

*На правах рукописи*

**Зайцев Артём Александрович**

**СТРОЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЭНДОСКЕЛЕТА ГРУДИ  
ЛИЧИНОК ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (INSECTA, COLEOPTERA)**

**03.00.09 – энтомология**

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание ученой степени**

**кандидата биологических наук**

**Москва 2009**

Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии Биолого-химического факультета  
Московского Педагогического Государственного Университета

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
**Макаров Кирилл Владимирович**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
**Федоренко Дмитрий Николаевич**  
Институт проблем экологии и эволюции  
имени А.Н. Северцова

кандидат биологических наук  
**Полилов Алексей Алексеевич**  
Московский Государственный Университет  
имени Л.В. Ломоносова

Ведущая организация: Зоологический институт РАН

Защита диссертации состоится «8» декабря 2009 г. в 14 часов на заседании  
диссертационного совета Д 002.213.01 при Институте проблем экологии и эволюции им.  
А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, дом 33

телефон факс (495) 952-35-84

e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН  
по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, дом 33

Автореферат разослан « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2009 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук

Т.П. Крапивко

## **Общая характеристика работы**

**Актуальность исследования.** Эндоскелет головной капсулы и грудных сегментов имеется 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 Myriapoda, так же как и у Hexapoda (Apterygota). У Pterygota, и Coleoptera в частности, кутикулярный эндоскелет вытесняет соединительный и представлен в головной капсуле тенториумом, а в грудных сегментах - набором аподем, как правило парных. Эндоскелет груди имаго жесткокрылых относительно хорошо изучен, как на уровне отдельных групп (Joshi, 1976), так и для отряда в целом (Crowson, 1938, 1944). Результаты этих исследований оказали значительное влияние на развитие представлений о филогении и системе Coleoptera, и признаки эндоскелета взрослых форм широко применяются в современных работах (Baehr, 1975, 1979; Beutel, 1992; Friedrich et al, 2006, 2009). В то же время аналогичные признаки преимагинальных стадий жесткокрылых изучены фрагментарно и крайне редко используются в работах по филогении и систематике.

**Цель и задачи исследования.** Цель настоящей работы - изучить основные пути эволюционных преобразований эндоскелета груди личинок различных групп Coleoptera и оценить значение его признаков для познания систематики и филогении отряда. Для этого были поставлены следующие задачи:

- 1) изучить строение эндоскелета груди у личинок представителей разных семейств жесткокрылых, выявить гомологичные элементы; представить генерализованный план строения эндоскелета груди для отряда; усовершенствовать и дополнить номенклатуру аподем;
- 2) сравнить строение эндоскелета и мускулатуры груди у личинок, передвигающихся при помощи конечностей, и у аподных форм;
- 3) оценить изменения эндоскелета груди в ходе личиночного роста 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.

**Научная новизна.** Впервые изучено строение эндоскелета груди личинок 202 видов 90 семейств жесткокрылых, усовершенствована и дополнена номенклатура грудных аподем. Выявлены гомологичные элементы, на основе которых была построена генерализованная схема. Предложена типология эндоскелета груди личинок жесткокрылых. Установлены группы рецентных Coleoptera с наиболее близким к исходному плану строения эндоскелетом груди личинок, который сходен с таковым у родственных отрядов Neuropteroidea. Данные об изменении структуры эндоскелета груди Coleoptera в ходе онтогенеза подтверждают гипотезу о происхождении личинок Holometabola в результате процесса дезэмбрионизации начальных стадий развития. Проведена оценка значения признаков эндоскелета груди личинок для изучения систематики и филогении отряда. Показаны некоторые закономерности эволюционных преобразований эндоскелета груди личинок различных надсемейств жесткокрылых.

**Теоретическое и практическое значение.** Детальное исследование эндоскелета груди позволит расширить представления об особенностях организации и разнообразии планов строения личинок Coleoptera. Полученные данные могут быть использованы в исследованиях филогении отряда, кроме того с их помощью возможно уточнение положения спорных таксонов, что позволит усовершенствовать систему Coleoptera.

В ходе выполнения работы был собран большой материал по личинкам ксило- и мицетобионтных жуков, который послужит основой для создания иллюстрированного определителя этих групп фауны России.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были представлены на конференциях: XIII съезд Русского энтомологического общества (Краснодар, 2007); XIII European Carabidologists Meeting, (Blagoevgrad, 2007), а также докладывались на ежегодных

научных чтениях биолого-химического факультета Московского Педагогического Государственного Университета.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 6 работ, в том числе 3 статьи в журналах, из них 1 – из рекомендованного ВАК списка печатных изданий; 1 публикация в международном сборнике научных работ и 2 – тезисы конференций.

