter des Sciences de Dijon, 31, 1–46.
- Joshi G.P., 1976. New findings in the endoskeleton of *Oryzaephilus mercator* (Coleoptera: Cucujidae). // Dtsch. Ent. Z., 23, 153-156.
- Kasule F.K., 1966. The subfamilies of the larvae of Staphylinidae (Coleoptera) with keys to the larvae of the British genera of Steninae and Proteininae. // Trans. Roy. Ent. Soc. London, vol. 118, 261-283.
- Kirby W., Spence W., 1828. An introduction to entomology: or, Elements of the natural history of insects: comprising an account of noxious and useful insects, of their metamorphoses, food, stratagems, habitations, societies, motions, noises, hybernation, instinct, etc., etc. with plates. Philadelphia, Lea and Blanchard.
- Kiselyova T., McHugh J.V., 2006. A phylogenetic study of Dermestidae (Coleoptera) based on larval morphology. // Systematic Entomology 31, 469–507.
- Kolbe H.J., 1901. Vergleichend-morphologische Untersuchungen an Coleopteren nebst Grundlagen zu einem System und zur Systematik derselben. // Archiv für Naturgeschichte, 67, 89-150.
- Kovarik P.W., Passoa S., 1993. Chaetotaxy of larval Histeridae (Coleoptera: Hydrophiloidea) based on a description of *Onthophilus nodatus* LeConte. // Annals of the Entomological Society of America, 86, 560–576.
- Lacordaire T., 1859. Histoire naturelle des insectes. Genera des Coleopteres. Tome V, premiere partie. Roret, Paris. 750p.
- Lameree A., 1900. Notes pour la classification des Coléoptères. // Annales de la Société Entomologique de Belgique, 44, 355-377.
- Lawrence J.F., 1980. A new genus of Indo- Australian Gempylodini with notes on the constitution of the Colydiidae (Coleoptera). // Journal of the Australian Entomological Society, 19, 293-310.
- Lawrence J.F., 1988. Rhinorhipidae, a new beetle family from Australia, with comments on the phylogeny of Elateriformia. // Invert. Taxon., 2, 1–53.

- Lawrence J.F., 1991. Order Coleoptera. Immature Insects, Vol. 2. (ed. by F. W. Stehr), pp. 145-298, 434-439. Kendall/Hunt Publishing Co, Dubuque, IA.
- Lawrence J.F., 1994. Review of the Australian Archeocrypticidae (Coleoptera), with Descriptions of a New Genus and Four New Species. // *Invertebrate Taxonomy*, 8, 449-470.
- Lawrence J.F., Newton A.F., 1982. Evolution and classification of Beetles. // *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 261-290.
- Lawrence J.F., Newton A.F., 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. // ed. by J. Pakaluk and S.A. Ślipinski, Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, 779-1006.
- Lee C.-F., M. Satô, W.D. Shepard and M.A. Jäch, 2007. Phylogeny of Psephenidae (Coleoptera:Byrrhoidea) based on larval, pupal and adult characters. // *Systematic Entomology*, 32, 502-538.
- Leschen R.A.B. 1993. Evolutionary patterns of feeding in selected Staphylinoida (Coleoptera): shifts among food textures. // In *Functional Morphology of Insect Feeding* (C.W. Schaefer & R.A.B. Leschen, eds). Proceedings, Thomas Say Publications, ESA, 59-104.
- Lubbock J., 1883. *On the origin and metamorphoses of insects*. London: Macmillan and Co.
- Mac Leay W.S., 1830. Explanation of the comparative anatomy of the thorax in winged insects. // *Zool. Jour. London*, Bd. V, No XVIII.
- Madge R.B., 1980a. Taxonomic notes on *Apatetica* Westwood (Coleoptera, Silphidae), with a review of the species with black elytra. *Oriental Insects*, 13 (1979), 311-321.
- Makarov K.V., 1993. Larvae of ground beetles of the genus *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) of the fauna Russia and neighbouring countries. I. Morphology of larvae. A key to the subgenera. // *Entomol. Rev.*, vol. 72 (4), 94-117.
- Makarov K.V., 1996. Patterns of chaetome modifications in ground-beetle larvae (Coleoptera: Carabidae). // *Acta Soc. Zool. Bohemoslov.*, vol. 60, 391-418.
- Makarov K.V., 2008. Larval chaetotaxy in the genus *Rhysodes* Dalman, 1823 and the position of Rhysodidae within Adephaga (Coleoptera). // *Back to the Roots and Back to the Future. Towards a New Synthesis amongst Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology*. P.101-123.
- Marvillet C., 1960. Contribution a la connaissance des formations squelettiques de la larve de *Riolus* (Coleoptera; Dryopidae). // *Travaux du Laboratoire de Zoologie et de la Station Aquicole Grimaldi de la Faculter des Sciences de Dijon*, 32, 1-66.

- Matsuda R., 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. // Mem. Entmol. Soc. Can. 76, 1–431.
- Muona J., 1993. Review of the phylogeny, classification and biology of the family Eucnemidae (Coleoptera). // Entomologica Scandinavica, Supplement No. 44, 1-133.
- Newton A.F., Jr., Thayer M.K., 1995. Protoselaphinae new subfamily for *Protoselaphus* new genus from Malaysia, with a phylogenetic analysis and review of the Omaliine Group of Staphylinidae including Pselaphidae. // In: Pakaluk, J., and Slipinski, S.A., eds., Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum i Institut Zoologii PAN, 219-320.
- Pakaluk J., 1984. Natural history and evolution of *Lycoperdina ferruginea* (Coleoptera: Endomychidae) with descriptions of immature stages. // Proceedings of the Entomological Society of Washington, 86 (2), 312-325.
- Paulian R., 1944. L'endosquelette thoracique des larves d'insectes. // Memoires du Museum National D'Histoire Naturelle (Nouvelle Serie), 18 (5), 191-218..
- Peck S.B., 1990. Silphidae and the associated families Agyrtidae and Leiodidae. // In: Soil biology guide (D. Dindal, editor). Wiley and Sons, New York, 1113–1158.
- Perris E., 1877. Larves de Coleopteres. // Ann. Soc. linn. Lyon, 22, 259-418; 23, 1-430.
- Peyerimhoff P.de, 1933. Les larves des Coléoptères d'après A.G. Boving et F.C. Craighead et les grands critères de l'ordre. // Annales de la Société Entomologique de France, 102, 77-106.
- Pollock D.A., 1994. Systematic position of Pilipalpinae (Coleoptera: Tenebrionoidea) and composition of Pyrochroidae. // Canadian Entomologist, 126, 515-532.
- Ponomarenko A.G., 1995. The geological history of beetles. // Pakaluk, J., Ślipinski, S.A. (Eds.), Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum i Institut Zoologii PAN, 155-171.
- Ponomarenko A.G., 2003. Ecological evolution of beetles. // Acta zoologica cracoviensia, 46 (suppl.- Fossil Insects), 319-328.
- Poyarkoff E., 1914. Essai d'une theorie de la nymphe des insectes holometaboles. // Arch. Zool. exp. gen., vol.54, 221-265.
- Rousset A., 1969. Morphologie thoracique des larves de Planipennes (Insectes Névroptéroïdes). // Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Serie 12, Tome XI, 97-138.
- Rozen J.G., Jr., 1960. Phylogenetic-systematic study of larval Oedemeridae (Coleoptera). // Misc. Publ. Entomol. Soc. Am., 1, 35-68.
- Ruhnau S., 1986. Phylogenetic relations within the Hydradephaga (Coleoptera) using larval and pupal characters. // Entomologica Basiliensia, 11, 231-271.

- Saalas U., 1917. Die Fichtenkäfer Finnlands. I. // *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, Series A, 8, 1–547.
- Saalas U., 1923. Die Fichtenkäfer Finnlands. II. // *Annales Academiae Scientiarum Fennicae*, Series A, 22, 1–746.
- Satô M., Hatta K., 1988. A new inoepid beetle (Coleoptera, Inoepidae) from the Ryukyu Islands. // *Elytra*, 16, 85-88.
- Schiödte J.C., 1862. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 1, 193-232.
- Schiödte J.C., 1864. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 3, 131-224.
- Schiödte J.C., 1866. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 4.
- Schiödte J.C., 1867. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 4:415-552.
- Schiödte J.C., 1869. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 6:353-378.
- Schiödte J.C., 1870. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 6, 467-536.
- Schiödte J.C., 1872. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 8, 65-226.
- Schiödte J.C., 1873. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 8, 545-564.
- Schiödte J.C., 1874. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 9, 227-376.
- Schiödte J.C., 1876. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 10, 369-458.
- Schiödte J.C., 1878. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 11, 479-598.
- Schiödte J.C., 1880. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 12, 513-598.
- Schiödte J.C., 1883. De metamorphosi Eleutheratorum observations: bidrag til insekternes udviklingshistorie. // *Naturhistorisk Tidsskrift*, (3) 13, 415-426.
- Sehnal F., Svacha P., Zrzavy J., 1996. Evolution of insect metamorphosis. // Gilbert L.I. & Atkinson B.G. (eds.). *Metamorphosis. Postembryonic reprogramming of gene expression in amphibian*

and insect cells. San Diego: Academic Press, 3-58.

- Ślipiński S.A., J.F. Lawrence, 1997. Genera of Colydiinae (Coleoptera: Zopheridae) of the Australo-Pacific region. // *Annales Zoologici* 47, 341-440.
- Ślipiński, S.A., Lawrence J.F., 1999. Phylogeny and classification of Zopheridae *sensu novo* (Coleoptera: Tenebrionoidea) with a review of the genera of Zopherinae (excluding Monommatini). // *Annales Zoologici*, 49, 1–53.
- Snodgrass R.E., 1910. The thorax of the Hymenoptera. // *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 39, 37-91.
- Snodgrass R.E., 1935. *The Principles of Insect Morphology*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Snodgrass R.E., 1954. Insect metamorphosis. // *Smithsonian Misc. Coll.*, vol. 122, no. 9, 124 pp.
- Solodovnikov A.Yu., 2007. Larval chaetotaxy of Coleoptera (Insecta) as a tool for evolutionary research and systematics: less confusion, more clarity. // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45, 120–127.
- Speyer W., 1922. Die muskulatur der larve von *Dytiscus marginatus* L. Ein beitrag zur morphologie des Insektenkörpers. // *Z. wiss. Zool.*, 119, 423-492.
- Van Emden F.I., 1957. The taxonomic significance of the characters of immature insects. // *Annu. Rev. Entomol.*, 2, 91–106.
- Verdu J.R., Galante E., Lumaret J.-P. & Cabrero-Sanudo F.J., 2004. Phylogenetic analysis of Geotrupidae based on larvae. // *Systematic Entomology*, 29, 509-523.
- Verhoeff K.W., 1923. Beitrage zur Kenntnis der Coleopteren-Larven mit besonderer Berücksichtigung der Clavicornia. // *Archiv für Naturgeschichte*, 89, 1-109.
- Viedma M.G. de, 1966. Contribucion al conocimiento de las larvas de Melandryidae en Europa (Coleoptera). // *Eos*, 4, 483-506.
- Wigglesworth V.B., 1954. *The physiology of insect metamorphosis*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Young D.K., 1975. A revision of the family Pyrochroidae (Coleoptera: Heteromera) for North America based on the larvae, pupae, and adults. // *Contributions of the American Entomological Institute*, 11, 1–39.



- Young D.K., 1984. *Anisotria shooki*, a new genus and species of Pedilinae (Coleoptera, Pyrochroidae), with a note on the systematic position of *Lithomacratia* Wickham and a key to genera. // Coleopterist Bulletin, 38, 201-208.
- Young D.K., 1985. Description of the larva of *Ischalia vancouverensis* Harrington (Coleoptera: Anthicidae: Ischaliinae), with observation on the systematic position of the genus. // The Coleopterists Bulletin, 39, 201–206.
- Young D.K., Pollock D.A., 1991. Description of the mature larva of *Pedilus flabellatus* (Coleoptera, Pyrochroidae: Pedilinae), with phylogenetic implications of the discovery. // Canadian Journal of Zoology, 69, 2234-2238.
- Zaitsev A.A., 2008. Thoracic endoskeleton of carabid larvae (Coleoptera, Carabidae). // Back to the Roots and Back to the Future. Towards a New Synthesis amongst Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology Proceedings of the XIII European Carabidologists Meeting, Blagoevgrad, 159-171.

**Приложение 1. Схемы строения эндоскелета груди личинок Coleoptera**

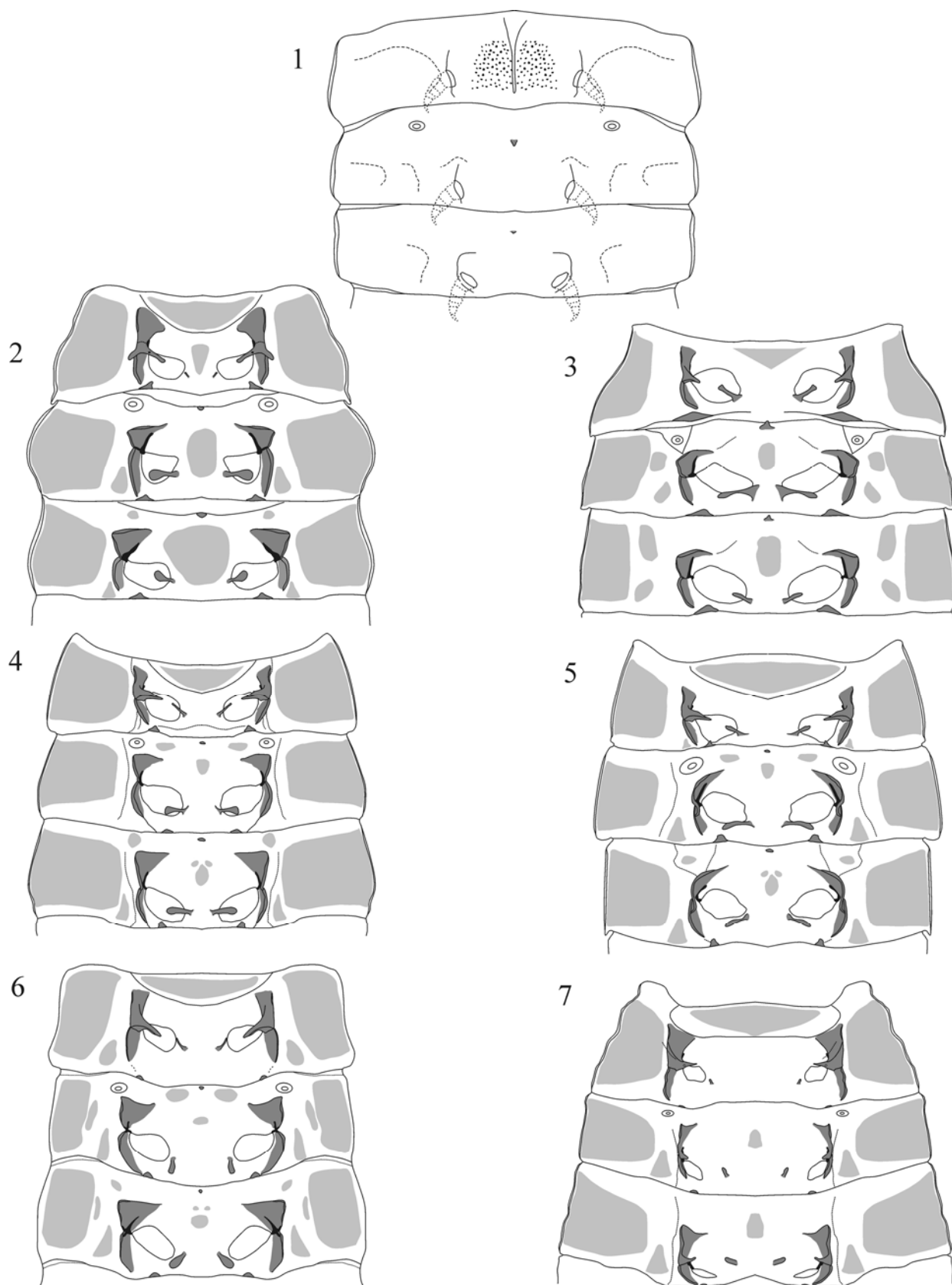


Рис. 1-7. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 1 - *Cupes concolor*; 2 - *Loricera pilicornis*; 3 - *Pelophila borealis*; 4 - *Carabus nemoralis*; 5 - *C. prometheus*; 6 - *Calosoma auropunctatum*; 7 - *Cychrus caraboides*.

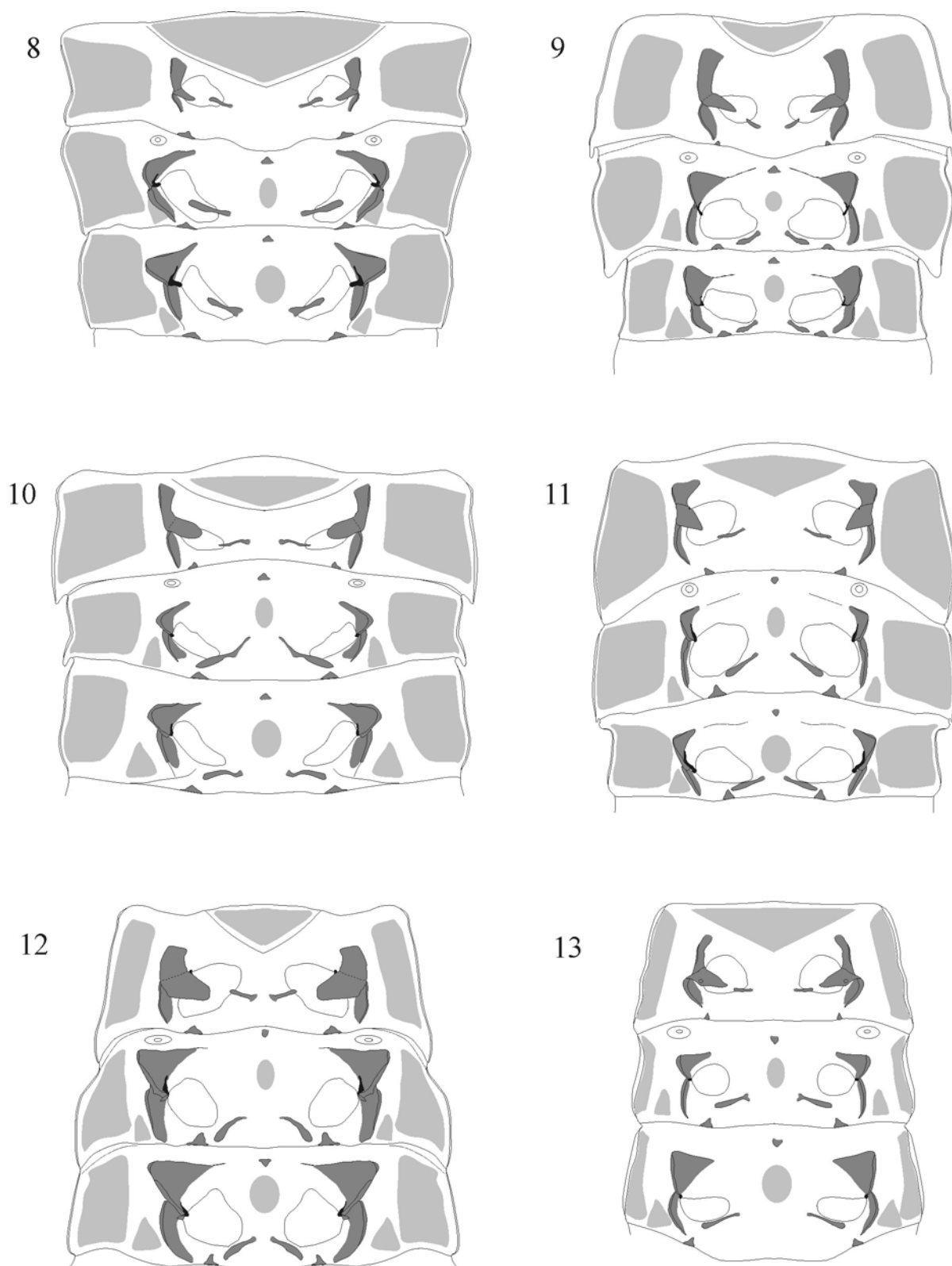


Рис. 8-13. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 8 - *Platynus assimile*; 9 - *Agonum muelleri*; 10 - *Zabrus tenebrionoides*; 11 - *Ophonus asureus*; 12 - *Harpalus rufipes*; 13 - *Anisodactylus binotatus*.