**Структура и объём работы.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов и трёх приложений. Работа изложена на 189 страницах, содержит 4 таблицы и 196 рисунков. Список литературы включает 160 названий, из них 145 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю признательность своему научному руководителю Макарову К.В. (МППУ) за постоянные консультации и помощь в подготовке работы. Автор благодарен Маталину А.В. (МППУ) за конструктивные замечания по рукописи и помощь в статистической обработке материала, а также 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. (Wroclaw 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.

## **Основное содержание работы**

**Введение.** Сформулирована актуальность темы работы, излагаются цели и задачи исследования.

### **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 (Eschscholtz, 1820; Baer, 1826; Audouin, 1828; Mac Leay, 1830; Faivre, 1861), и довольно многочисленны в настоящее время (Baehr, 1979; Ge et al, 2007). Количество публикаций аналогичного характера для личиночных стадий значительно меньше. Впервые эндоскелет груди личинок был подробно рассмотрен Берлезе (Berlese, 1909),

который предложил также и номенклатуру большинства его элементов. Множество неточностей послужили основой для критики работы Берлезе последующими исследователями. Наиболее значимой стала статья Крэмптона (Crampton, 1918), в которой рассматривались особенности скелетных образований груди личиночных стадий различных Pterygota. Он предложил более удобную номенклатуру элементов эндоскелета, которая частично используется и в настоящее время, и первым предпринял попытку их использования в систематических исследованиях на уровне отрядов. В большинстве последующих работ, посвященных эндоскелету личинок Coleoptera, как правило описывалось его строение у какого-либо одного вида, без сравнительного анализа (Speyer, 1922; Crome, 1957; Marvillet, 1960; Jaboulet, 1960; Barlet, 1992). Единственным исследованием эндоскелета личинок жесткокрылых, имевшим сравнительный характер, была работа Польяна (Paulian, 1944), в которой приведены данные по личинкам 14 семейств и особенностям строения эндоскелета груди преимагинальных стадий ряда других отрядов насекомых.

В целом, по сравнению с имаго жесткокрылых, очевидна недостаточность изученности эндоскелета груди личинок Coleoptera. Более того, в немногочисленных публикациях на эту тему авторы зачастую приводят различную номенклатуру аподем, что создает дополнительные трудности. Недооценка структур эндоскелета представляется явным упущением, поскольку другие ларвальные признаки, в том числе и анатомические, используются в филогенетических и систематических исследованиях различных групп Coleoptera относительно часто, особенно в последнее время.

## **1.2. Использование признаков личинок в филогенетических и систематических исследованиях 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 строения личинок (Böving, Craighead, 1931).

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; Makarov, 1996; Delgado, 1996; Solodovnikov, 2007) и особенностей анатомии (Ruhnaу, 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 использование признаков личинок в подобных исследованиях имеет не меньшее значение, поскольку личиночная стадия во многих случаях продолжительнее имагинальной и выполняет основную трофическую функцию (van Emden, 1957; Hinton, 1955, 1966).

Филогенетические исследования разных групп Coleoptera, в которых рассматривались исключительно особенности преимагинальных стадий, известны с 80-х годов XX века. Одним из первых таких исследований стала работа Рюнау, посвященная филогении Hydradephaga (Ruhnaу, 1984). Среди использованных автором признаков были в основном макроморфологические и анатомические.

После этой публикации вышел ряд работ Бойтеля и его учеников (Beutel, 1988, 1991; Beutel et al, 1999a, 1999b, 2000, 2006) по филогении Coleoptera, в которых анатомическим особенностям личинок уделялось большое внимание. Однако во всех этих случаях доминировали макроморфологические признаки; особенности хетотаксии, как правило, учитывались незначительно, а анатомические - сведены к строению головной капсулы. 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) оказала большое влияние на развитие современных 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, Adepaha и Polyphaga, что составляет более 70% от общего числа семейств отряда. 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).

Исследование структуры эндоскелета проводилось по препаратам, очищенным от мягких тканей раствором щёлочи. Для этого делался разрез на дорсальной стороне грудных сегментов, личинка помещалась в раствор NaOH до полного отделения мускулатуры и жирового тела от кутикулы. Затем покровы окрашивались фуксином или раствором метилового зеленого для более четкого выявления различных элементов эндоскелета. Препараты изучались под стереомикроскопом Leica MZ6.5 и MZ16.5, и затем зарисовывались при помощи рисовального аппарата. На завершающем этапе подготовки иллюстраций все изображения обрабатывались в программе Corel Draw 12.