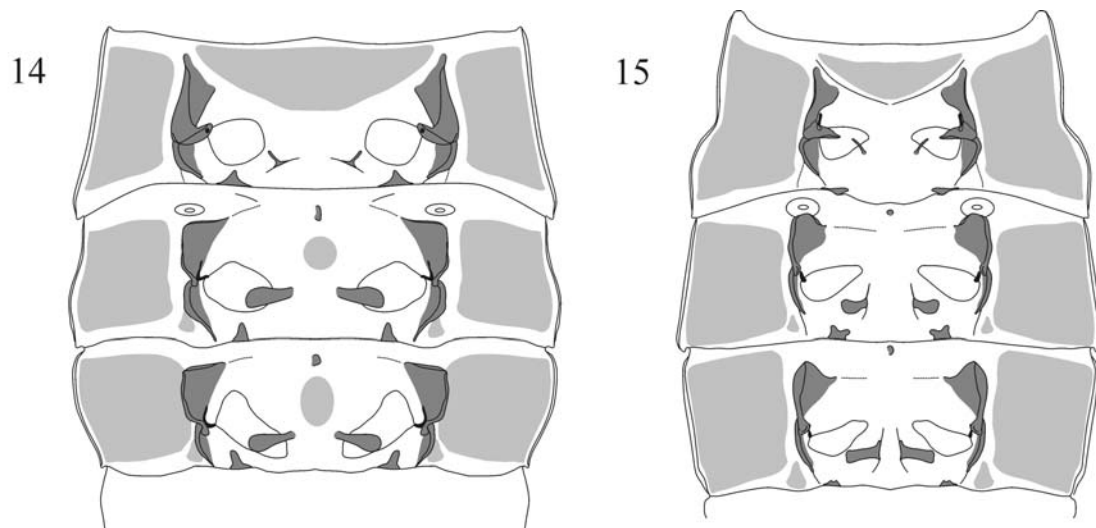


Рис.14-15. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 14 - *Broscus* sp.; 15 - *Scarites terricola*.

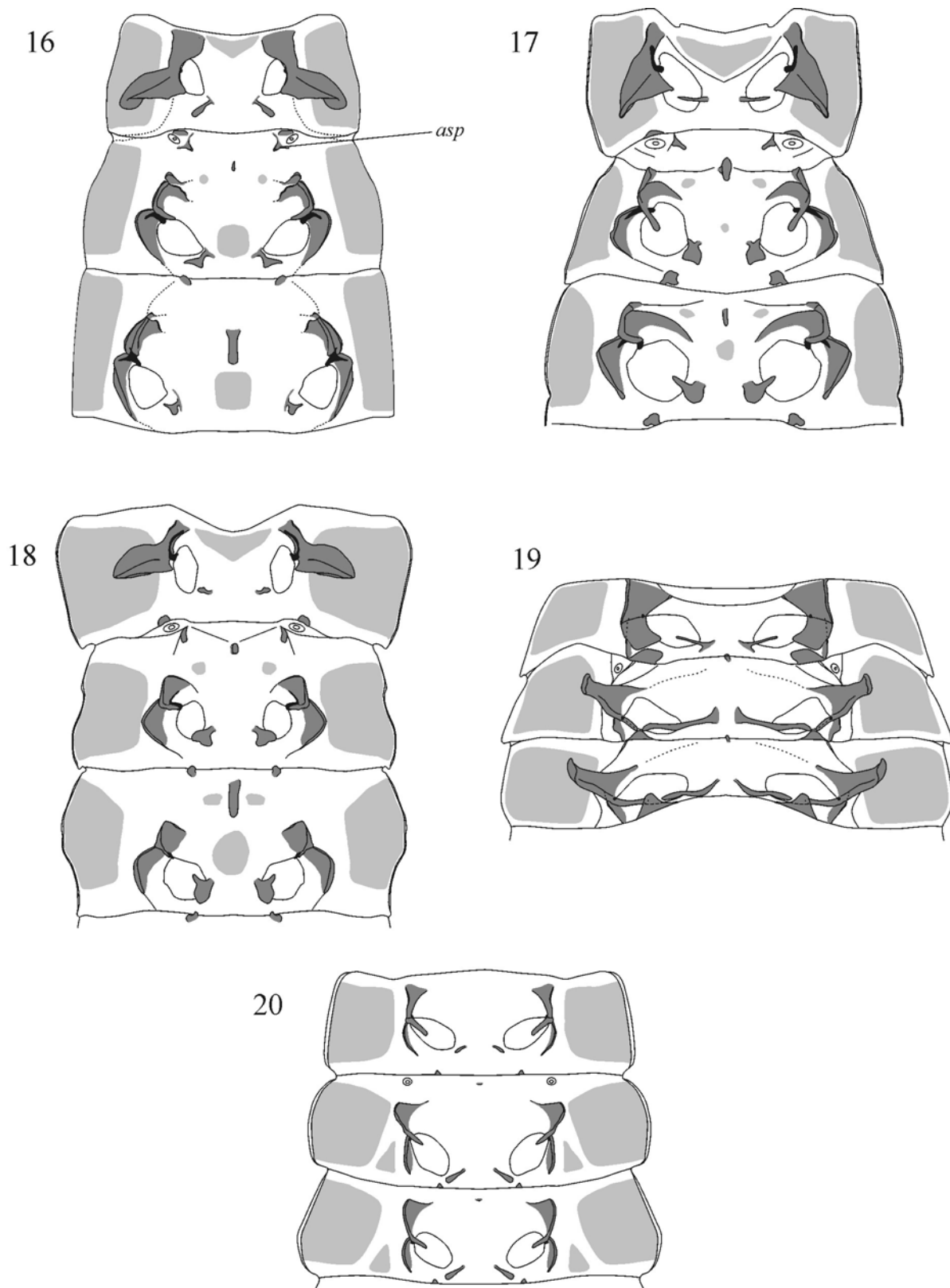


Рис.16-20. Строение эндоскелета груди личинок Carabidae. 16 - *Cicindela campestris*; 17 - *Megacephala euphratica*; 18 - *Lophyridia littoralis*; 19 - *Orthogonius* sp.; 20 - *Trachypachus holmbergi*.

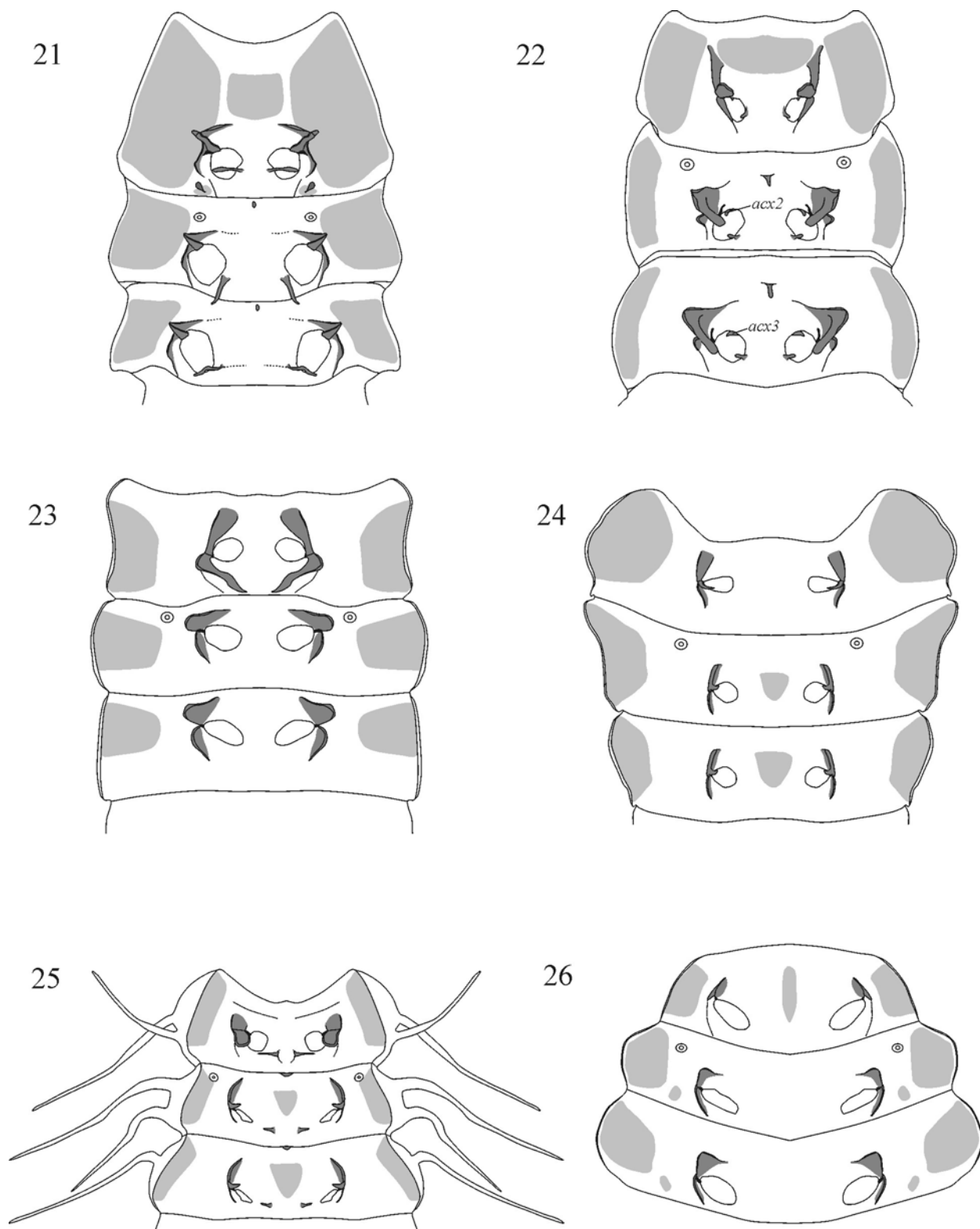


Рис. 21-26. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 21 - *Dytiscus marginalis*; 22 - *Dineutus* sp.; 23 - *Noterus crassicornis*; 24 - *Haliphus* sp.; 25 - *Peltodytes caesus*; 26 - *Rhysodes comes*.

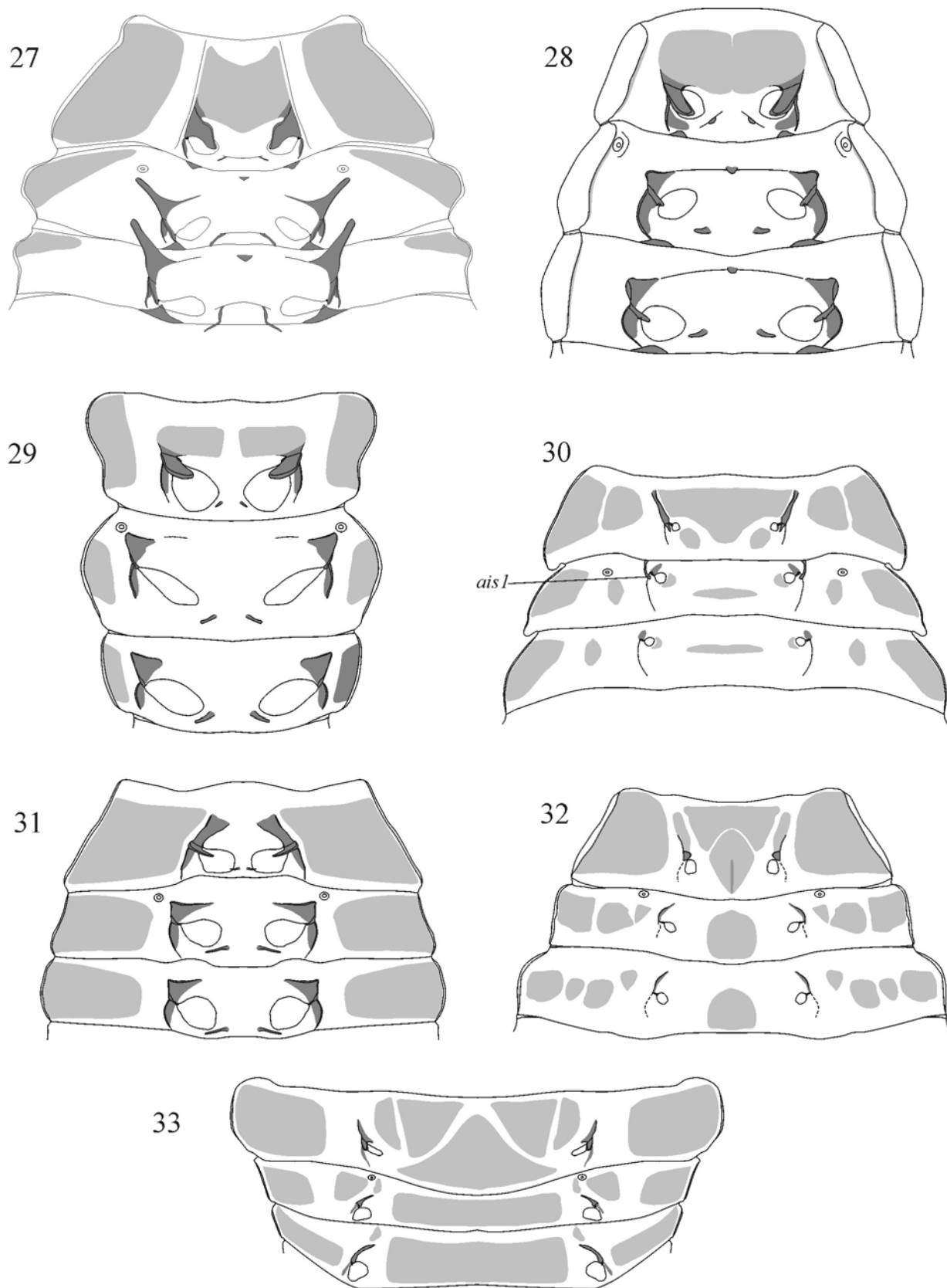


Рис. 27-33. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 27 - *Hydrochara caraboides*; 28 - *Berosus luridus*; 29 - *Enochrus melanocephalus*; 30 - *Sphaeridium scarabaeoides*; 31 - *Helophorus* sp.; 32 - *Niponius osoriiceps*; 33 - *Hololepta* sp.



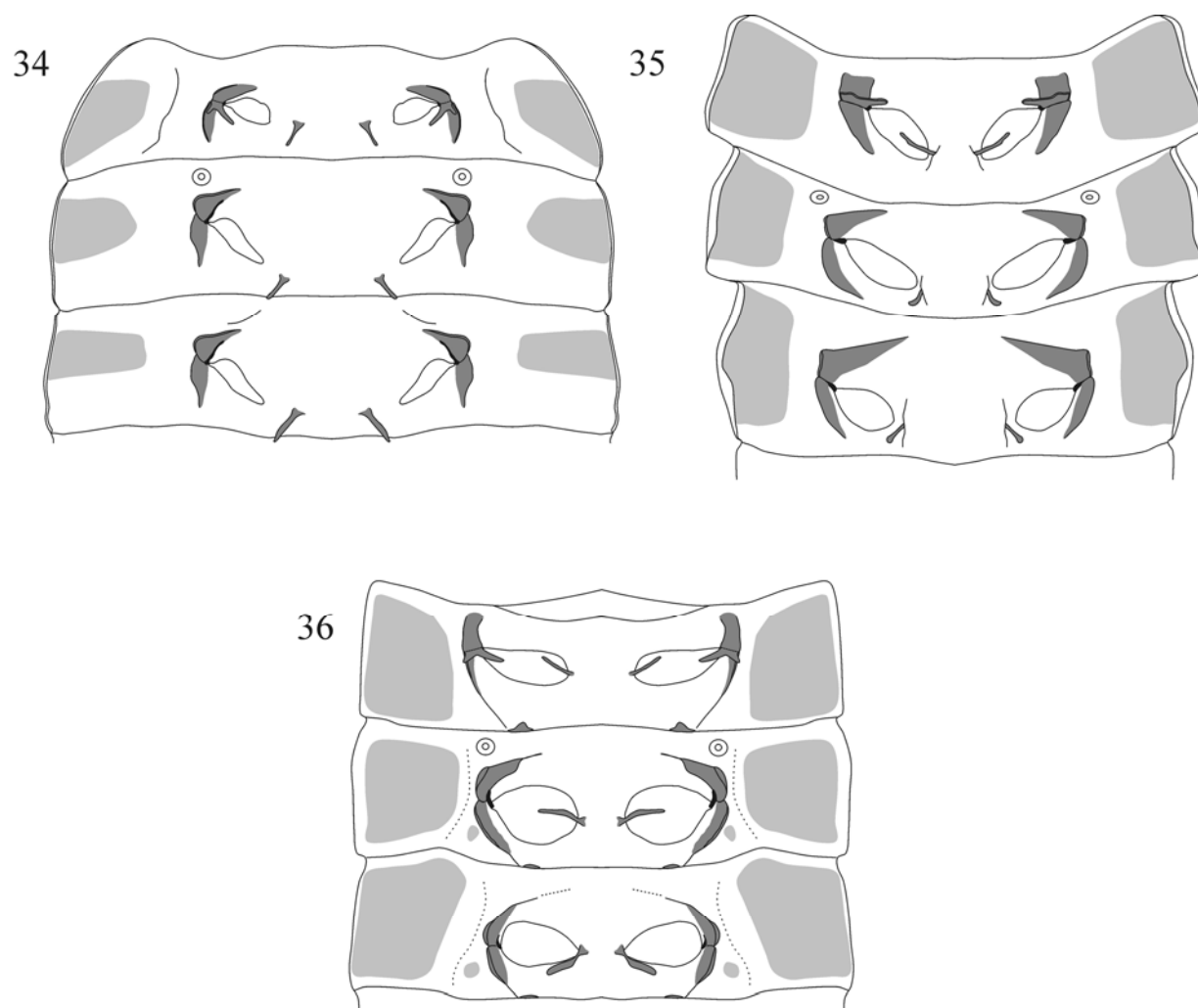


Рис. 34-36. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 34 - *Anisotoma humeralis*;  
35 - *Catops* sp.; 36 - *Scaphidium quadrimaculatum*.

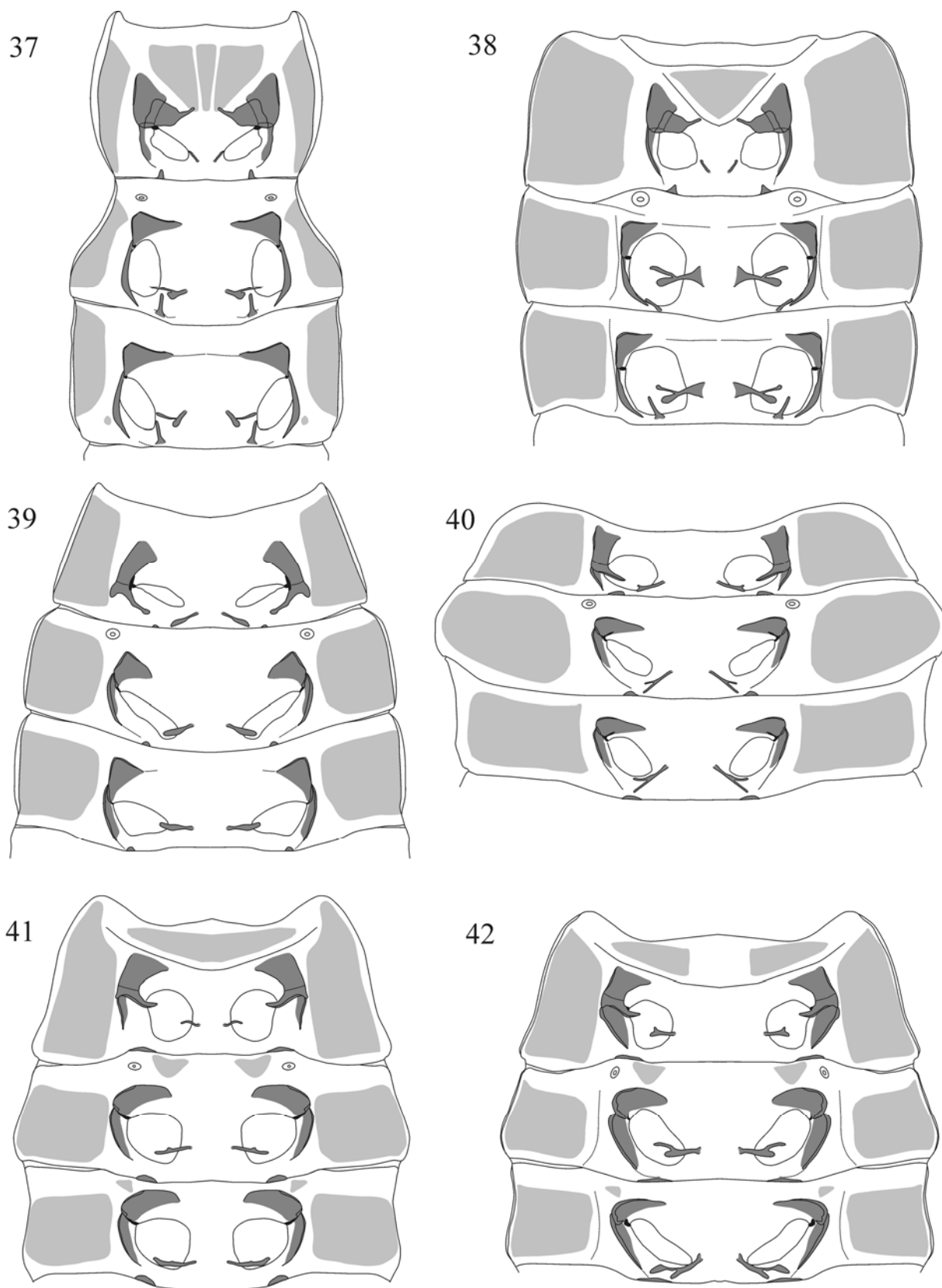


Рис. 37-42. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 37 - *Philonthus decorus*; 38 - *Ocyopus* sp.; 39 - *Nodynus leucofasciatus*; 40 - *Thanatophilus terminatus*; 41 - *Nicrophorus fossor*; 42 - *Silpha perforata*.

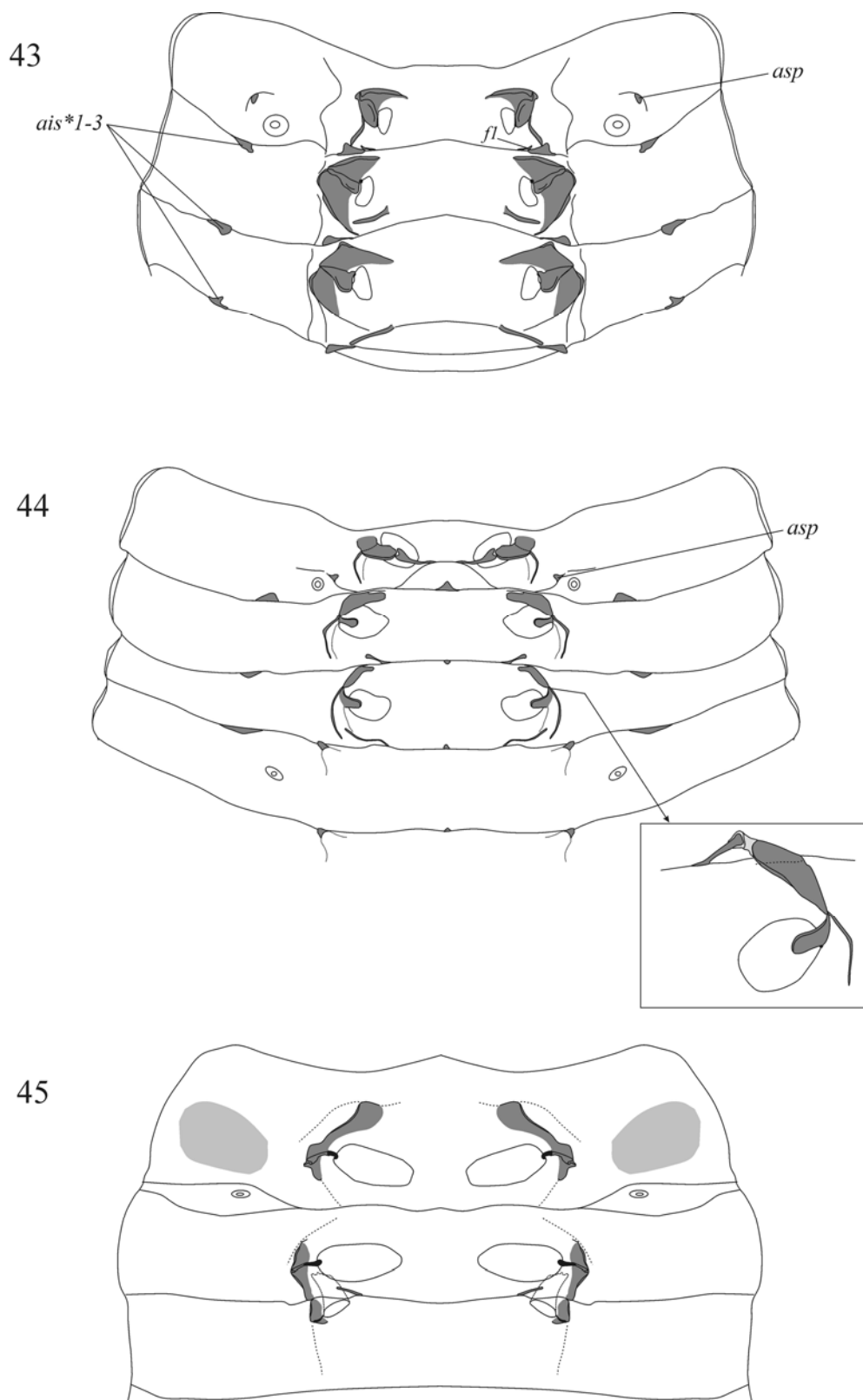


Рис. 43-45. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 43 - *Cetonia aurata*; 44 - *Prismognathus subaeneus*; 45 - Passalidae gen. sp.

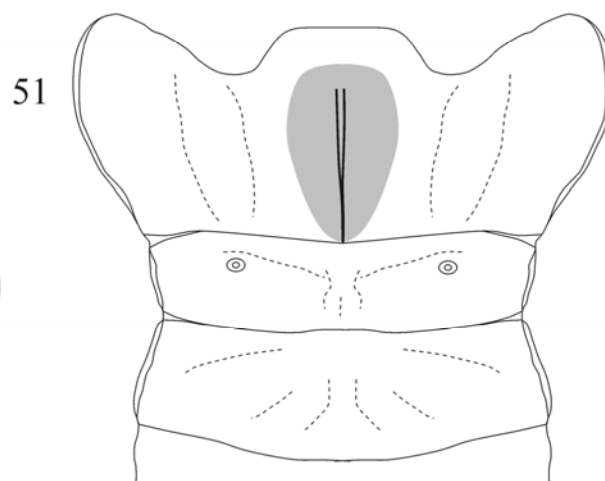
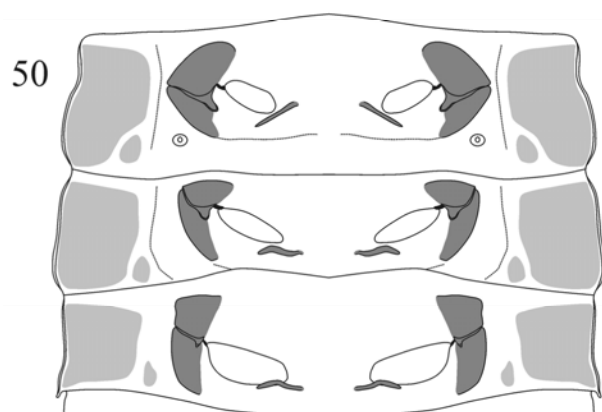
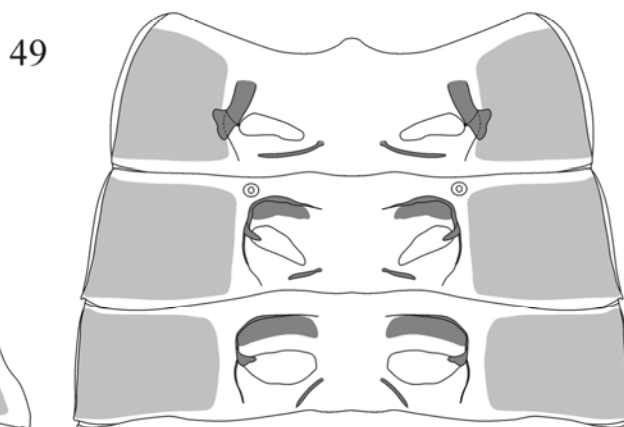
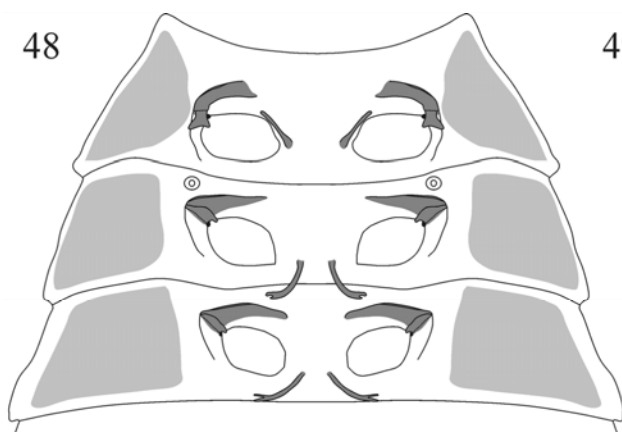
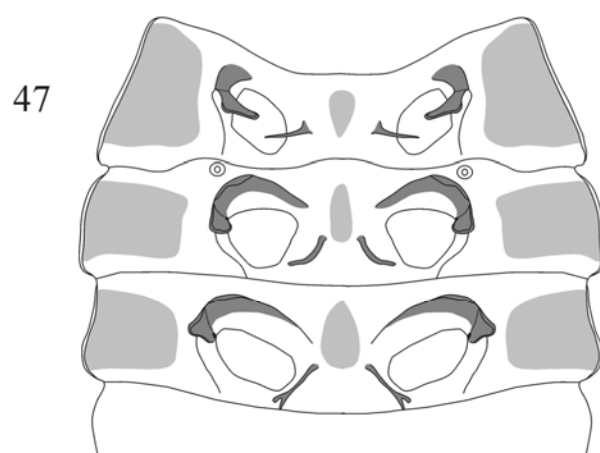
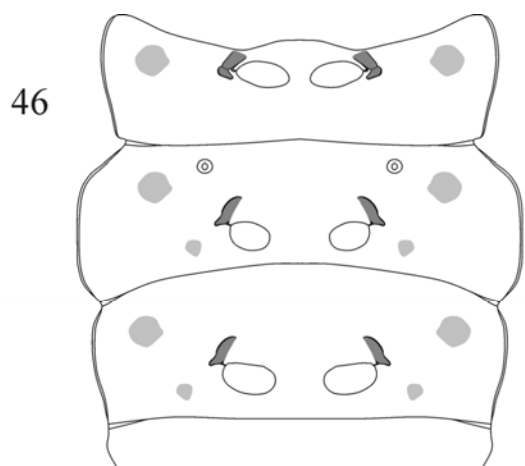


Рис. 46-51. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 46 - *Eucinetus haemorrhous*; 47 - *Elodes* sp.; 48 - *Sacodes protecta*; 49 - *Microcara testacea*; 50 - *Dascillus cervinus*; 51 - *Agrilus* sp.

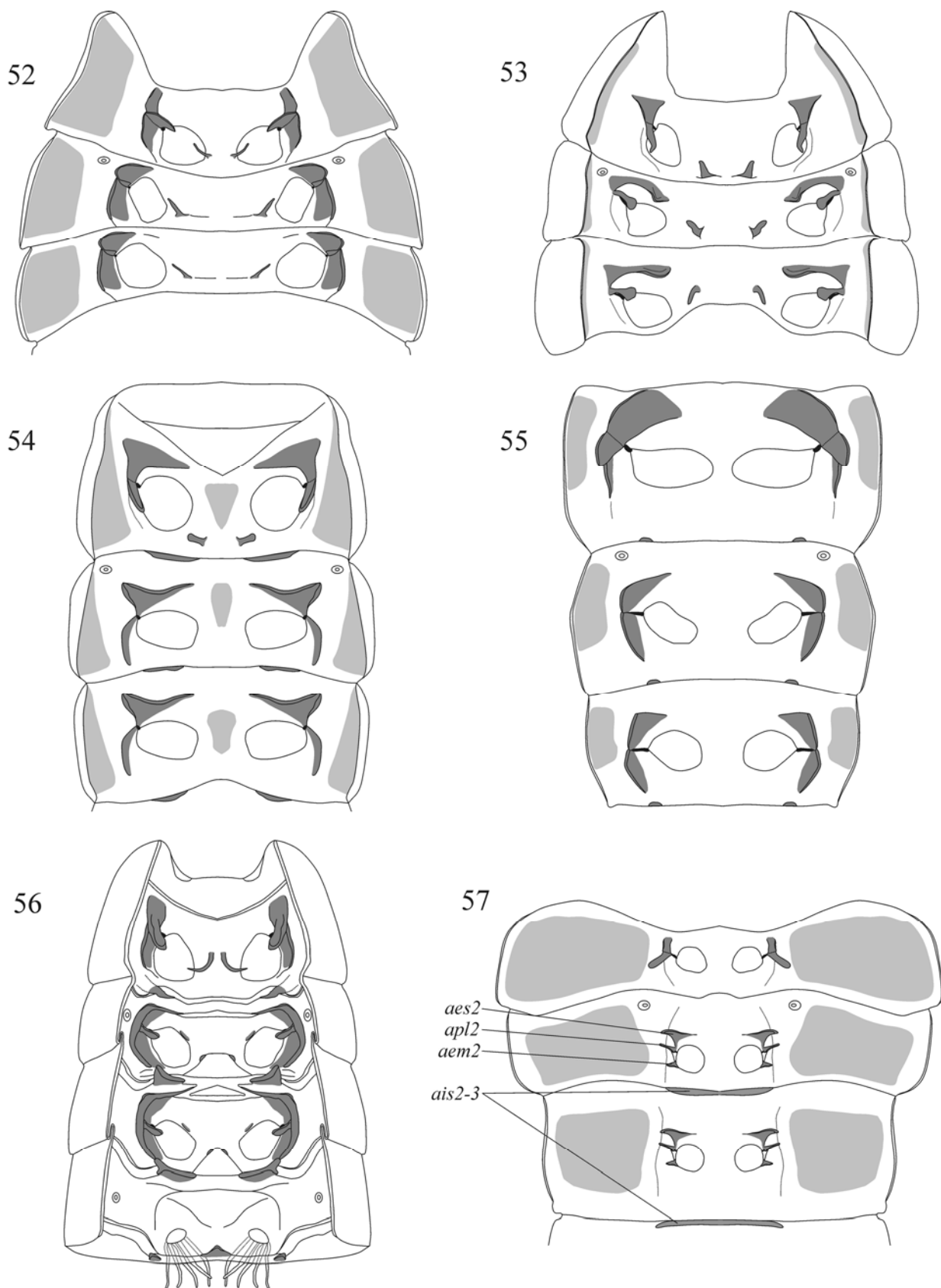


Рис. 52-57. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 52 - *Cytilus sericeus*; 53 - *Psepheninae* gen. sp.; 54 - *Potamophilus acuminatus*; 55 - *Heterocerus* sp.; 56 - *Eulichas* sp.; 57 - *Zenoa* sp.

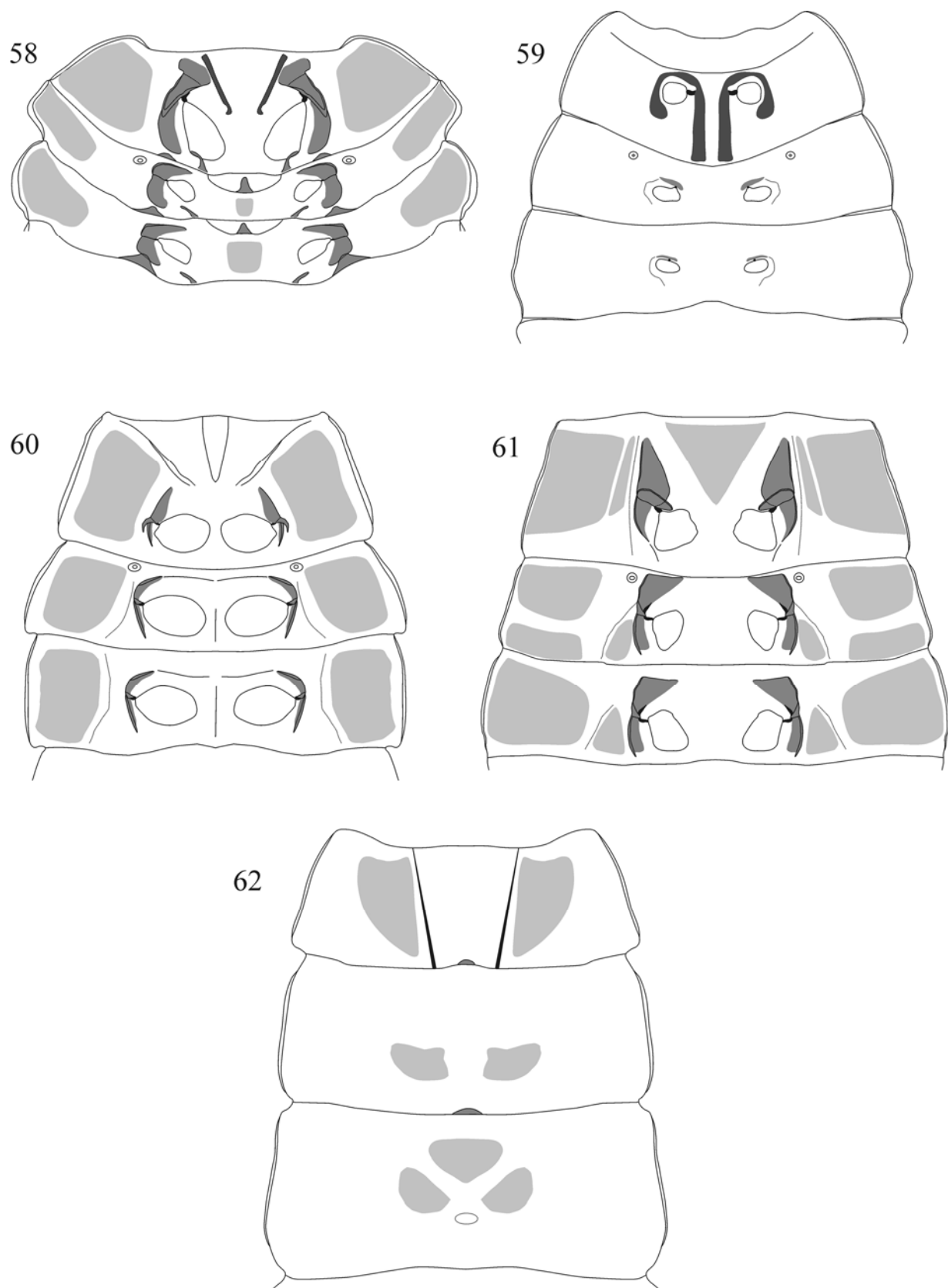


Рис. 58-62. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 58 - *Cerophytum elateroides*; 59 - *Aulonothroscus brevicollis*; 60 - *Drapetes biguttatus*; 61 - *Adelocera* sp.; 62 - *Microrhagus* sp.

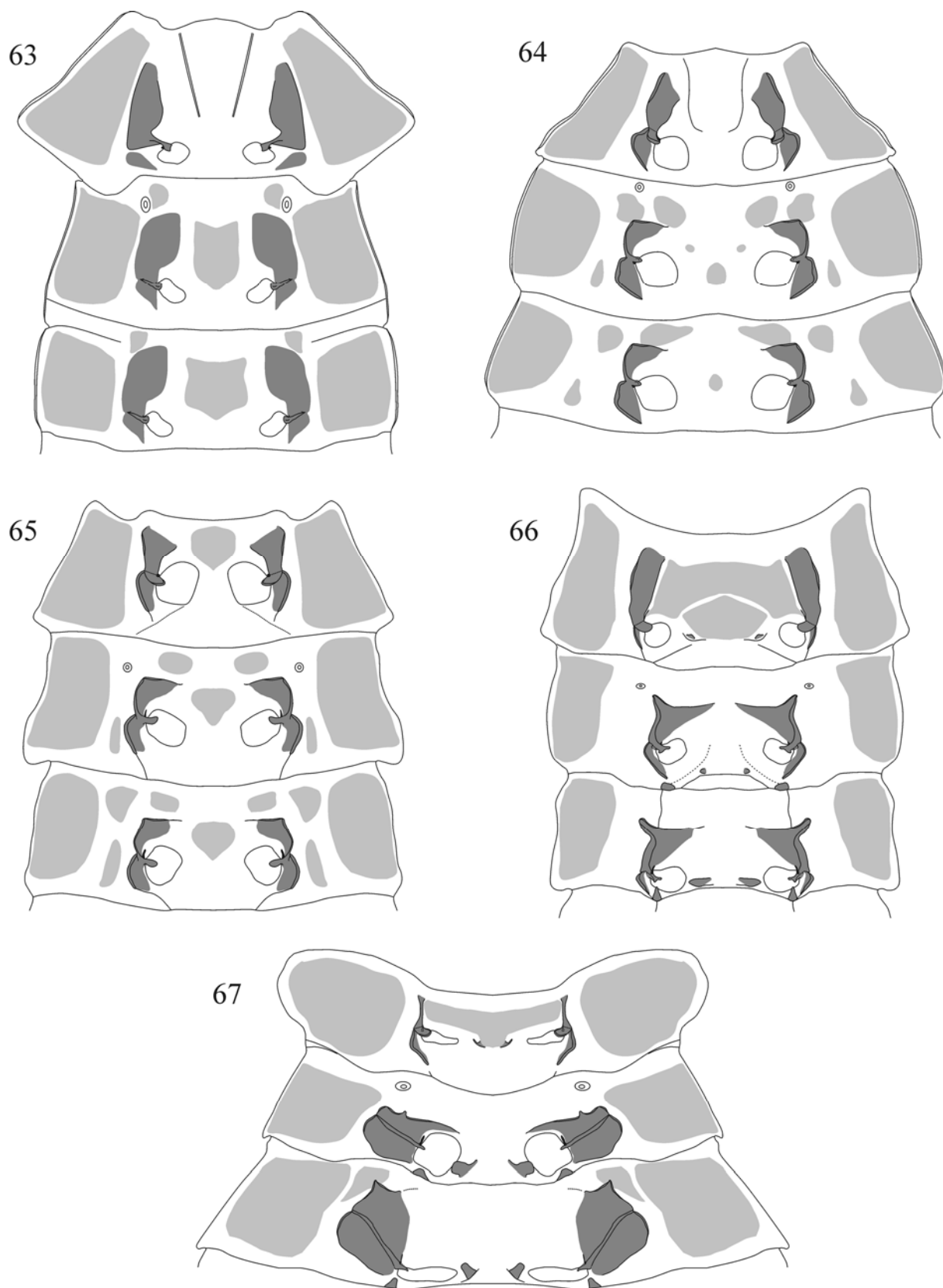


Рис. 63-67. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 63 - *Duliticola* sp.;  
 64 - *Lycus* sp.; 65 - *Macrolycus* sp.; 66 - *Lampyrus noctiluca*; 67 - *Lamprohiza splendidula*.