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

## 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. Всего у личинок Coleoptera было выявлено 10 дискретных элементов, для шести из которых возможно топологическое установление гомологий в пределах отряда. Именно эти гомологичные структуры были использованы при построении генерализованной схемы эндоскелета груди (рис. 1).

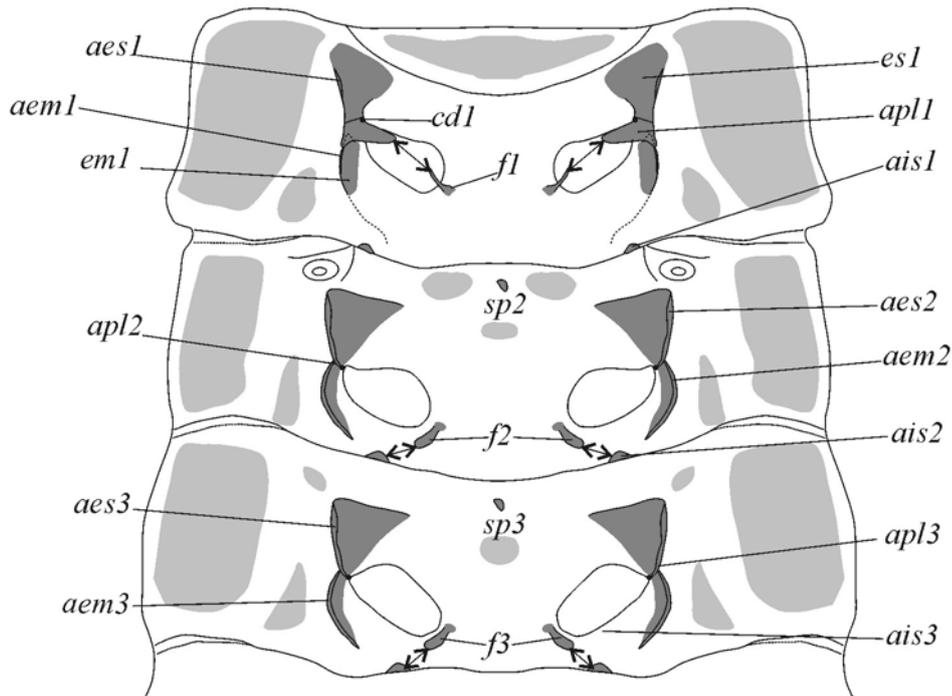


Рис. 1. Генерализованная схема строения эндоскелета груди личинок Coleoptera

**Эндоскелет переднегруди** в генерализованном виде состоит из парных элементов. Аподема эпистерна (*aes1*) развита довольно слабо у большинства личинок жесткокрылых и представляет собой небольшой гребень склерита. Аподема эпимера (*aem1*), которая имеет сходный вид и также бывает довольно плохо выражена у ряда таксонов. Форма этих аподем у большинства личинок Coleoptera приблизительно одинаковая, но в некоторых случаях наблюдается их заметная модификация или редукция. Плевральная аподема (*apl1*), образуется в месте соединения эпистерна и эпимера и формирует коксальный мышцелок. Снаружи ее расположение маркировано плевральным швом. Эта аподема присутствует практически у всех личинок жесткокрылых с развитыми конечностями, хотя ее форма значительно варьирует в пределах отряда. Фурка (*f1*) - стерральная аподема, различного размера и формы, чаще всего довольно узкая и вытянутая. Вершина фурки соединена связкой с плевральной аподемой (на рис. 1 показано стрелкой), обеспечивая прикрепление плевро-стеральной мускулатуры и мышц передней пары конечностей. Межсегментная аподема (*ais1*), расположена на границе про- и мезоторакса, обычно небольшая, имеет треугольную форму.

**Средне- и заднегрудь.** Эндоскелет этих отделов, как правило, идентичен и в генерализованном виде также состоит из аподем эпистерна и эпимера (зачастую развитых значительно лучше, чем на переднегруди), фурук и межсегментных аподем. Плевральная

аподема, напротив, обычно развита заметно хуже, чем на переднегруди и нередко может быть редуцирована. В связи с этим, фурки соединены не с ней, а с межсегментными аподемами (при их наличии) или с аподемами эпистернита следующего сегмента. Характерно наличие непарной стеральной аподемы (*spina*), расположенной в передней части мезо- и метастернита - как правило округлой, небольшого размера, однако у некоторых личинок сильно увеличенной.

В ряде случаев (как правило, у сильно специализированных форм) развиваются уникальные аподемы, не встречающиеся у других таксонов. Эти структуры не включены в представленную генерализованную схему.

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

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

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* Herbst в качестве модельного объекта для изучения мускулатуры грудных сегментов и мест их прикрепления. Выяснилось, что к эндоскелетным структурам *Calosoma* прикрепляется подавляющая часть мышц груди, обеспечивающих как разнообразные движения конечностей, так и поддержание постоянной формы тела или его изгибание. Число групп мышц, не связанных с аподемами, невелико - это продольная и косая тергальная мускулатура и дорсо-вентральные мускулы-промоторы и ремоторы коксы.

#### **3.2.2. Личинки с редуцированными конечностями (на примере Cerambycidae)**

Личинки ряда групп развиваются в защищенных от хищников местах, например, в толще древесины или в тканях живых растений (Buprestidae, Curculionidae, Cerambycidae). В таких условиях с сильно ограниченными возможностями для передвижения, основная локомоторная функция переходит от конечностей, которые частично или полностью редуцированы, непосредственно к туловищным сегментам. Движение в этом случае осуществляется за счет перистальтической деформации грудных и особенно брюшных сегментов. У таких личинок эндоскелет груди развит очень слабо и локомоция осуществляется преимущественно за счет комплексного взаимодействия грудной и брюшной мускулатуры, чья топография и функциональный набор во многом совпадают.

Личинки с относительно хорошо развитыми конечностями, но слабо склеротизованными покровами (Oedeomeridae, Melandryidae, Peltidae) способны менять способ локомоции в зависимости от направления движения или типа субстрата – перистальтический при обратном движении и, преимущественно, с помощью конечностей при продвижении вперед. В этом случае эндоскелет груди, как правило, сохраняется и развит достаточно хорошо.

### 3.3. Постэмбриональное развитие эндоскелета

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

У большинства жесткокрылых в ходе личиночного развития проходит 3-5 стадий, разделенных линьками. У личинок Coleoptera, особенно обитающих в плотном неоднородном субстрате, по мере увеличения размеров может меняться тип взаимодействия с ним: мелкие личинки первого возраста способны двигаться, используя естественные полости и скважины субстрата, а с ростом они вынуждены переходить к активному рытью или раздвиганию частиц. В связи с этим была изучена степень изменения структур эндоскелета в ходе постэмбрионального развития у личинок с различным образом жизни.

Были исследованы личинки всех возрастов *Calosoma auropunctatum* Herbst., *Ophonus asureus* Fabr., *Carabus granulatus* L., *Anisodactylus binotatus* Fabr., *Platynus assimilis* Payk. (Carabidae) и *Cucujus haematodes* Er. (Cucujidae). В результате выяснилось, что при линейном росте размеров личинок в онтогенезе в большинстве случаев наблюдается достоверное увеличение относительных размеров *apl1*, *aes2-3* и *fl-3* у старших (2-3) возрастов. Для некоторых структур эндоскелета, например, *ais1-3* достоверных различий обнаружено не было, что, по-видимому, объясняется их малым размером. В то же время, форма и, тем более, набор аподем остаются неизменными на протяжении всей личиночной стадии.

На следующем этапе работы было проведено исследование изменений структур эндоскелета в ходе метаморфоза жесткокрылых различных семейств: *Carabus nemoralis* Muller, *C. granulatus* L. (Carabidae), *Stenagostus undulatus* Deg. (Elateridae), *Dorcadion* sp. (Cerambycidae), *Hylecoetus dermestoides* L. (Lymexylidae), *Schizotus pectinicornis* L. (Pygochroidae), *Calopus serraticornis* L. (Oedeomeridae). Изучение предкулолок показало полную идентичность их эндоскелета личиночному состоянию. В то же время, на стадии

ранней куколки *Stenagostus* и *Carabus* (еще частично скрытой в экзувии личинки) структура эндоскелета уже довольно сильно отличается от личиночной. Так, плевральные, межсегментные аподемы и спины (при их наличии) полностью лизируются, 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: характерная форма *f1-2*, срастание *f3* и образование ими непарной структуры (метэндостернита по Кроусону), формирование плевральных аподем. По-видимому, формирование эндоскелета груди заканчивается уже на стадии имаго, в процессе завершения склеротизации покровов.

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

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

К настоящему времени существует две основные точки зрения на появление личиночной стадии у Holometabola. Первая предполагает нимфальное происхождение личинок голометабола (Poyarkoff, 1914; Hinton, 1955; Sehnal et al, 1996). По нашим данным, эндоскелет груди нимфы (наяды) и имаго стрекоз, несмотря на резко отличный образ жизни этих двух стадий, характеризуется идентичным набором аподем, а все различия связаны лишь с их размером и формой. Таким образом, если принимать точку зрения о нимфальном происхождении личинок Holometabola, то строение эндоскелета должно быть во многом сходно у личинок и имаго Coleoptera. Однако различие в строении эндоскелета, указанное ранее, ставит под сомнение «нимфальную» теорию происхождения личиночной стадии Holometabola.