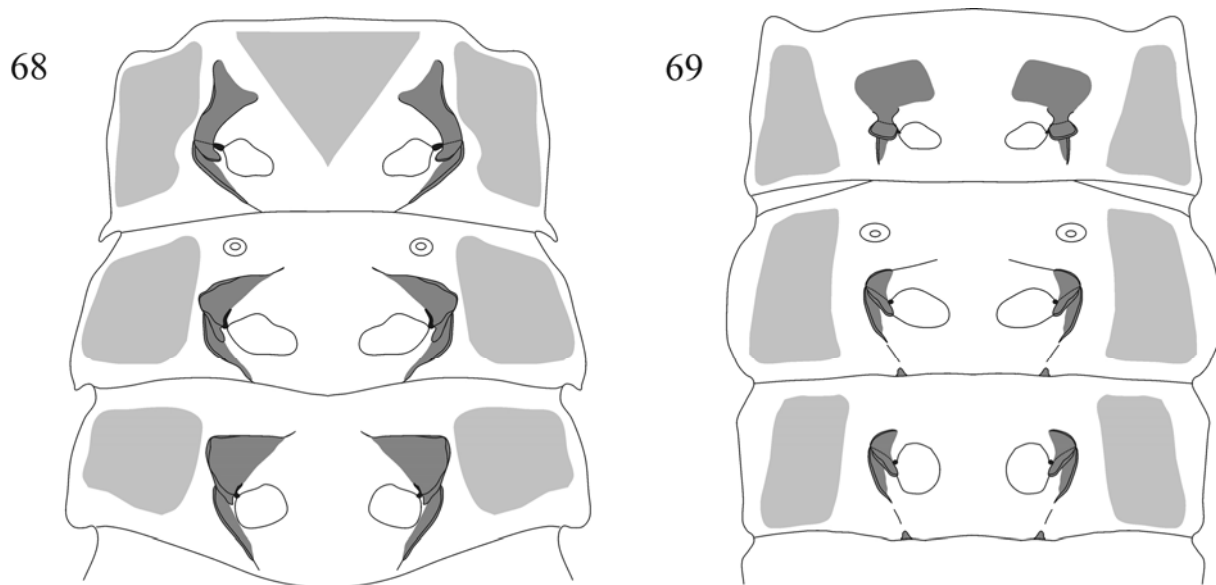


Рис. 68-69. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 68 - *Drilus concolor*; 69 - *Cantharis rustica*.



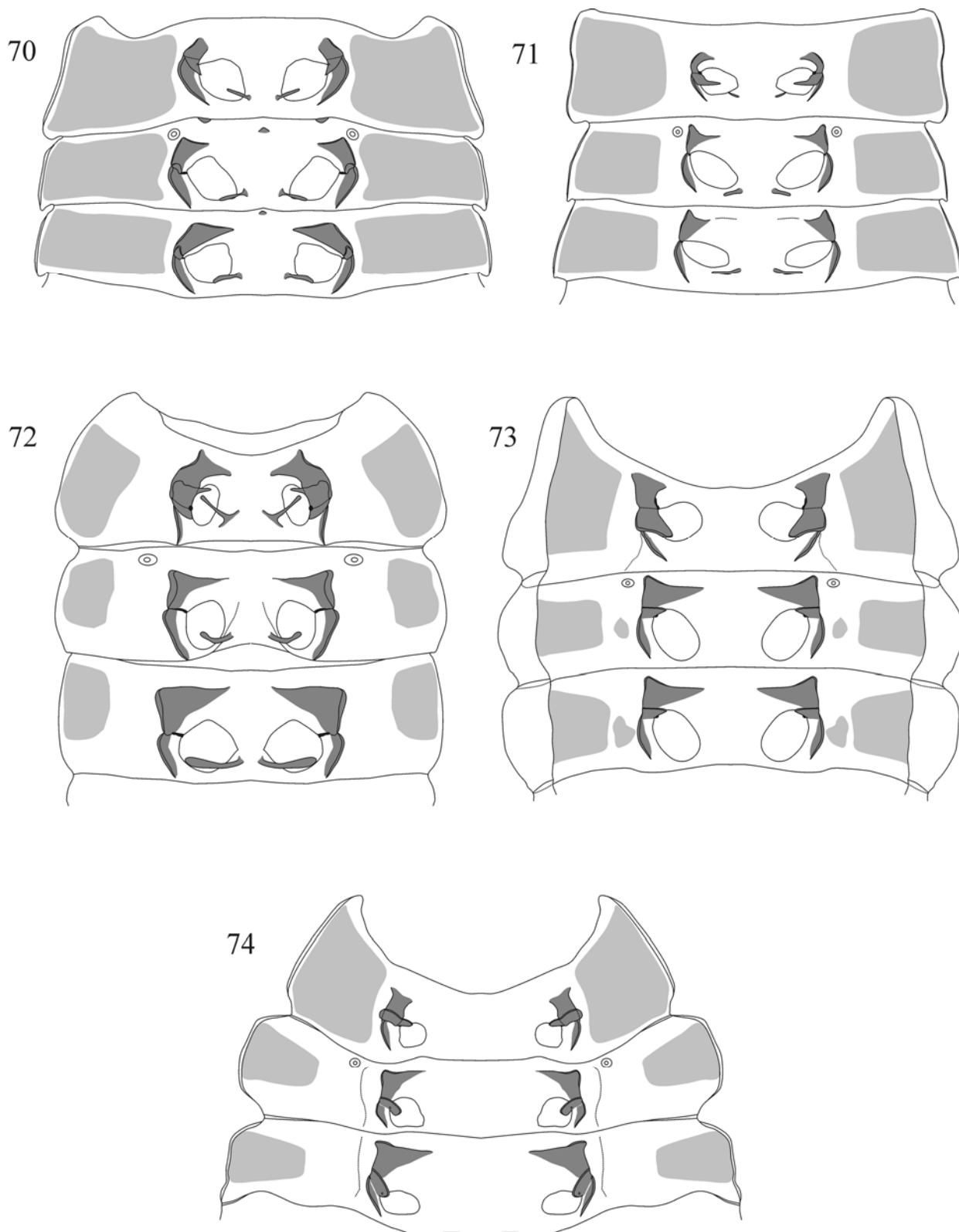


Рис. 70-74. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 70 - *Nosodendron asiaticum*; 71 - *Megatoma* sp.; 72 - *Dermestes vorax*; 73 - *Orphilus niger*; 74 - *Thylodrias contractus*.

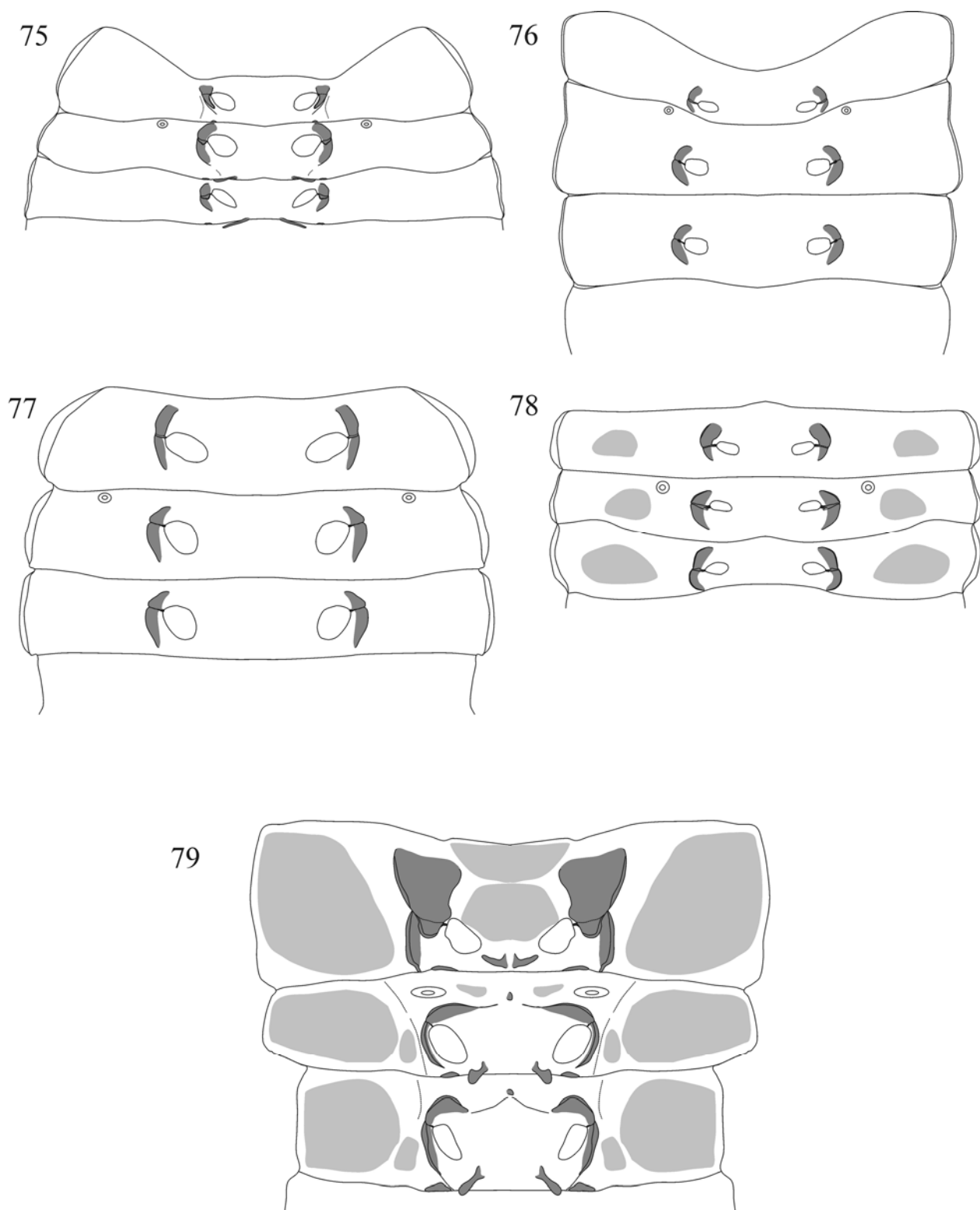


Рис. 75-79. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 75 - *Endecatomus lanatus*; 76 - *Dorcatoma* sp.; 77 - *Priobium carpini*; 78 - *Niptus hololeucus*; 79 - *Hylecoetus dermestoides*.

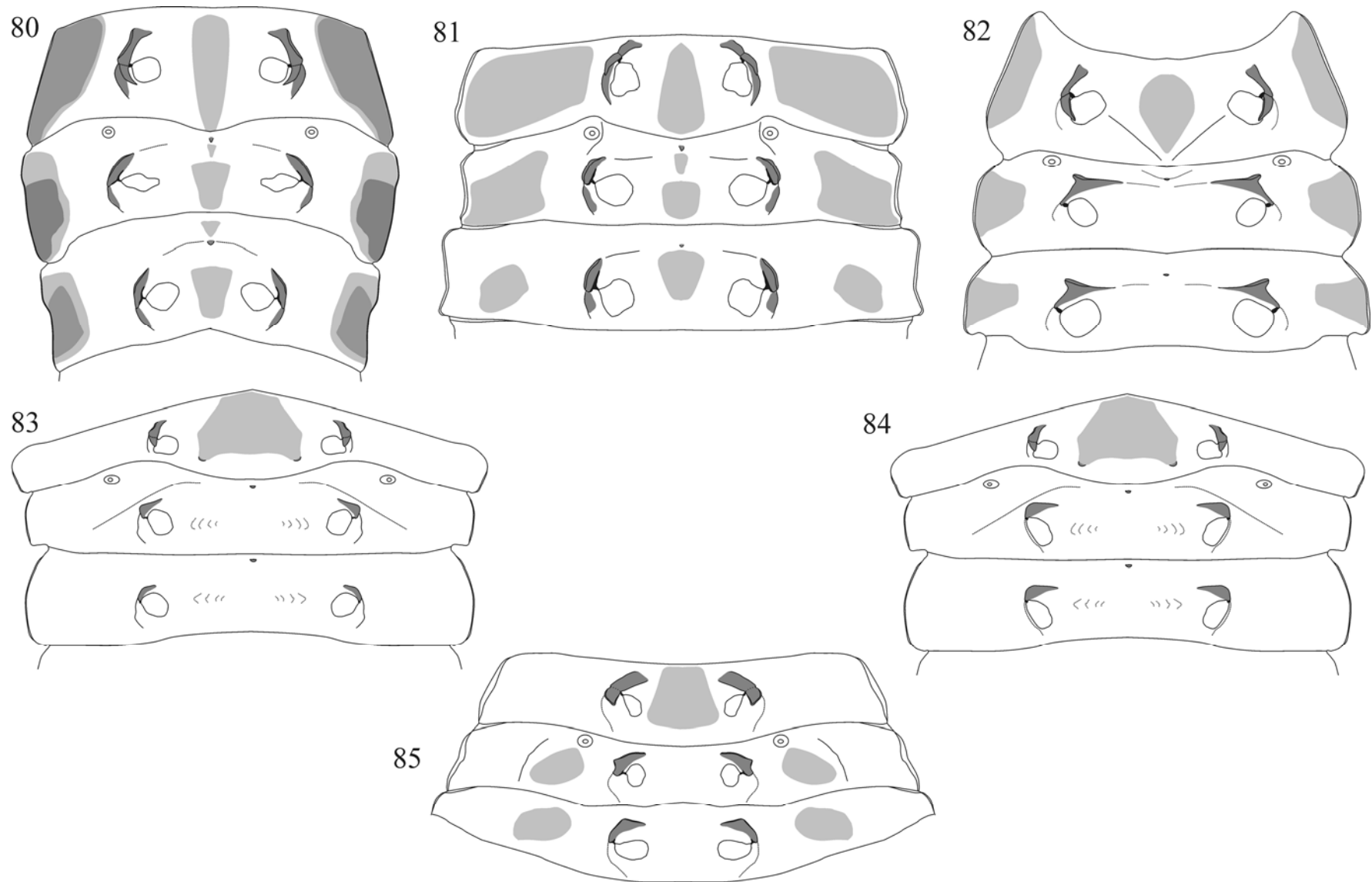


Рис. 80-85. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 80 - *Temnochila japonica*; 81 - *Leperina squamulosa*; 82 - *Grynocharis oblongus*; 83 - *Ostoma ferrugineum*; 84 - *Peltis grossum*; 85 - *Thymalus marginicollis*.

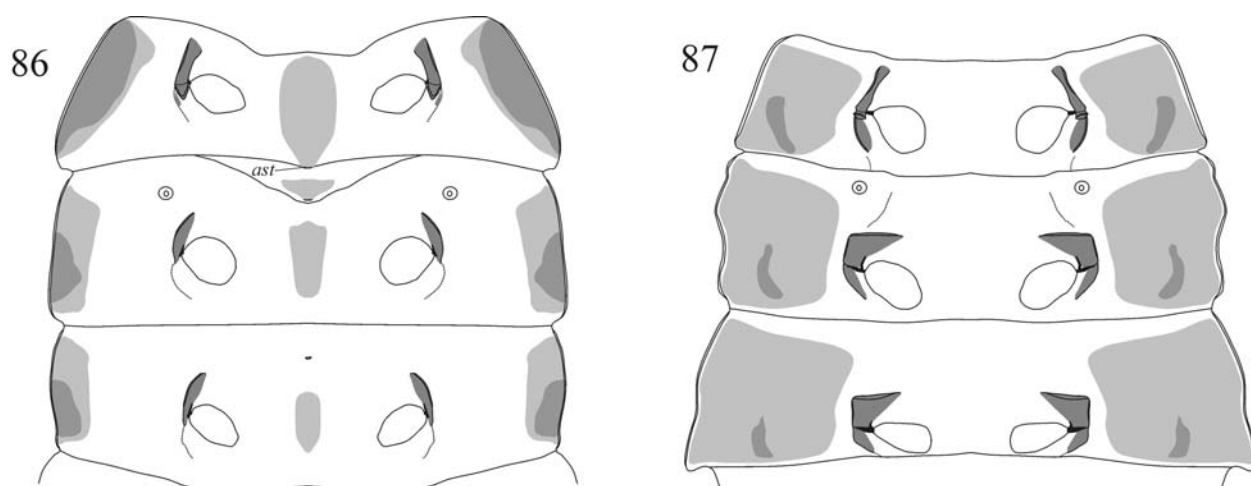


Рис. 86-87. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 86 - *Clerus* sp.;  
87 - *Malachius viridis*.

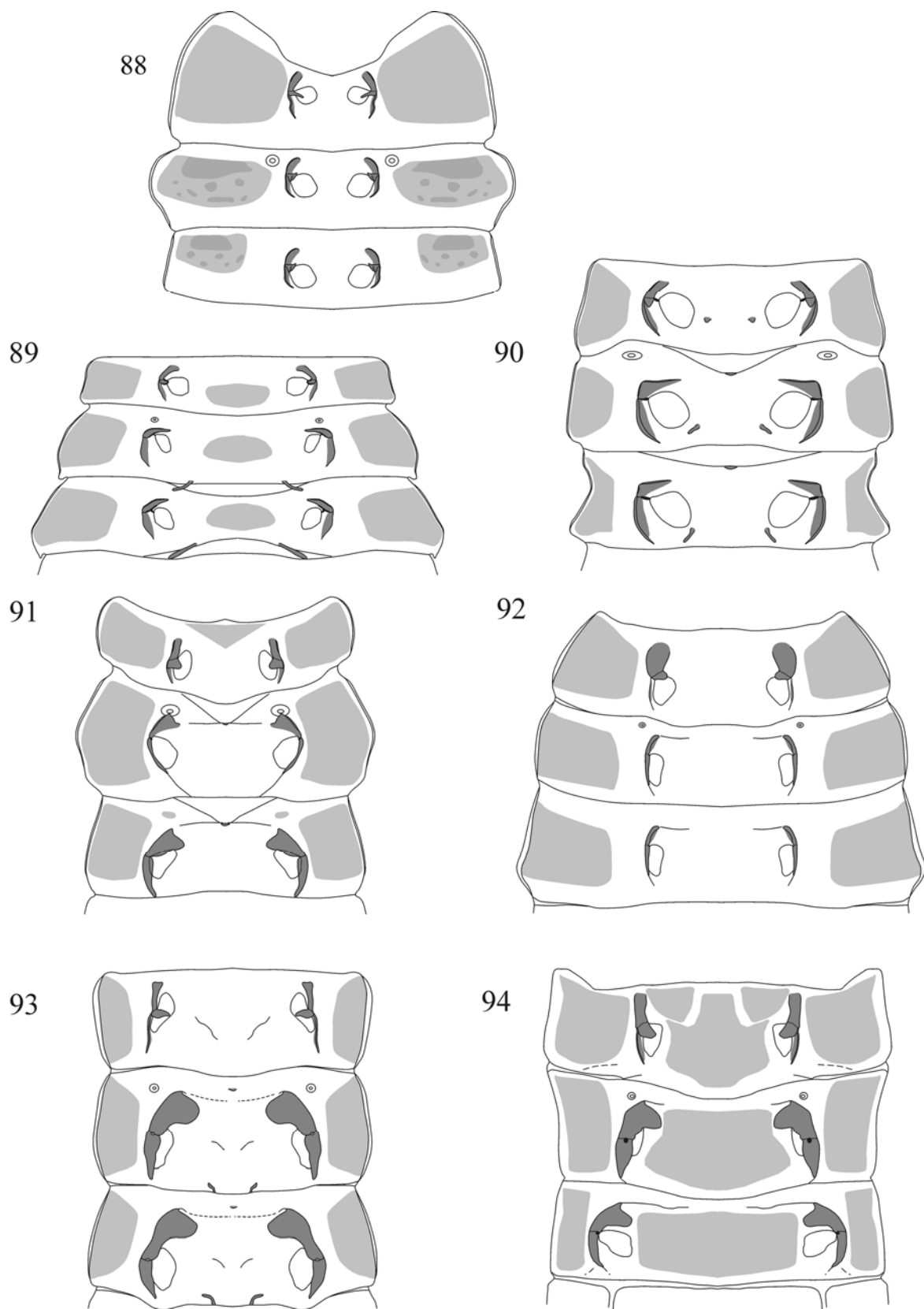


Рис. 88-94. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 88 - *Sphindus* sp.; 89 - *Glischrochilus quadripunctatus*; 90 - *Rhizophagus* sp.; 91 - *Dendrophagus crenatus*; 92 - *Laemophloeus* sp.; 93 - *Platusus* sp.; 94 - *Cucujus haematodes*.

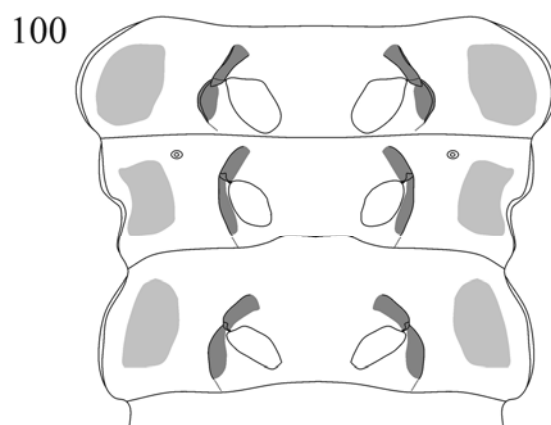
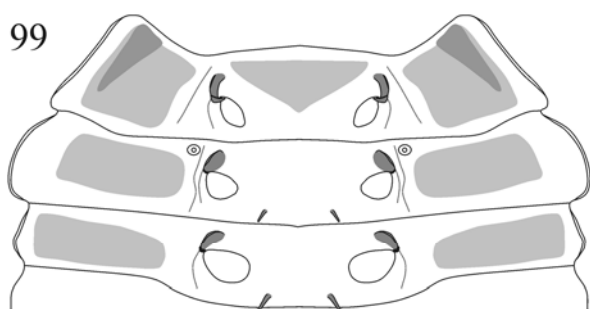
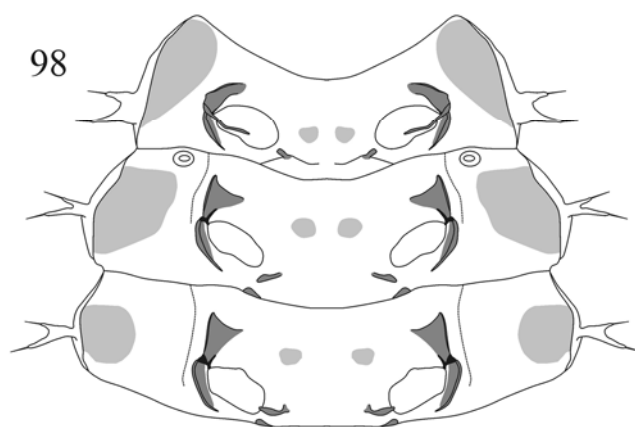
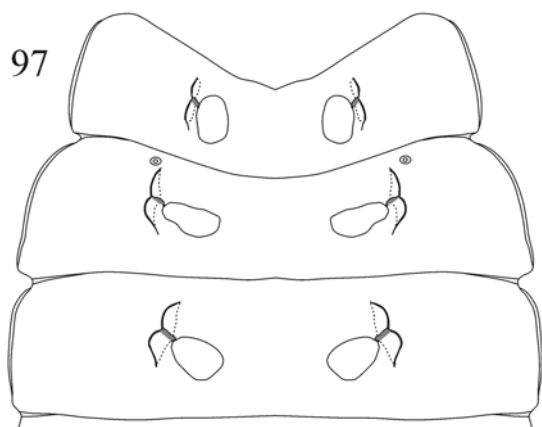
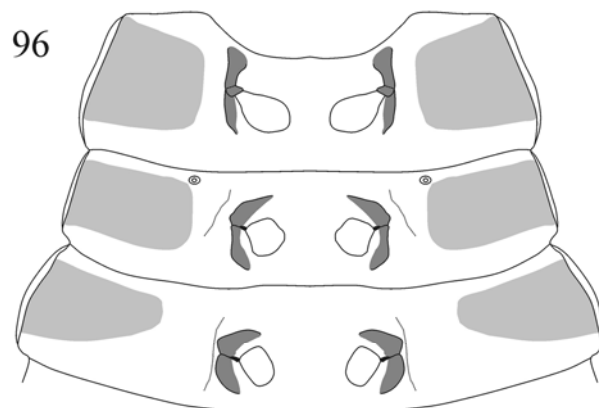
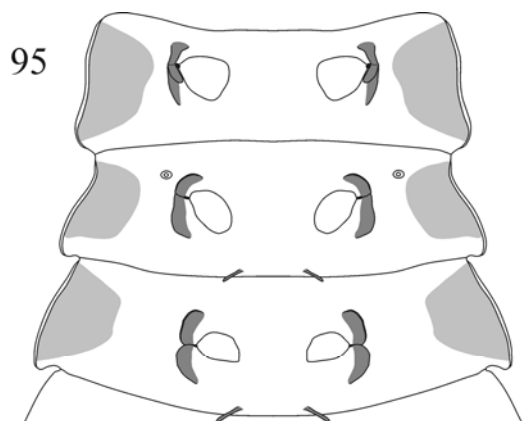


Рис. 95-100. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 95 - *Cryptophagus* sp.; 96 - *Byturus tomentosus*; 97 - *Cerylon* sp.; 98 - *Adalia* sp.; 99 - *Arthrolips* sp.; 100 - *Corticaria* sp.

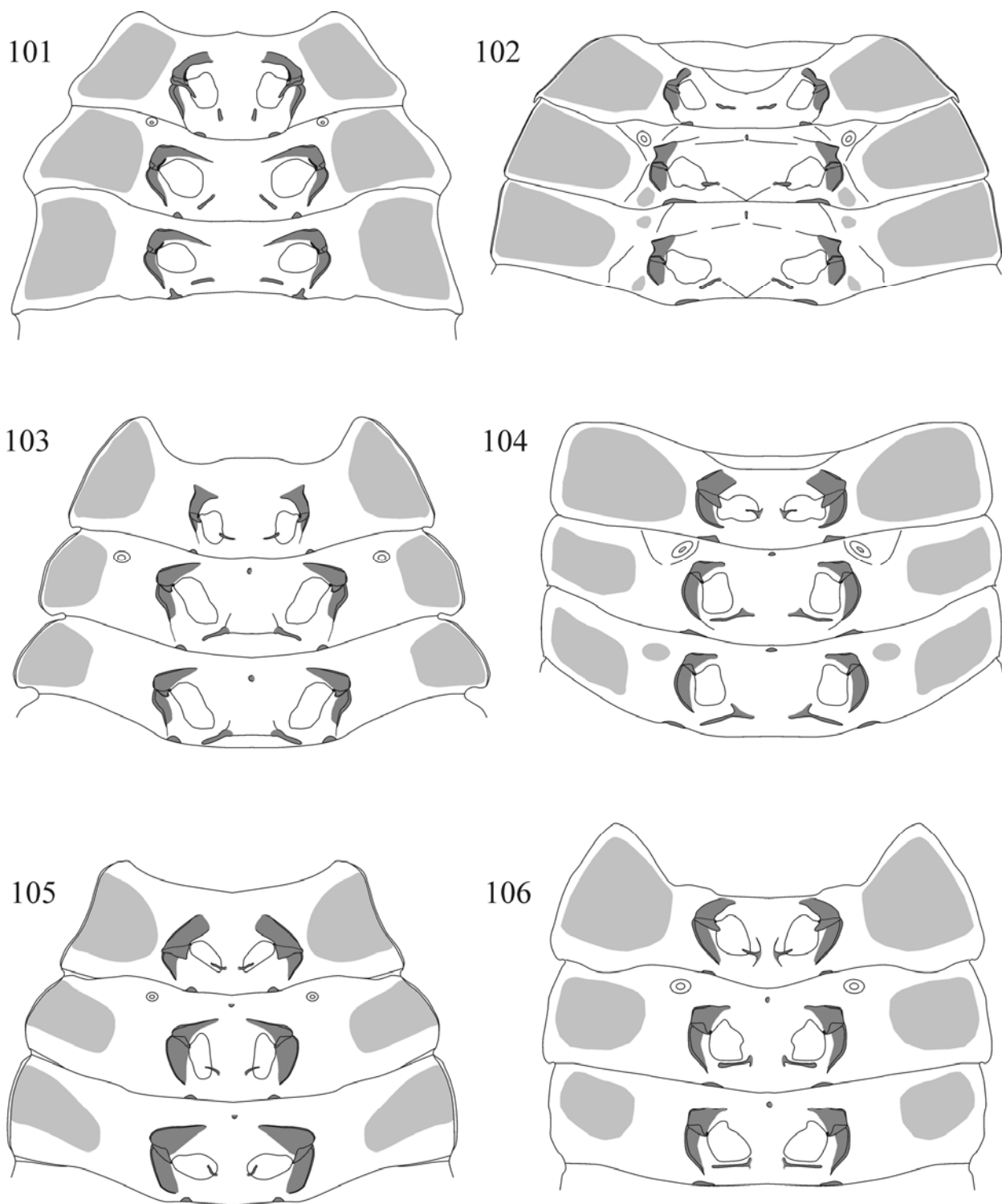


Рис. 101-106. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 101 - *Mycetina marginata*; 102 - *Gibbifer californicus*; 103 - *Triplax aenea*; 104 - *Megalodacne bellula*; 105 - *Aulacochilus luniferus*; 106 - *Episcapha morawitzi*.

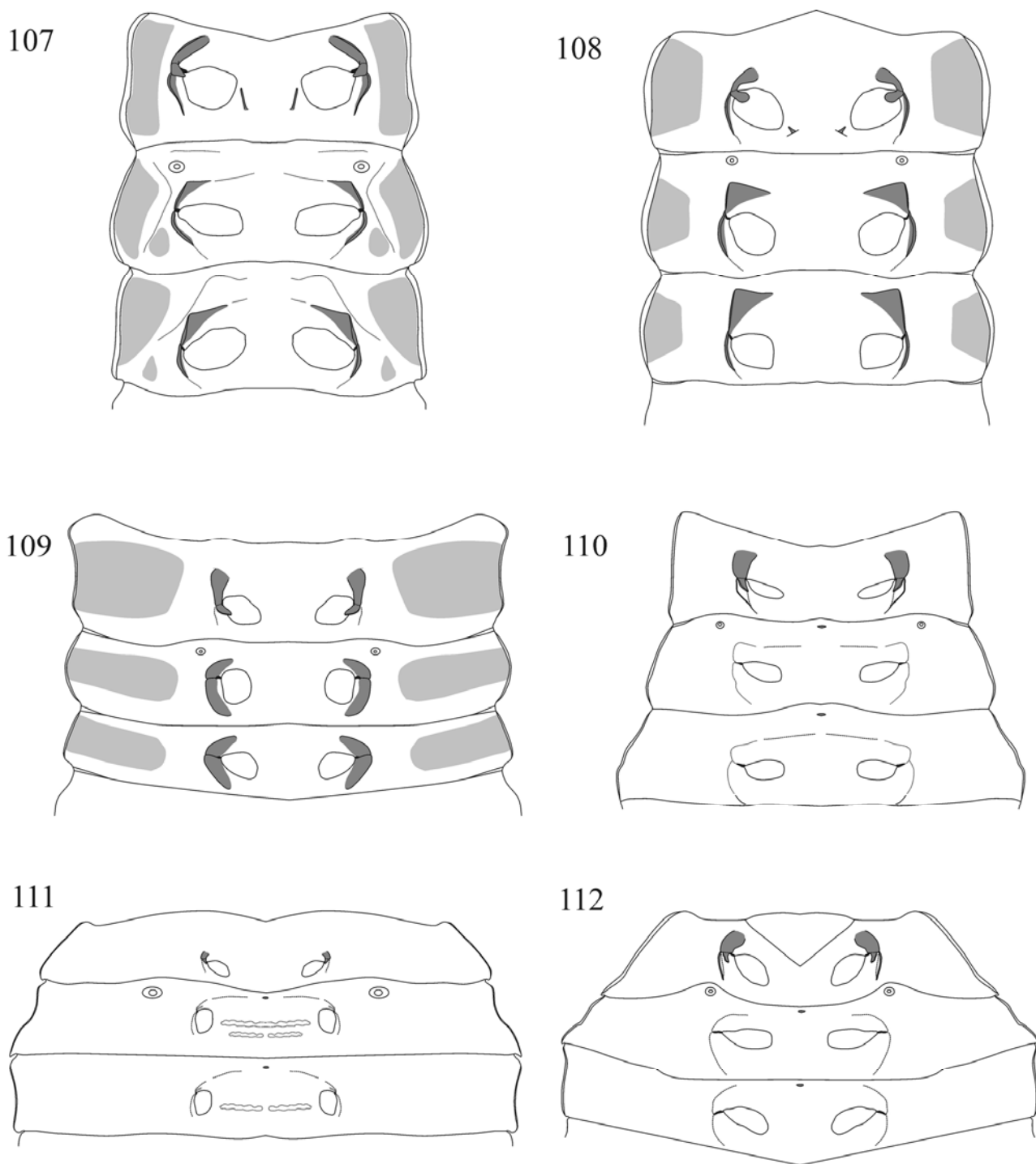


Рис. 107-112. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera.

107 - *Mycetophagus quadripustulatus*; 108 - *Archeocrypticidae* gen.sp.; 109 - *Cis* sp.;  
 110 - *Orchesia micans*; 111 - *Melandrya dubia*; 112 - *Conopalpus testaceus*.



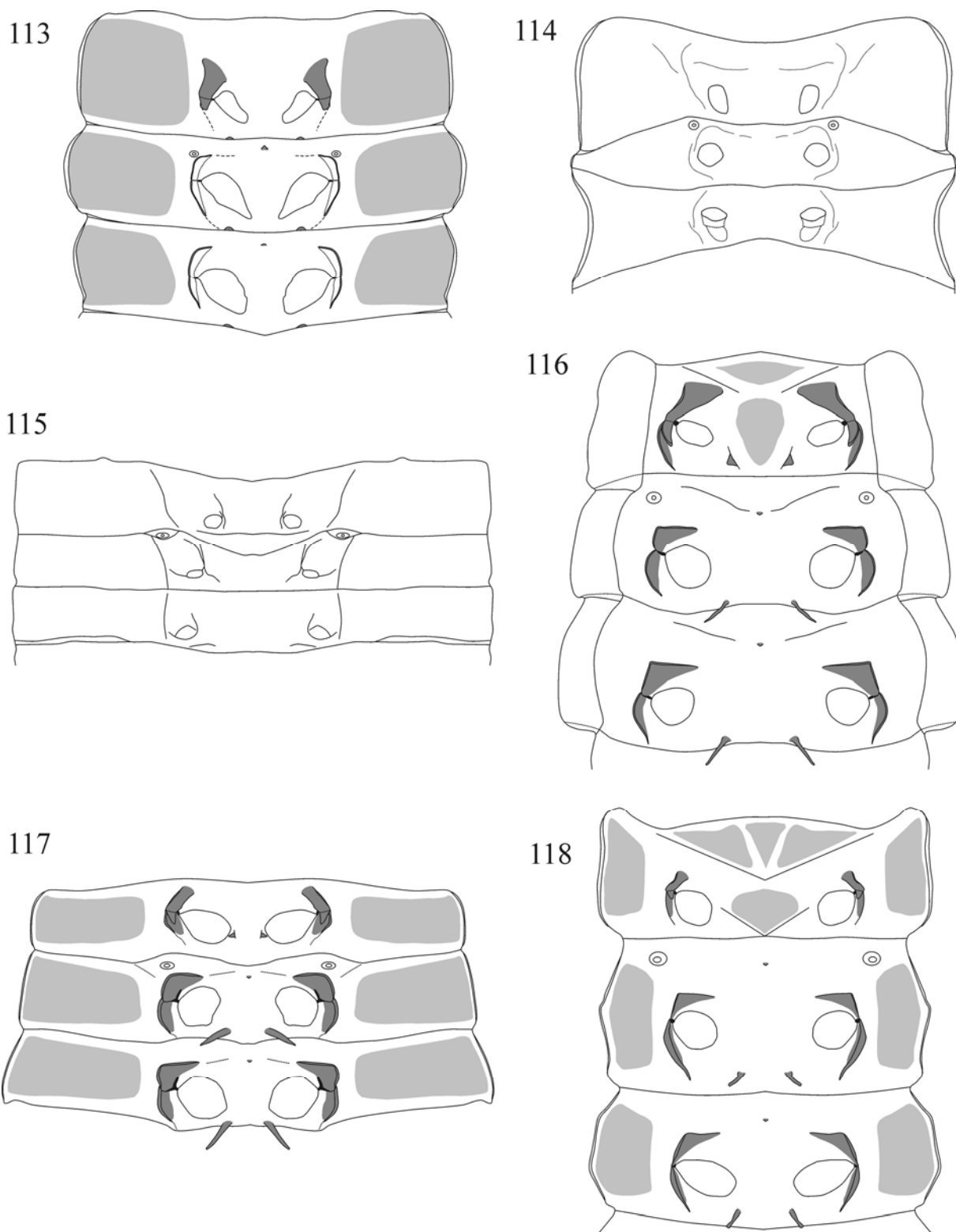
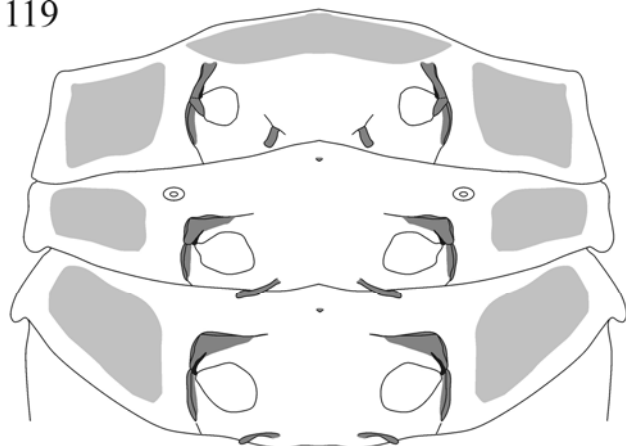
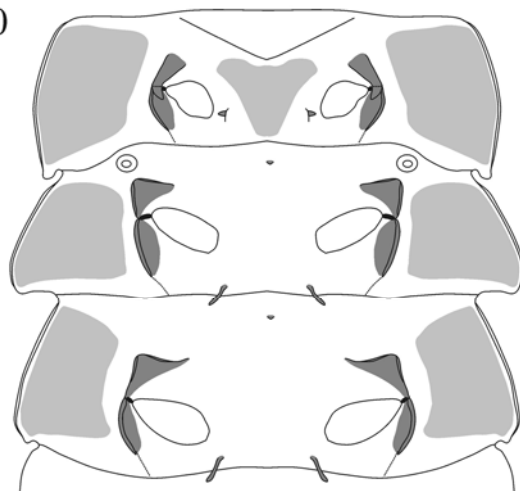


Рис. 113-118. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 113 - *Holostrophus lewisi*; 114 - *Mordellistena* sp. ; 115 - *Tomoxia biguttata*; 116 - *Bitoma crenata*; 117 - *Colydium elongatum*; 118 - *Colobicus hirtus*.