Суть другой гипотезы состоит в том, личиночная стадия появляется в результате дезэмбрионизации развития, таким образом, соответствуя эмбриональному состоянию предковой формы (Lubbock, 1883; Berlese, 1913; Ёжиков, 1929; Henson, 1946, Тихомирова, 1991).

Полученные данные о перестройках эндоскелета груди в ходе индивидуального развития позволяют сделать предварительные заключения о соответствии онтогенетических стадий у Hemi- и Holometabola (рис. 2). «Нимфальная» структура эндоскелета, идентичная по набору элементов с имаго, наблюдается у Coleoptera только на поздних стадиях развития куколки. Следовательно, подтверждается точка зрения о соответствии нимф гемиметабол 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. На этих стадиях происходят активные процессы перестройки эндоскелета (и других структур), по масштабу сравнимые с морфогенезом на стадии яйца. Все это подтверждает предположение о том, что личинка представляет собой «морфогенетическую стадию, соответствующую эмбриональному состоянию предка» (Новак, 1961), т.е. проходящую в яйце у Hemimetabola.

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

Установлено наличие развитого и во многом сходного эндоскелета грудных сегментов личинок Neuropteroidea (Neuroptera, Raphidioptera и Megaloptera) и Coleoptera (на уровне генерализованного плана строения), что является дополнительным свидетельством высокой степени родства между этими таксонами. Необходимо отметить особенное сходство внутреннего скелета груди личинок жуков и вислоккрылок. Не исключено, что план строения эндоскелета *Sialis* во многом может соответствовать архетипичному состоянию для Coleoptera.

Степень выраженности внутреннего скелета груди личинок других изученных отрядов значительно варьирует: от практически полного его отсутствия у Hymenoptera и Lepidoptera, развития лишь стеральной группы аподем у Mecoptera, и наконец, до полного набора аподем у Trichoptera. Эндоскелет *Panorpa* и *Allotrichia* легко отличим от колеоптероидного типа; первый - отсутствием плевральных аподем при высокой степени