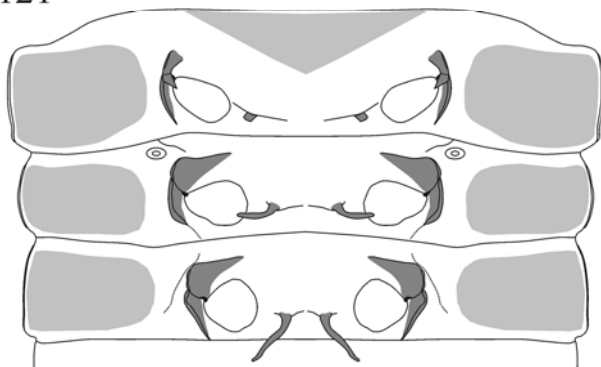
119



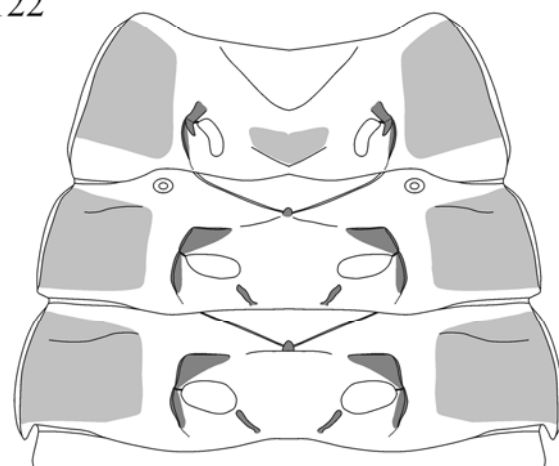
120



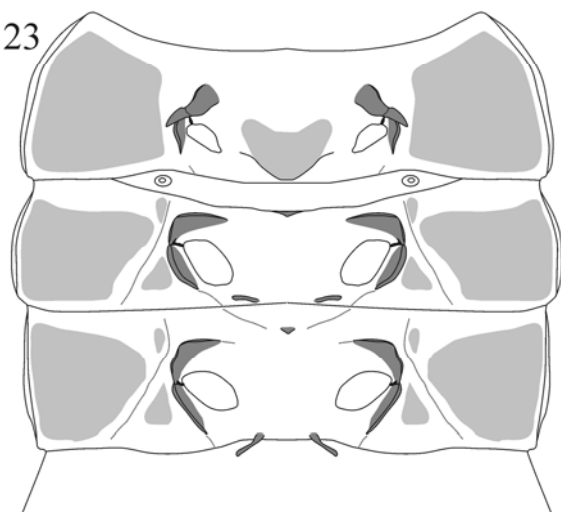
121



122



123



124

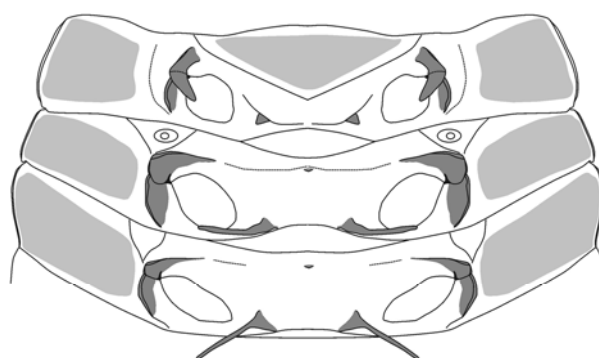


Рис. 119-124. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 119 - *Aulonium trisulcum*; 120 - *Endophloeus exsculptae*; 121 - *Synchrona melanotoides*; 122 - *Hyporhagus* sp.; 123 - *Monomma brunneum*; 124 - *Phellopsis amurensis*.

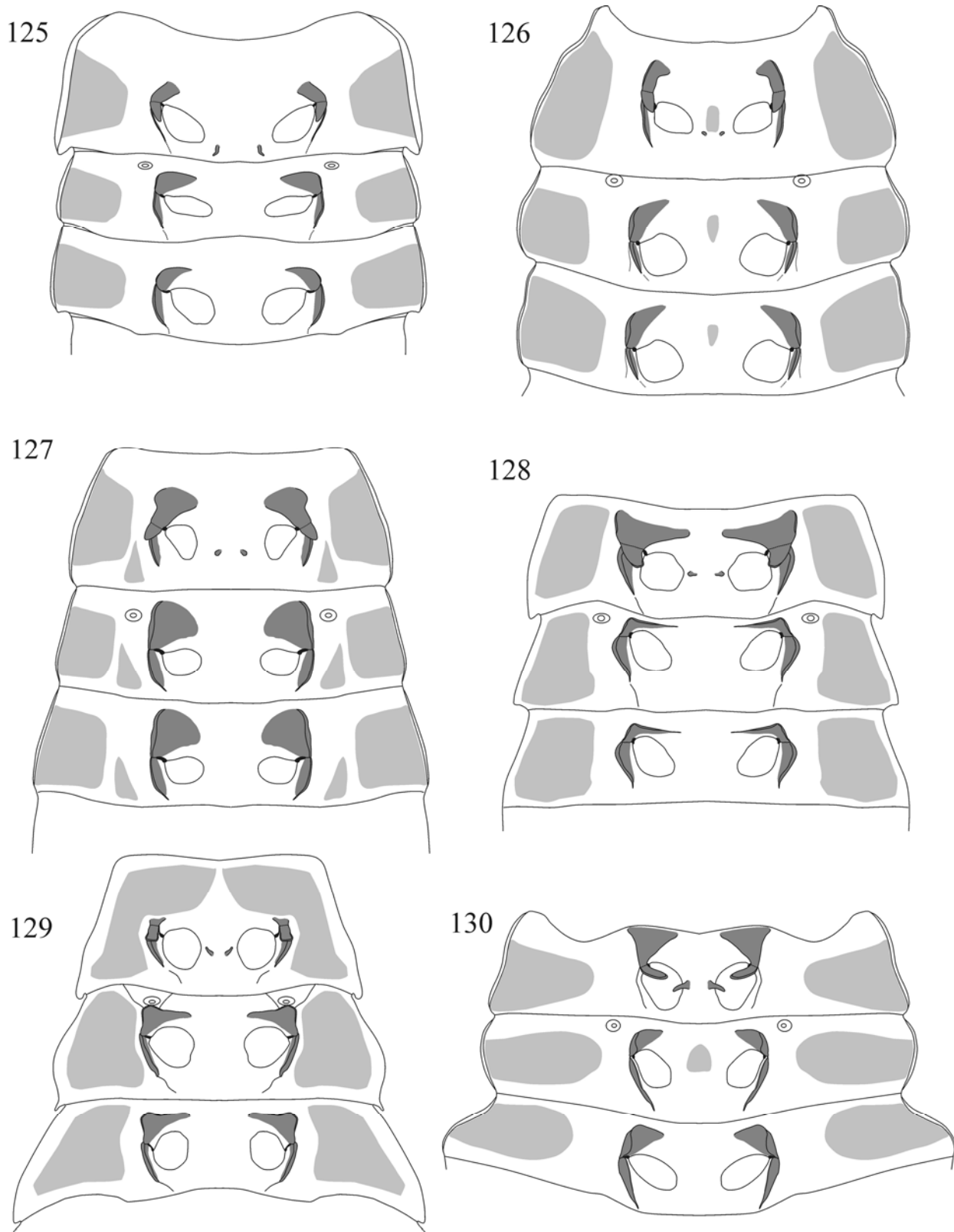


Рис. 125-130. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 125 - *Meryx rugosa*; 126 - *Lagria hirta*; 127 - *Corticeus* sp.; 128 - *Bolitophagus reticulatus*; 129 - *Basanus tsushimensis kompancevi*; 130 - *Byrsax kimurai*.

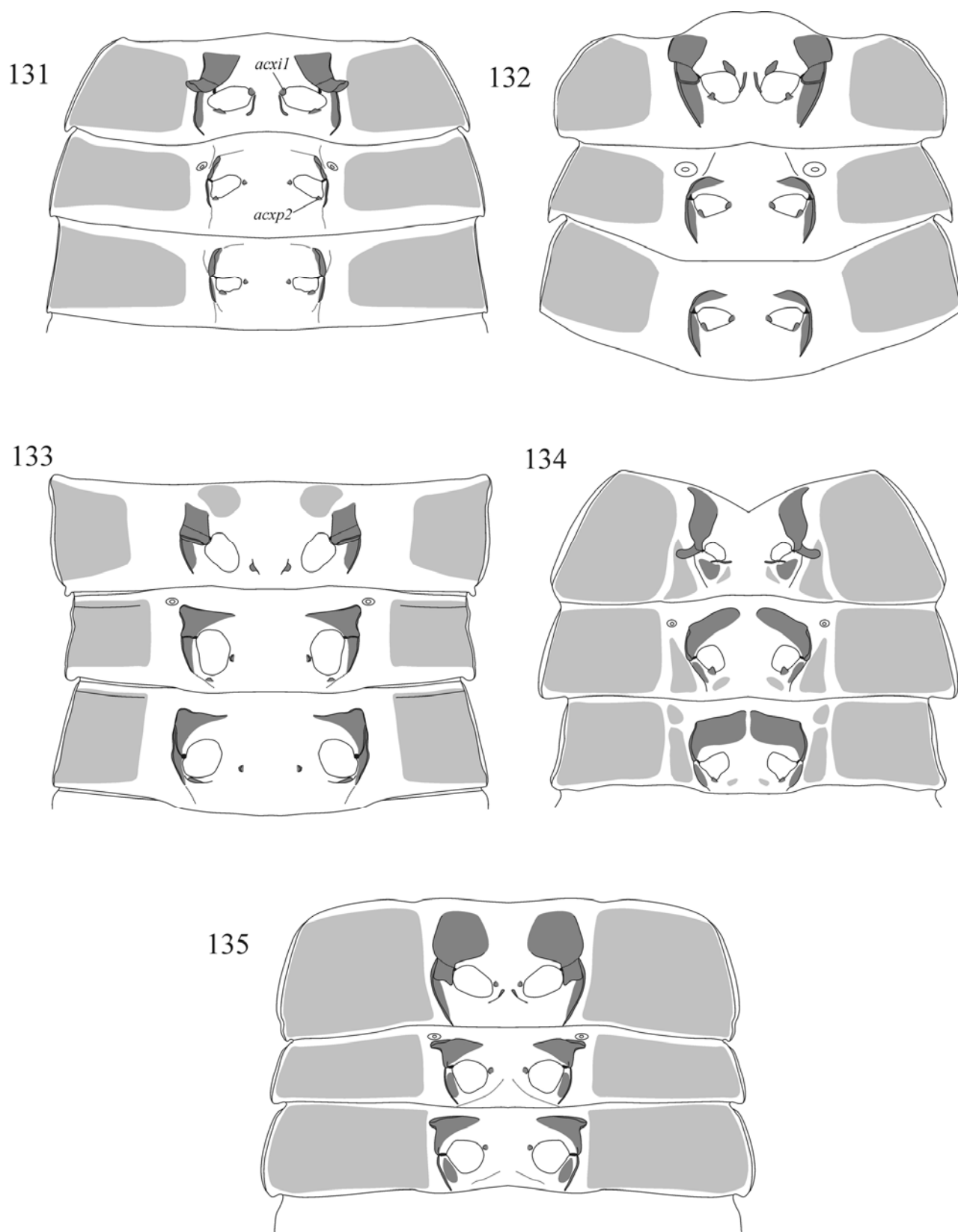
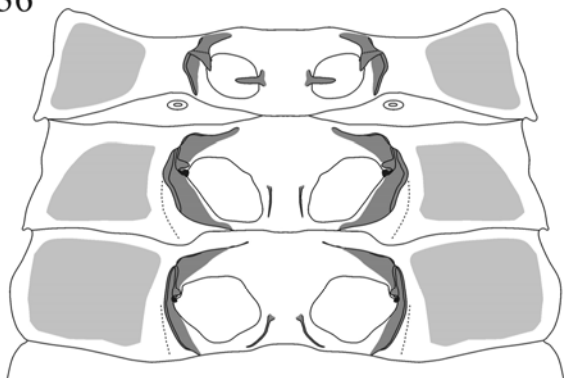
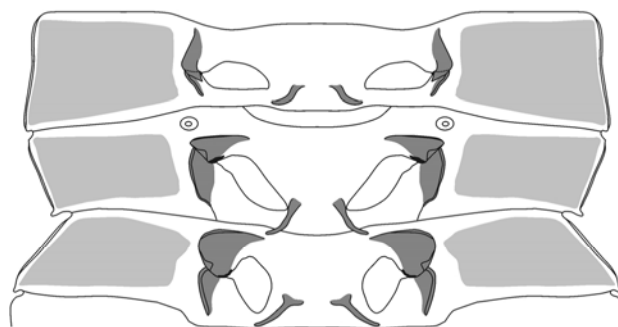


Рис. 131-135. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 131 - *Oodescelis* sp.; 132 - *Zophobas* sp.; 133 - *Helops caeruleus*; 134 - *Heterotarsus carinula*; 135 - *Misolampydius tentyrioides*.

136



137



138

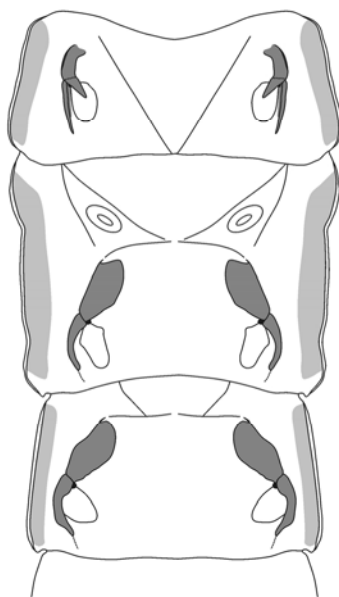


Рис. 136-138. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 136 - *Nematoplus semenovi*; 137 - *Cephaloon pallens*; 138 - *Prostomis mandibularis*.

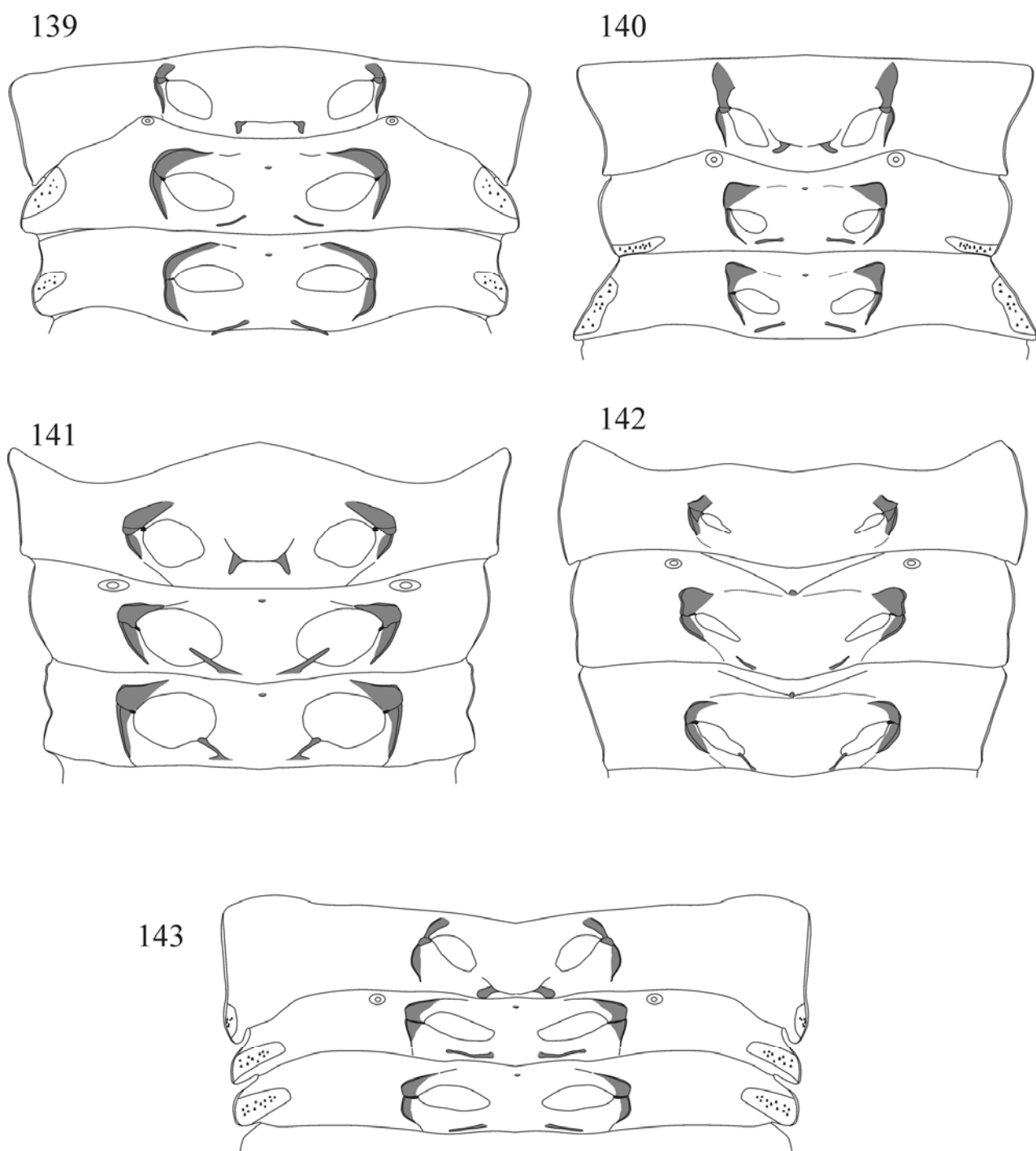


Рис. 139-143. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 139 - *Nacerdes melanura*; 140 - *Ischnomera* sp.; 141 - *Xanthochroa* sp.; 142 - *Calopus serraticornis*; 143 - *Dytillus laevis*.

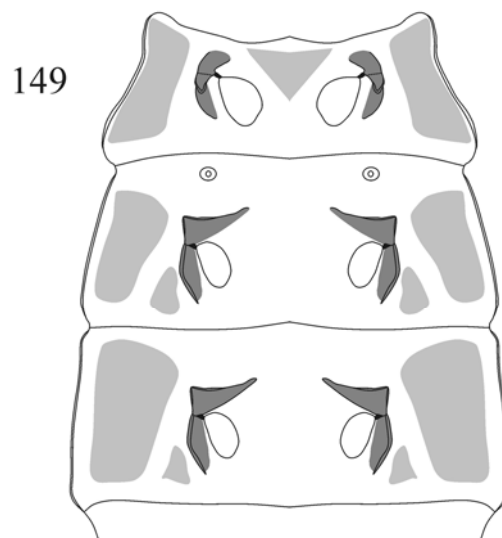
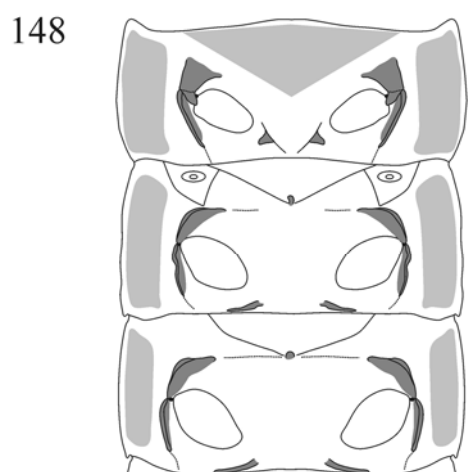
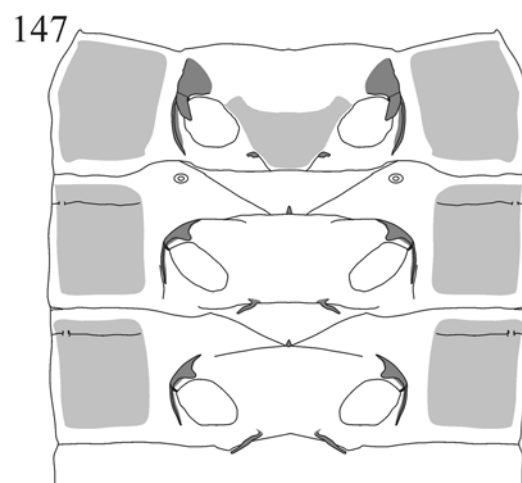
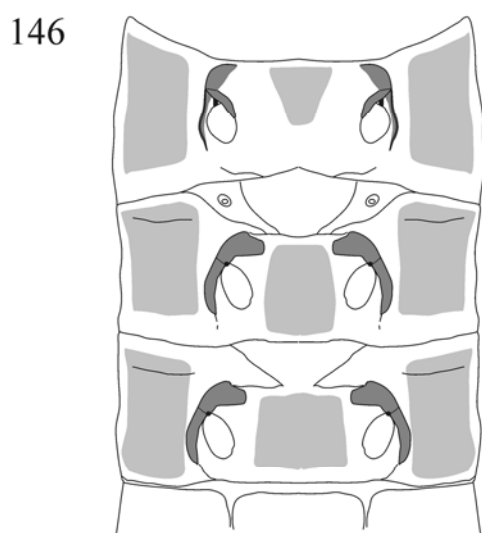
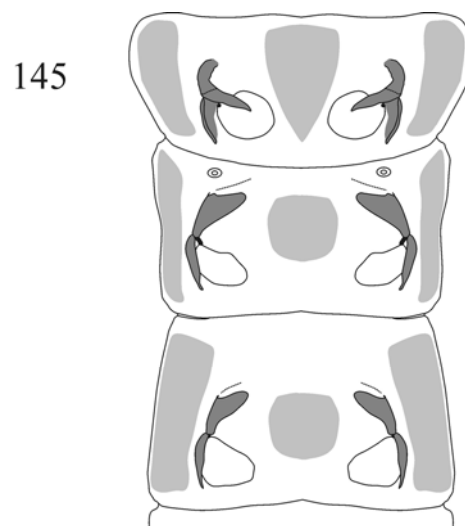
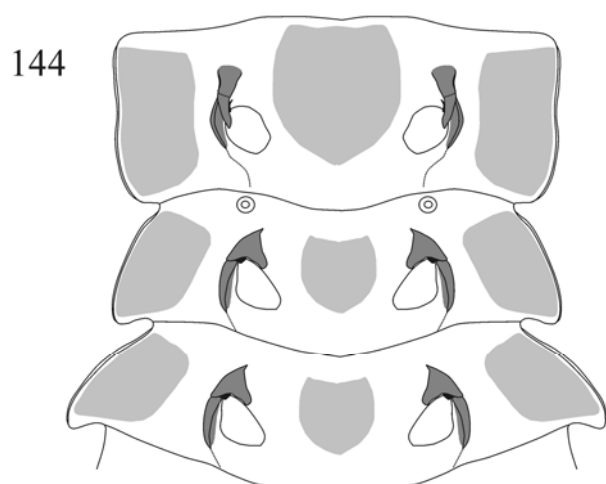


Рис. 144-149. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 144 - *Mycterus tibialis*; 145 - *Phaeogala rufa*; 146 - *Boros schneideri*; 147 - *Pytho depressus*; 148 - *Priognathus monilicornis*; 149 - *Notoxus monoceros*.

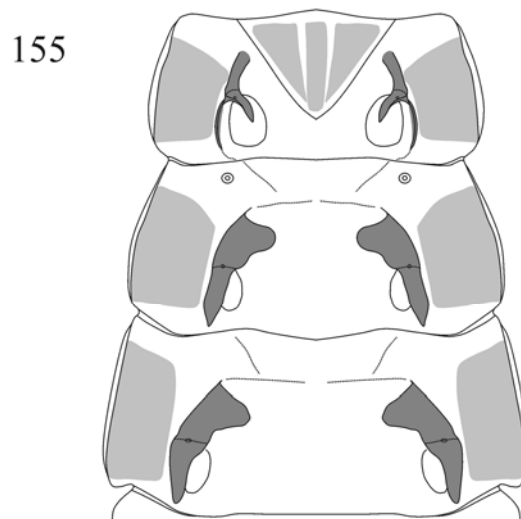
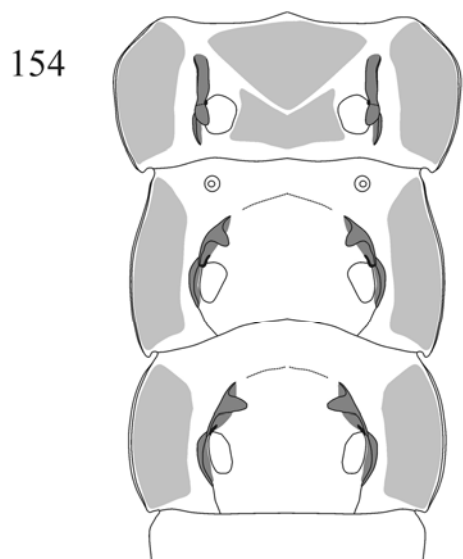
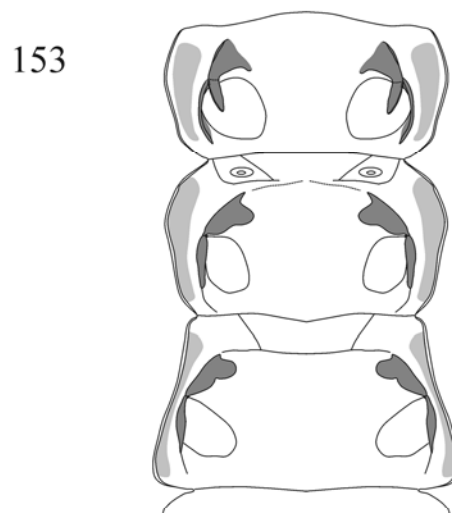
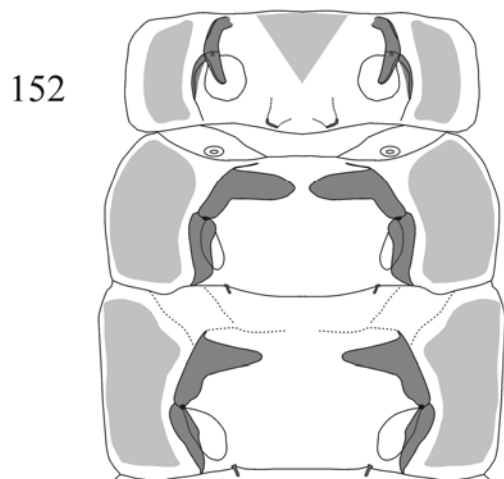
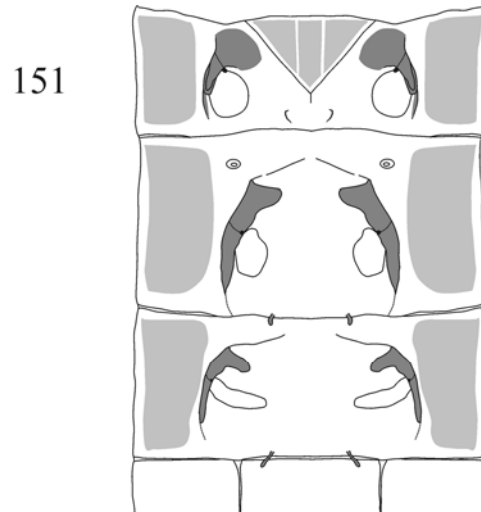
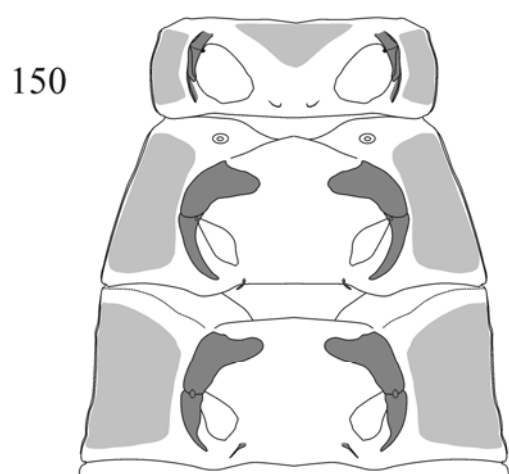


Рис. 150-155. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 150 - *Pyrochroa coccinea*; 151 - *Schizotus pectinicornis*; 152 - *Dendroides* sp.; 153 - *Morpholycus costipennis*; 154 - *Tydessa lewisi*; 155 - *Temnopalpus* sp.



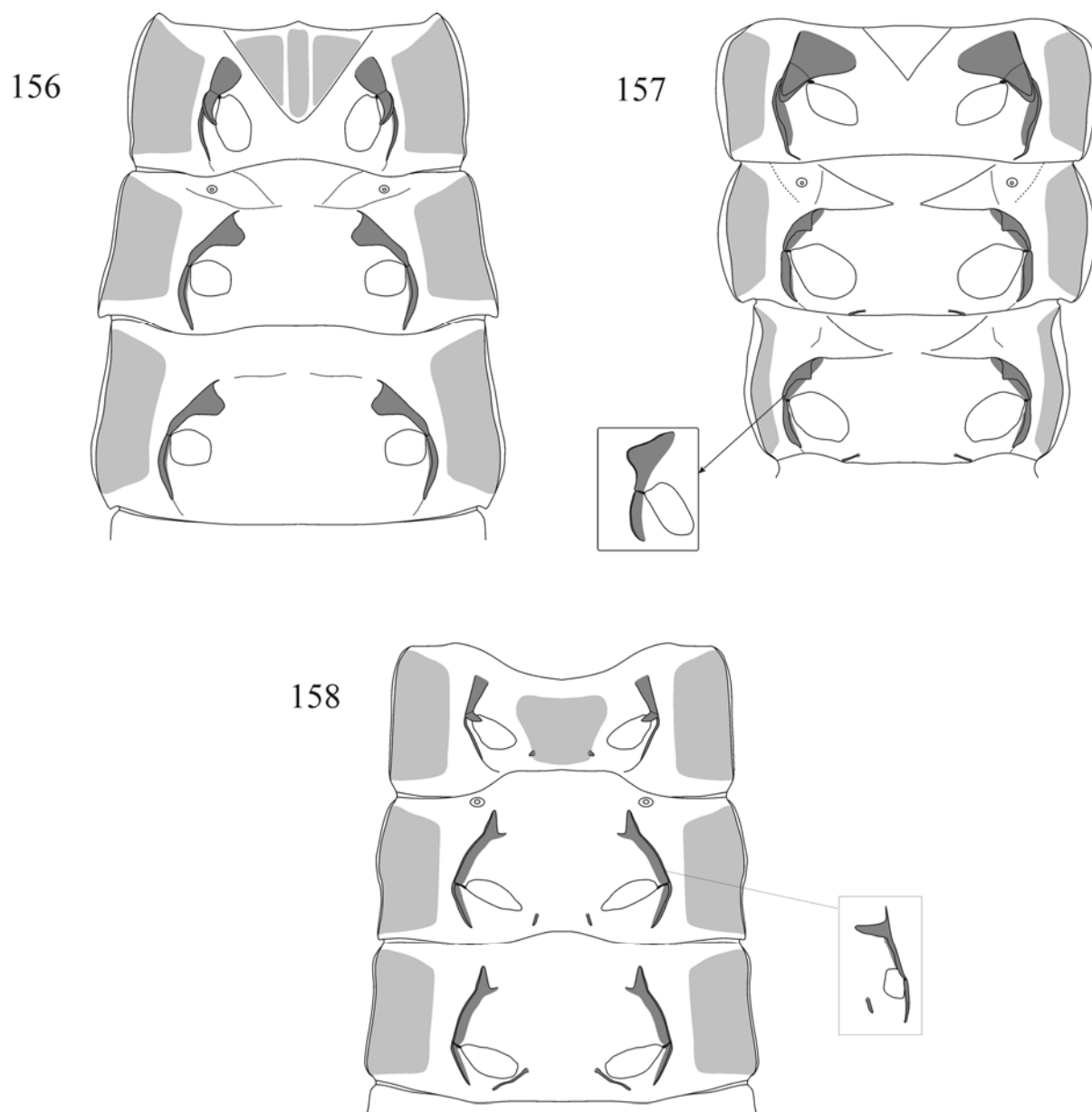


Рис. 156-158. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 156 - *Binburrum* sp.; 157 - *Pedilus* sp.; 158 - *Scryptia* sp.

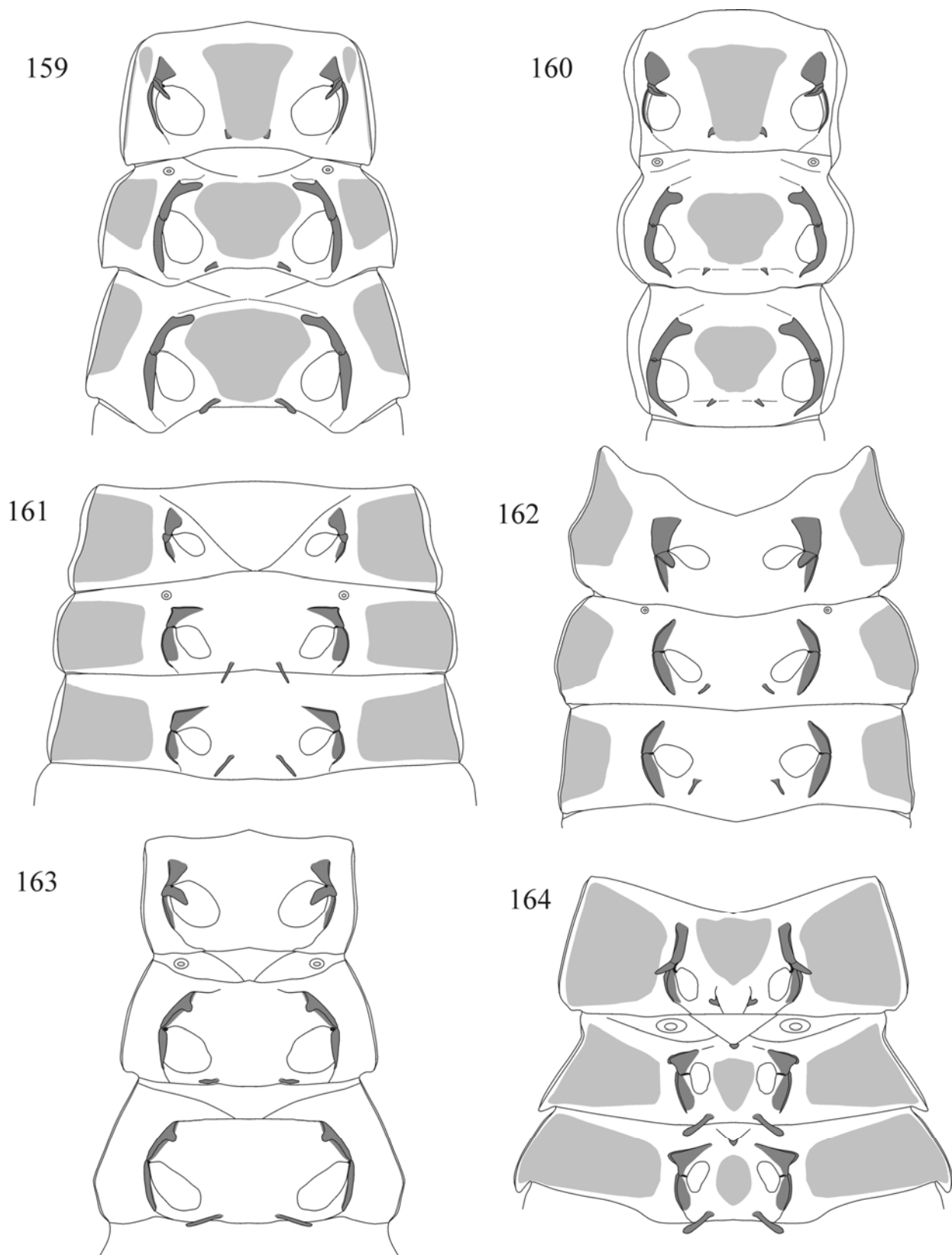


Рис. 159-164. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 159 - *Inopeplus dimidiatus*; 160 - *Diagrypnodes wakefieldi*; 161 - *Salpingus depressifrons*; 162 - *Aglenus* sp.; 163 - *Istrisia rufobrunnea*; 164 - *Elacatis kraatzi*.

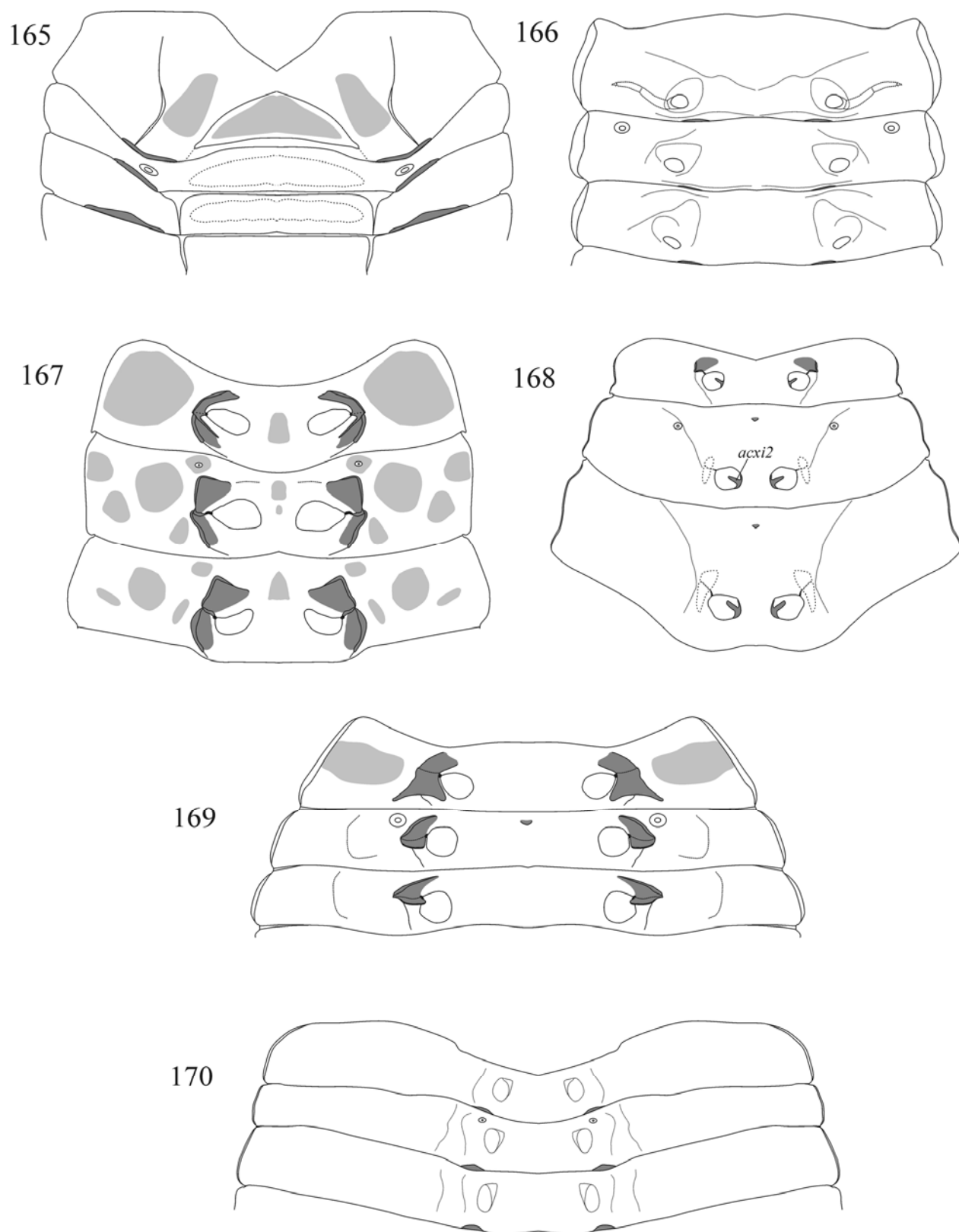
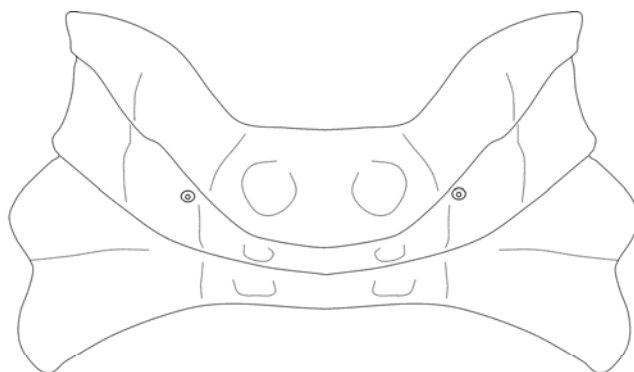


Рис. 165-170. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 165 - *Dorcadion* sp.; 166 - *Acmaeops* sp.; 167 - *Chrysolina* sp.; 168 - *Donacia* sp.; 169 - *Clytra* sp.; 170 - *Acanthoscelides obtectus*.

171



172



173

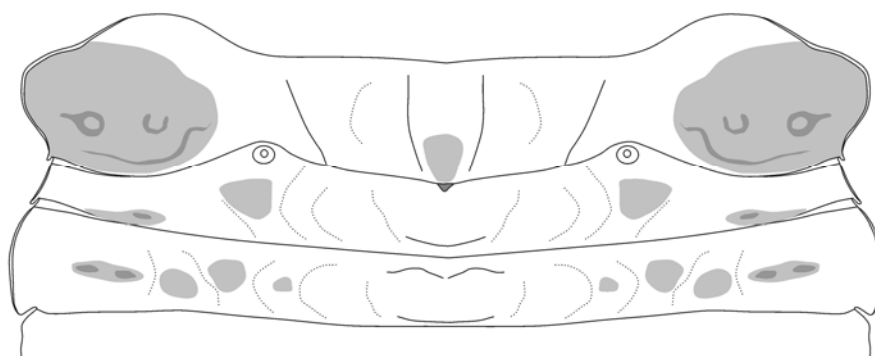


Рис. 171-173. Строение эндоскелета груди личинок Coleoptera. 171 - *Hylobius abietis*; 172 - *Camptocerus atterimus*; 173 - *Platypus* sp.