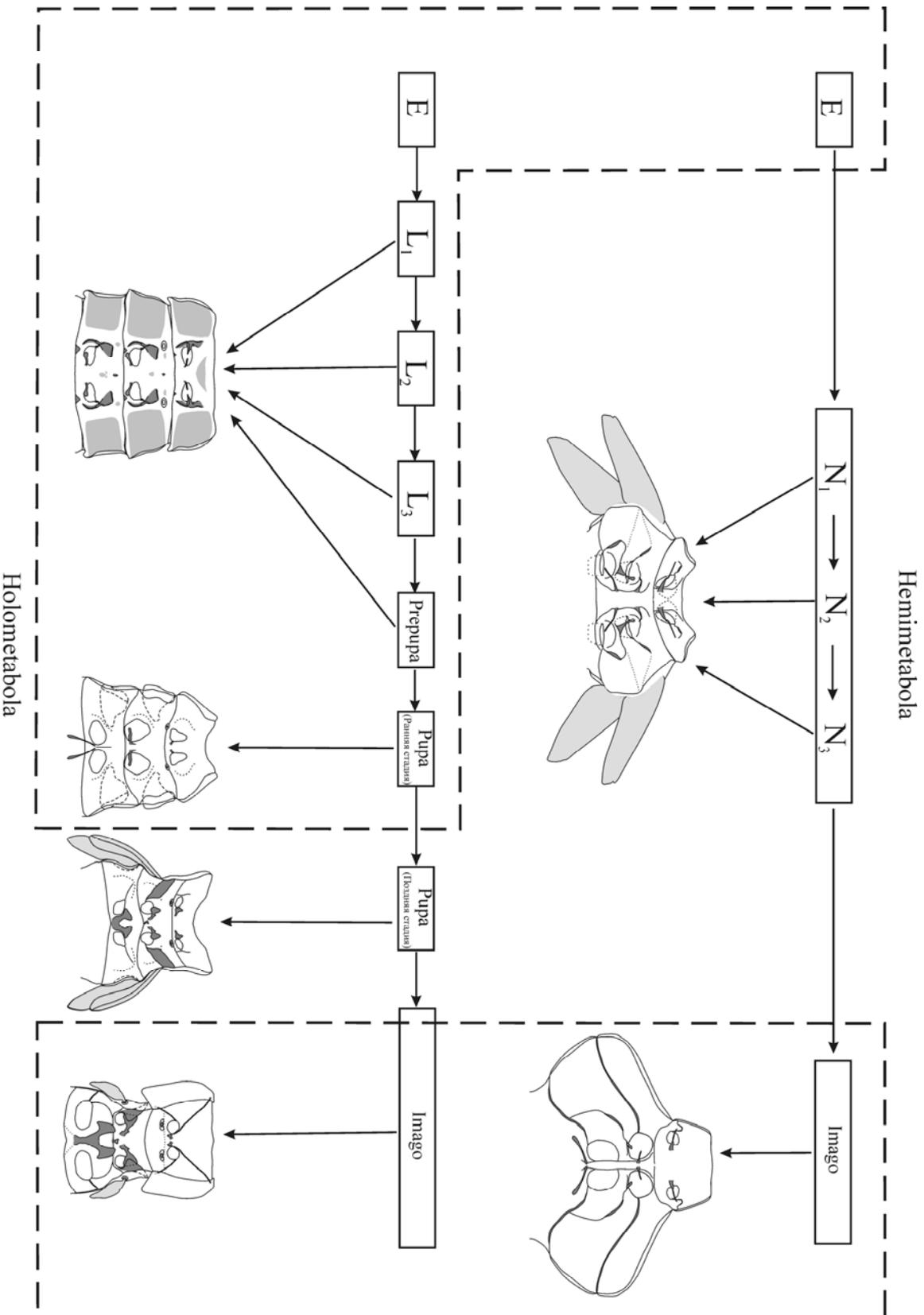


Рис. 2. Соотношение онтогенетических стадий Немі- и Нолотметаболы на основе изучения эндоскелета груди Одопата и Солеортера.

развития стернальных элементов, а 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 по другим анатомическим признакам (Crampton, 1914; Beutel, 2007).

## **Глава 5. Особенности строения эндоскелета личинок изученных семейств жесткокрылых**

В этой главе подробно рассматриваются структурные особенности эндоскелета груди изученных личинок жесткокрылых. Диагнозы приводятся на уровне семейств, поскольку, в большинстве случаев межродовые различия в его пределах невелики или даже отсутствуют. В случае отклонения признаков эндоскелета некоторых таксонов от типичных для конкретного семейства признаков эндоскелета, эти отличия указываются особо.

## **Глава 6. Типы эндоскелета груди личинок Coleoptera**

### **6.1. Разнообразие эндоскелета груди личинок Coleoptera**

Показано, что возможные варианты строения эндоскелета груди личинок Coleoptera теоретически могут быть довольно разнообразны вследствие: 1) отсутствия или наличия определенных элементов и связанного с этим многообразия их комбинаций, и 2) более или менее значительного изменения относительных размеров и формы аподем.

Личинки близких родов, обитающих в сходных условиях, очень часто обладают почти идентичным эндоскелетом. 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 др. Более того, личинки разных семейств Coleoptera, живущие в условиях, существенно ограничивающих возможные способы движения, зачастую обладают не только сходным габитусом, но и близким строением эндоскелета груди. Так, обитающие в узких полостях под корой личинки надсемейств Tenebrionoidea и Cucujoidea, характеризуются рядом сходных черт эндоскелета груди. В результате у личинок

неродственных родов может развиваться довольно сходная структура эндоскелета.

Такие случаи параллельного развития эндоскелета груди на уровне родов и даже семейств, а также редукция его элементов, обычная для личинок жесткокрылых, сокращает число возможных комбинаций аподем. В результате, разнообразие эндоскелета грудных сегментов сводится к относительно небольшому числу частных планов строения, сохраняющих свое постоянство на уровне семейств (реже – подсемейств) и поддающихся типизации.

## 6.2. Типология эндоскелета груди личинок *Coleoptera*

Предлагаемая типология эндоскелета груди личинок основана на выявлении идентичных комбинаций аподем, служащих местами прикрепления мускулатуры конечностей, и носит предварительный характер. Всего выделено 8 основных типов строения эндоскелета груди у личинок с хорошо развитыми конечностями, каждый из которых, как правило, включает в себя несколько подтипов (таблица 1).

Типы выделены по топологическому принципу и расположены в порядке деградации эндоскелета. Название типу давалось по семейству, обладающим наиболее полным набором аподем; если таких оказывалось несколько – то по самому крупному. Подтипы именовались по самому крупному семейству. Из приведенной таблицы видно, что наиболее часто редуцируются спины и межсегментные аподемы, а самыми константными элементами эндоскелета оказываются плевральные аподемы проторакса, аподемы эпистерна и фурки. Дополнительного пояснения заслуживает последний тип, названный «минимизированным». У большого числа таксонов (личинки 19 семейств) аподемы, к которым прикрепляется мускулатура конечностей, представлены только *apl1* и *aes1-3*. По-видимому, это минимально возможное строение эндоскелета груди, необходимое для обеспечения полноценной локомоции (не зависимо от размеров личинок) при помощи развитых конечностей, в связи с чем такой тип строения и получил свое название.