**Приложение 2. Сводная таблица строения эндоскелета груди личинок  
различных семейств Coleoptera**

Superfamilia	Familia	Subfamilia	Элементы эндоскелета											
			apl1	apl2-3	aes1-3	aem1-3	fl	f2-3	ais1	ais2-3	sp2-3	другие		
	Cupedidae											•		
	Dytiscidae	Dytiscinae	•	•	•	•	•	•				•	•	
	Gyrinidae	Gyrininae	•	•	•	•	•	•				•	•	
	Haliplidae		•	•	•	•								
	Noteridae	Noterinae	•		•	•								
	Trachypachidae		•	•	•	•	•	•	•	•	•			
	Carabidae	Carabinae		•		•	•	•	•	•	•	•		
		Cicindelinae		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
		Loricarinae		•		•	•	•	•	•	•	•		
		Scaritinae		•		•	•	•	•	•	•	•		
		Harpalinae\Orthogonini		•	\•	•	•	•	•	•	•	•		
Rhysodidae		•		•	•									
<b>Hydrophiloidea</b>	Helophoridae		•	•	•	•	•	•						
	Hydrophilidae	Hydrophilinae	•	•	•	•	•	•	•	•	•			
		Sphaeridiinae	•		•								•	
	Histeridae	Niponiinae	•		•									
		Histerinae	•		•									
<b>Staphylin oidea</b>	Leiodidae	Leiodinae	•		•	•	•	•						
		Cholevinae	•		•	•	•	•						
	Silphidae	Silphinae	•	•	•	•	•	•	•	•				

	Silphidae		apl1	apl2-3	aes1-3	aem1-3	fl	f2-3	ais1	ais2-3	sp2-3	другие
		Nicrophorinae	•	•	•	•	•	•	•	•		
	Staphylinidae	Apateticinae	•		•	•	•	•	•	•		
		Staphylininae	•		•	•	•	•	•	•		
	Scaphidiidae		•		•	•	•	•	•	•		
Scarabaeoidea	Lucanidae		•	•	•	•	•	•			•	•
	Scarabaeidae	Dynastinae	•	•	•	•		•	•	•		•
		Cetoniinae	•	•	•	•		•	•	•		•
	Passalidae	Passalinae	•	•	•	•		•				
Scirtoidea	Eucinetidae		•		•							
	Scirtidae		•	•	•		•	•				
Dascilloidea	Dascillidae	Dascillinae	•	•	•	•	•	•				
Buprestoidea	Buprestidae	Buprestinae										
		Agrilinae										
Byrrhoidea	Byrrhidae	Byrrhinae	•	•	•	•	•	•				
	Elmidae	Larinae										
		Elminae	•		•	•	•		•	•		
	Heteroceridae	Heterocerinae	•		•	•			•	•		
	Psephenidae	Psepheninae	•	•	•		•	•				
	Eulichadidae		•	•	•	•	•	*	•	•		•
Callirhipidae		•	•	•	•				•			

			apl1	apl2-3	aes1-3	aem1-3	f1	f2-3	ais1	ais2-3	sp2-3	другие	
<b>Elateroidea</b>	Cerophytidae		•		•	•	•	•	•	•	•		
	Throscidae				•								
	Eucnemidae	Melasinae										•	
		Eucneminae										•	
	Elateridae	Lissominae		•	•	•	•						
		<i>Adelocera</i>		•	•	•	•						
<i>Stenagostus</i>			•	•	•	•							
<b>Cantharoidea</b>	Drilidae		•	•	•	•							
	Lycidae	Lycinae	•	•	•	•							
		Duliticolinae	•	•	•	•							
		Calochrominae	•	•	•	•							
	Lampyridae	Lampyrinae	•	•	•	•	•	•			•		
<i>Phausis</i>		•	•	•	•	•	•			•			
Cantharidae	Cantharinae	•	•	•	•					•			
<b>Dermestoidea</b>	Nosodendridae		•	•	•	•	•	•	•		•		
	Dermestidae	Dermestinae	•		•	•	•	•					
		Megatominae	•		•	•	•	•					
		Thylodriinae	•	•	•	•							
Orphilinae		•	•	•	•								
<b>Bostrichoidea</b>	Endecatomidae		•	•	•	•		•	•	•			
	Anobiidae	Anobiinae	•		•	•							
		Dorcatominae	•		•	•							





		apl1	apl2-3	aes1-3	aem1-3	f1	f2-3	ais1	ais2-3	sp2-3	другие	
	Coccinellidae	Coccinellinae	•		•	•	•		•			
	Corylophidae	Parmulinae	•		•		•					
	Latridiidae	Latridiinae	•	•	•							
Tenebrionoidea	Mycetophagidae	Mycetophaginae	•		•	•						
	Archeocrypticidae		•		•	•						
	Ciidae	Ciinae	•		•	•						
	Tetratomidae	Eustrophinae	•		•			•	•	•		
	Melandryidae	Melandryinae	•							•		
	Mordellidae	Mordellinae										
	Colydiidae	Colydiinae*	•		•	•	•	•			•	
	Monommatidae		•		•	•		•			•	
	Zopheridae		•		•	•	•	•			•	
	Ulodidae		•		•	•	•					
	Tenebrionidae	Tenebrioninae	Lagriinae	•		•	•	•				
			Platyscelidini	•		•	•	•				•
			Opatrini	•		•	•	•				•
			Bolitophagini	•		•	•	•				
		Diap	Helopini	•		•	•	•				•
Scaphidemini			•		•	•	•					
	Myrmechixenini	•		•	•	•				•		
Prostomidae		•		•	•							
Synchroidae		•		•	•	•	•					

		apl1	apl2-3	aes1-3	aem1-3	f1	f2-3	ais1	ais2-3	sp2-3	другие	
	Oedemeridae	Calopodinae	•		•	•		•		•		
		Oedemerinae	•		•	•	•	•		•		
	Stenotrachelidae	Nematoplinae	•	•	•	•	•	•				
		Cephaloinae	•	•	•	•	•	•				
	Mycteridae	Mycterinae	•		•	•						
	Boridae	Borinae	•		•	•						
	Pythidae		•		•	•	•	•		•		
	Pyrochroidae	Tydessinae	•		•	•						
		Pilipalpinae	•		•	•						
		Pedilinae	•		•	•		•				
		Pyrochroinae	•		•	•	*	•				
	Salpingidae	Agleninae	•		•	•		•				
		Inopeplinae	•		•	•	•	•				
	Salpingidae	Salpinginae	•		•	•		•				
Othnidae		•		•	•	•	•			•		
Anthicidae	Anthicinae	•		•	•							
Scraptiidae	Scraptiinae	•		•	•	•	•					
Chrysomeloid ea	Cerambycidae	Lepturinae						•	•			
		Lamiinae						•	•			
	Chrysomelidae	Donaciinae	*								•	•
		Chrysomelinae	•	•	•	•						



### **Приложение 3. Список изученного материала**

№	Семейство	Подсемейство	Род, вид
<b>Suborder Archostemata</b>			
1	Cupedidae		<i>Cupes concolor</i> Say
<b>Suborder Adephaga</b>			
2	Gyrinidae		<i>Dineutus</i> sp.
3			<i>Gyrinus marinus</i> Gyll.
4	Haliplidae		<i>Haliplus</i> sp.
5			<i>Peltodytes caesus</i> Duft.
6	Noteridae		<i>Noterus crassicornis</i> Muller
7	Dytiscidae	Dytiscinae	<i>Acilius sulcatus</i> L.
8			<i>Dytiscus marginalis</i> L.
9	Rhysodidae		<i>Rhysodes comes</i> Lew.
10	Trachypachidae		<i>Trachypachus holmbergi</i> Mnh.
11	Carabidae	Cicindelini	<i>Cicindela campestris</i> L.
12			<i>Megacephala euphratica</i> Dej.
13			<i>Lophyridia littoralis</i> Dej.
14		Loricerini	<i>Loricera pilicornis</i> Fabr.
15		Pelophilini	<i>Pelophila borealis</i> Payk.
16		Carabini	<i>Calosoma auropunctatum</i> Herbst
17			<i>Carabus nemoralis</i> Muller
18			<i>C. prometheus</i> Reitt.
19		Cydrini	<i>Cydrus caraboides</i> L.
20		Broscini	<i>Broscus</i> sp.
21		Scaritini	<i>Scarites terricola</i> Bon.
22		Platynini	<i>Agonum muelleri</i> Herbst
23			<i>Platynus assimilis</i> Payk.
24		Zabryni	<i>Zabrus tenebrionoides</i> Goeze
25		Harpalini	<i>Anisodactylus binotatus</i> Fabr.
26			<i>Harpalus rufipes</i> DeGeer
27			<i>Ophonus azureus</i> Fabr.
28		Orthogonini	<i>Orthogonius</i> sp.
<b>Suborder Polyphaga</b>			
<b>Superfamilia Hydrophiloidea</b>			
29	Helophoridae		<i>Helophorus</i> sp.
30	Hydrophilidae	Hydrophilinae	<i>Hydrochara caraboides</i> L.
31			<i>Berosus luridus</i> L.
32			<i>Enochrus melanocephalus</i> Olivier
33		Sphaeridiinae	<i>Sphaeridium scarabaeoides</i> L.
34	Histeridae	Niponiinae	<i>Niponius osoriiceps</i> Lew.
35		Histerinae	<i>Hololepta</i> sp.
<b>Superfamilia Staphyloidea</b>			
36	Leiodidae	Leiodinae	<i>Anisotoma humeralis</i> Fabr.
37		Cholevinae	<i>Catops</i> sp.
38	Silphidae	Silphinae	<i>Silpha perforata</i> Gebler
39			<i>Thanatophilus terminatus</i> Humm.
40		Nicrophorinae	<i>Nicrophorus fossor</i> Er.
41	Staphylinidae	Apateticinae	<i>Nodynus leucofasciatus</i> Lew.
42		Staphylininae	<i>Ocypus</i> sp.
43			<i>Philonthus decorus</i> Grav.

45	Scaphidiidae		<i>Scaphidium quadrimaculatum</i> Oliver
<b>Superfamilia Scarabaeoidea</b>			
46	Scarabaeidae	Dynastinae	<i>Oryctes nasicornis</i> L.
47		Cetoniinae	<i>Cetonia aurata</i> L.
48	Lucanidae		<i>Prismognathus subaeneus</i> Motsch.
49	Passalidae	Passalinae	Passalinae gen.sp.
<b>Superfamilia Scirtoidea</b>			
50	Eucinetidae		<i>Eucinetus haemorrhous</i> Duf.
51	Scirtidae		<i>Sacodes protecta</i> Harold
52			<i>Microcara testacea</i> L.
53			<i>Scirtes</i> sp.
54			<i>Elodes</i> sp.
<b>Superfamilia Dascilloidea</b>			
55	Dascillidae	Dascillinae	<i>Dascillus cervinus</i> L.
<b>Superfamilia Buprestoidea</b>			
56	Buprestidae	Buprestinae	<i>Buprestis haemorrhoidalis</i> Herbst.
57		Agriinae	<i>Chalcophora mariana</i> L.
<b>Superfamilia Byrrhoidea</b>			
58	Byrrhidae	Byrrhinae	<i>Byrrhus pilula</i> L.
59			<i>Cytilus sericeus</i> Förster
60	Elmidae	Larainae	<i>Potamophilus acuminatus</i> F.
61		Elminae	<i>Macronychus quadrituberculatus</i> Müller
62	Heteroceridae	Heterocerinae	<i>Heterocerus</i> sp.
63	Psephenidae	Psepheninae	Psepheninae gen. sp.
64	Eulichadidae		<i>Eulichas</i> sp.
65	Callirhipidae		<i>Zenoa</i> sp.
<b>Superfamilia Elateroidea</b>			
66	Cerophytidae		<i>Cerophytum elateroides</i> Latr.
67	Throscidae		<i>Aulonothroscus brevicollis</i> Bonv.
68	Eucnemidae	Melasinae	<i>Microrhagus</i> sp.
69			<i>Hylis harmandi</i> Fleut.
70			<i>Otho spondyloides</i> Germ.
71			<i>Isorhipis</i> sp.
72	Elateridae	Lissominae	<i>Drapetes biguttatus</i> Pill.
73		Agrypninae	<i>Adelocera</i> sp.
74		Denticollinae	<i>Stenagostus undulatus</i> Deg.
75	Drilidae		<i>Drilus concolor</i> Ahr.
76	Lycidae	Lycinae	<i>Lycus</i> sp.
77			<i>Macrolycus</i> sp.
78		Duliticolinae	<i>Duliticola</i> sp.
79		Calochrominae	<i>Lygistropterus sanguineus</i> L.
80	Lampyridae	Lampyrinae	<i>Lampyris noctiluca</i> L.
81			<i>Lamprohiza splendidula</i> L.
82	Cantharidae	Cantharinae	<i>Cantharis rustica</i> Fall.
<b>Superfamilia Bostrichoidea</b>			
83	Nosodendridae		<i>Nosodendron asiaticum</i> Lew.
84	Dermestidae	Dermestinae	<i>Dermestes vorax</i> Motsch.
85		Megatominae	<i>Megatoma</i> sp.
86		Thylodriinae	<i>Thylodrias contractus</i> Motsch.

87	Dermestidae	Orphilinae	<i>Orphilus niger</i> Rossi
88	Endecatomidae		<i>Endecatomus lanatus</i> Lesne
89	Anobiidae	Anobiinae	<i>Anobium</i> sp.
90			<i>Priobium carpini</i> Herbst.
91		Dorcatominae	<i>Dorcatoma</i> sp.
92	Ptinidae		<i>Niptus hololeucus</i> Fald.
<b>Superfamilia Lymexyloidea</b>			
93	Lymexylidae		<i>Hylecoetus dermestoides</i> L.
<b>Superfamilia Cleroidea</b>			
94	Trogossitidae		<i>Temnochila japonica</i> Rtt.
95			<i>Leperina squamulosum</i> Gebl.
96	Peltidae		<i>Peltis grossa</i> L.
97			<i>Ostoma ferrugineum</i> L.
98			<i>Thymalus limbatus</i> F.
99	Lophocateridae		<i>Grynocharis oblonga</i> L.
100	Cleridae	Clerinae	<i>Thanasimus formicarius</i> L.
101			<i>Clerus</i> sp.
102	Melyridae	Malachiinae	<i>Malachius viridis</i> F.
<b>Superfamilia Cucujoidea</b>			
103	Sphindidae		<i>Sphindus</i> sp.
104	Nitidulidae	Nitidulinae	<i>Pocadius ferrugineus</i> F.
105		Epuraeinae	<i>Epuraea</i> sp.
106		Cryptarchinae	<i>Glischrochilus quadripunctatus</i> L.
107	Monotomidae	Rhizophaginae	<i>Rhizophagus</i> sp.
108	Silvanidae	Brontinae	<i>Dendrophagus crenatus</i> Payk.
109	Cucujidae		<i>Cucujus haematodes</i> Er.
110			<i>Pediacus fuscus</i> Herbst.
111			<i>Platusus</i> sp.
112	Laemophloeidae		<i>Laemophloeus</i> sp.
113	Cryptophagidae	Cryptophaginae	<i>Cryptophagus</i> sp.
114	Erotylidae	Megalodacninae	<i>Episcapha morawitzi</i> Sols.
115			<i>Gibbifer californicus</i> Lac.
116			<i>Megalodacne bellula</i> Lew.
117		Encaustinae	<i>Aulacochilus luniferus</i> Guer.
118		Tritominae	<i>Triplax aenea</i> Schall.
119	Byturidae	Byturinae	<i>Byturus tomentosus</i> F.
120	Cerylonidae	Ceryloninae	<i>Cerylon</i> sp.
121	Endomychidae	Lycoperdininae	<i>Mycetina marginalis</i> Gebl.
122	Coccinellidae	Coccinellinae	<i>Adalia</i> sp.
123	Corylophidae	Parmulinae	<i>Arthrolips</i> sp.
124	Latridiidae	Latridiinae	<i>Corticaria</i> sp.
<b>Superfamilia Tenebrionoidea</b>			
125	Mycetophagidae	Mycetophaginae	<i>Mycetophagus quadripustulatus</i> L.
126	Archeocryptidae		Archeocryptidae gen.sp.
127	Ciidae	Ciinae	<i>Cis boleti</i> Scopoli
128	Tetratomidae	Eustrophinae	<i>Holostrophus lewisi</i> Csiki
129	Melandryidae	Melandryinae	<i>Melandrya dubia</i> Schall.
130			<i>Melandrya striata</i> Say.
131			<i>Orchesia micans</i> Pz.



132			<i>Orchesia castanea</i> Melsh.
133	Melandryidae	Osphyinae	<i>Conopalpus testaceus</i> Olivier
134	Mordellidae	Mordellinae	<i>Tomoxia biguttata</i> Gyll.
135			<i>Mordellistena</i> sp.
136	Colydiidae	Colydiinae	<i>Aulonium trisulcum</i> Geoffr.
137			<i>Bitoma crenata</i> F.
138			<i>Colobicus hirtus</i> Rossi
139			<i>Colydium elongatum</i> F.
140			<i>Endophloeus exsculptae</i> Germ.
141	Monommatidae		<i>Monomma brunneum</i> Hope.
142			<i>Hyporhagus</i> sp.
143	Zopheridae		<i>Phellopsis amurensis</i> Heyd.
144	Ulodidae		<i>Meryx rugosa</i> Latr.
145			<i>Ulodes</i> sp.
146	Tenebrionidae	Lagriinae	<i>Lagria hirta</i> L.
147		Diaperinae	<i>Basanus tsushimensis kompancevi</i> Kaszab
148			<i>Zophobas</i> sp.
149		Tenebrioninae	<i>Bolitophagus reticulatus</i> L.
150			<i>Byrsax kimurai</i> Miyatake
151			<i>Corticeus</i> sp.
152			<i>Heterotarsus carinula</i> Mars.
153			<i>Misolampidius tentyrioides</i> Sols.
154			<i>Oodescelis</i> sp.
155		Prostomidae	
156			<i>P. mordax</i> Rtt.
157			<i>P. americanus</i> Crotch.
158	Synchroidae		<i>Synchroa melanotoides</i> Lew.
159	Oedemeridae	Calopodinae	<i>Calopus serraticornis</i> L.
160		Oedemerinae	<i>Ditylus laevis</i> F.
161			<i>Ischnomera</i> sp.
162			<i>Nacerdes melanura</i> L.
163			<i>Xanthochroa</i> sp.
164	Stenotrachelidae	Nematopliinae	<i>Nematoplus semenovi</i> Nikitsky
165		Cephaloinae	<i>Cephaloon pallens</i> Motsch.
166	Mycteridae	Mycterinae	<i>Mycterus tibialis</i> Küst
167		Eurypinae	<i>Phaeogala rufa</i> Abdullah
168	Boridae	Borinae	<i>Boros schneideri</i> Pz.
169	Pythidae		<i>Pytho depressus</i> L.
170			<i>Pytho niger</i> Kby.
171			<i>Priognathus monilicornis</i> Randall.
172	Pyrochroidae	Tydessinae	<i>Tydessa lewisi</i> Pic
173		Pilipalpinae	<i>Morpholycus costipennis</i> Lea
174			<i>Temnopalpus</i> sp.
175			<i>Binburrum</i> sp.
176		Pyrochroinae	<i>Dendroides thoracicus</i> F.-W.
177			<i>Dendroides</i> sp.
178			<i>Pseudodendroides</i> sp.
179			<i>Pseudopyrochroa vestiflua</i> Lew.
180			<i>Pseudopyrochroa lateraria</i> Motsch.

181	Pyrochroidae	Pyrochroinae	<i>Pyrochroa coccinea</i> L.
182			<i>Schizotus pectinicornis</i> L.
183	Pedilidae		<i>Pedilus</i> sp.
184	Salpingidae	Agleninae	<i>Aglenus brunneus</i> Gyll.
185		Inoepolinae	<i>Diagrypnodes wakefieldi</i> Waterhouse
186			<i>Inoepplus dimidiatus</i> Waterhouse
187		Salpinginae	<i>Istrisia rufobrunnea</i> Lew.
188	<i>Salpingus depressifrons</i> Nikitsky et Belov		
189	Othnidae		<i>Elacatis kraatzi</i> Rtt.
190	Anthicidae	Anthicinae	<i>Notoxus monoceros</i> L.
191	Scraptiidae	Scraptiinae	<i>Scraptia</i> sp.
<b>Superfamilia Chrysomeloidea</b>			
192	Cerambycidae	Lepturinae	<i>Acmaeops</i> sp.
193			<i>Rhagium inquisitor</i> L.
194		Lamiinae	<i>Dorcadion</i> sp.
195	Chrysomelidae	Donaciinae	<i>Donacia</i> sp.
196		Chrysomelinae	<i>Chrysolina</i> sp.
197			<i>Leptinotarsa decimlineata</i> Say
198		Cryptocephalinae	<i>Clytra</i> sp.
199	Bruchidae		<i>Acanthoscelides obtectus</i> Say
<b>Superfamilia Curculionoidea</b>			
200	Curculionidae	Curculioninae	<i>Hylobius abietis</i> L.
201		Scolytinae	<i>Camptocerus atterimus</i>
202	Platypodidae		<i>Platypus</i> sp.