Надо отметить, что наряду с функционально очевидными параллелизмами в пределах одного типа, а нередко - и подтипа, сходная комбинация элементов эндоскелета может быть развита у личинок с сильно различающимся 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 их образа жизни столь велики, что

| Тип                     | Подтип                  | Представители                                                                 | Элементы эндоскелета |        |      |        |       |        |      |
|-------------------------|-------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|----------------------|--------|------|--------|-------|--------|------|
|                         |                         |                                                                               | apl1                 | aes1-3 | f2-3 | apl2-3 | sp2-3 | ais2-3 | ais1 |
| <b>Карабидный</b>       |                         | Trachypachydae, Carabidae, Hydrophilidae, Erotylidae                          | •                    | •      | •    | •      | •     | •      | •    |
| <b>Сильфоидный</b>      | <i>сильфоидный</i>      | Silphidae, Eulichadidae, Endomychidae, Scarabaeoidea, Endecatomidae           | •                    | •      | •    | •      |       | •      | •    |
|                         | <i>лампиридный</i>      | Lampyridae                                                                    | •                    | •      | •    | •      |       | •      |      |
|                         | <i>кокциnellидный</i>   | Coccinellidae                                                                 | •                    | •      | •    |        |       | •      |      |
| <b>Нозодендронидный</b> | <i>нозодендронидный</i> | Nosodendridae                                                                 | •                    | •      | •    | •      | •     |        | •    |
|                         | <i>дитискоидный</i>     | Dytiscidae, Gyrinidae, Lucanidae                                              | •                    | •      | •    | •      | •     |        |      |
|                         | <i>бирроидный</i>       | Byrrhidae, Dascillidae, Scirtidae, Psephenidae, Helophoridae, Passalidae, etc | •                    | •      | •    | •      |       |        |      |
| <b>Лимексилонидный</b>  | <i>лимексилонидный</i>  | Lymexylonidae, Cerophytidae                                                   | •                    | •      | •    |        | •     | •      | •    |
|                         | <i>стафилиноидный</i>   | Staphylinidae, Scaphidiidae                                                   | •                    | •      | •    |        |       | •      | •    |
|                         | <i>гетероцеронидный</i> | Heteroceridae, Elmidae                                                        | •                    | •      |      |        |       | •      | •    |
| <b>Кантаронидный</b>    | <i>кантаронидный</i>    | Cantharidae, Callirhipidae                                                    | •                    | •      |      | •      |       | •      |      |
|                         | <i>элатеронидный</i>    | Elateridae, Drilidae, Lycidae, Ptinidae, часть Dermestidae, Haliplidae        | •                    | •      |      | •      |       |        |      |

|                         |                         |                                                                                 |   |   |   |   |   |  |  |
|-------------------------|-------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|---|---|---|---|---|--|--|
| <b>Зофероидный</b>      | <i>зофероидный</i>      | Zopheridae, Oedemeridae, Pythidae, Monotomidae, Monommatidae, Othnidae          | • | • | • |   | • |  |  |
|                         | <i>сальпингоидный</i>   | Salpingidae, Synchronidae, Nitidulidae, Leioididae, Corylophidae, Pyrochroinae  | • | • | • |   |   |  |  |
| <b>Клероидный</b>       | <i>криптоцефалидный</i> | Cryptocephalinae                                                                | • | • |   | • | • |  |  |
|                         | <i>клероидный</i>       | Cleridae, Peltidae, Trogossitidae, Silvanidae                                   | • | • |   |   | • |  |  |
| <b>Минимизированный</b> |                         | Noteridae, Rhysodidae, Anobiidae, Malachidae, Cucujidae, Byturidae, Ciidae, etc | • | • |   |   |   |  |  |

Таблица 1. Типология эндоскелета грудных сегментов личинок Coleoptera.

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

позволяют исключить гипотезу формирования однотипного эндоскелета под влиянием сходных условий жизни. Можно предполагать, что выделенные типы строения эндоскелета груди отражают скорее общий уровень организации личинок, то есть степень эмбрионизации онтогенеза.

### **6.3. Использование признаков эндоскелета груди личинок в решении спорных вопросов систематики Coleoptera**

На основании сравнения структурных типов эндоскелета в пределах отряда показано, что его изучение у личинок, относящихся к близкородственным семействам или подсемействам, и обитающих в более или менее одинаковых условиях (хотя бы при условии сходного типа локомоции) может иметь значение для систематики. 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 проведенного исследования был предложен ряд изменений и уточнений систематического положения некоторых спорных таксонов Coleoptera (таблица 2).

Таким образом, данные, полученные при изучении строения 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 ограничений, которые следуют из наших данных.

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 сборном характере 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 редукционные процессы приводят к формированию сходных минимизированных вариантов у заведомо неродственных групп.

| Таксон                               | Положение по Lawrence, Newton, 1995       | Альтернативные варианты систематического положения                                                                                                                                                                     | Положение таксона по признакам эндоскелета груди личинок |
|--------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| <i>Rhysodes</i>                      | Rhysodidae, Adepnaga (близки к Carabidae) | п\сем. Carabidae (Bell, 1998);<br>сестринская группа Carabidae (Beutel, 1990, 1992);<br>независимые и примитивные Adepnaga (Ponomarenko, 1995);<br>промежуточная группа с рядом признаков Archostemata (Makarov, 2008) | не являются Carabidae или их сестринской группой         |
| <i>Nodinus</i>                       | Apateticinae, Staphylinidae               | Apateticinae, Silphidae (Madge, 1980)                                                                                                                                                                                  | Apateticinae, Staphylinidae, близки к Scaphidiidae       |
| <i>Drapetes</i>                      | Lissominae, Elateridae                    | Lissomidae (Burakowski, 1976 )                                                                                                                                                                                         | Lissominae, Elateridae                                   |
| <i>Orphilus</i>                      | Orphilinae, Dermestidae                   | Nosodendridae (Ivie, 1985, 2002)                                                                                                                                                                                       | Orphilinae, Dermestidae; близки к Thyloidiinae           |
| <i>Lagriia</i>                       | Lagriinae, Tenebrionidae                  | Lagriidae (Boving, 1931; Crowson, 1981)                                                                                                                                                                                | Lagriinae, Tenebrionidae                                 |
| <i>Elacatis</i>                      | Othniinae, Salpingidae                    | Othniidae (Boving, 1931); Elacatidae (Crowson, 1981)                                                                                                                                                                   | Othniinae, Pythidae (ранее не предлагалось)              |
| <i>Inopeplus, Diagyrynodes</i>       | Inopeplinae, Salpingidae                  | Inopeplidae (Sato, Hatta, 1988)                                                                                                                                                                                        | Inopeplidae                                              |
| <i>Aglenus</i>                       | Agleninae, Salpingidae                    | Agleninae, Colydiidae (Dajoz, 1977)                                                                                                                                                                                    | Agleninae, Salpingidae                                   |
| <i>Pedilus</i>                       | Pedilinae, Pyrochroidae                   | Anthicidae (Abdullah, 1969); Pedilidae (Lacordaire, 1859)                                                                                                                                                              | Pedilinae, Pyrochroidae                                  |
| <i>Morpholycus, Temnopalpus</i>      | Pilipalpinae, Pyrochroidae                | Pythidae (Watt, 1987);<br>Pilipalpidae (Nikitsky, 1986)                                                                                                                                                                | Pilipalpidae                                             |
| Colydiidae, Zopheridae, Monommatidae | Colydiidae, Zopheridae, Monommatidae      | под\сем. в Zopheridae (Lawrence, Ślipinski, 1997)                                                                                                                                                                      | Zopheridae (Colydiinae + Zopherinae), Monommatidae       |
| <i>Meryx, Ulodes</i>                 | Ulodidae                                  | Ulodinae, Zopheridae (Doyen, Lawrence, 1979)                                                                                                                                                                           | Ulodidae, близки к Archeocrypticidae и Mycetophagidae    |

Таблица 2. Использование признаков эндоскелета груди личинок в систематике Coleoptera. Штриховкой показаны совпадения с традиционным (Lawrence et al, 1995) вариантом систематического положения таксона; в рамки обведены ранее не предлагавшиеся варианты.

## Глава 7. Эволюция эндоскелета груди личинок Coleoptera

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

Как считается, различия в строении личинок жуков разных групп могут быть в значительной мере обусловлены изменением их уровня 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 Adepnaga, Staphylinoidea и Hydrophylloidea, реализуется в связи с выходом из яйца сильно дифференцированных личинок, способных к активному поиску добычи. 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. В связи с этим целесообразно рассмотреть пути эволюционных преобразований эндоскелета груди на уровне частных групп Coleoptera. Однако прежде необходимо установить, личинки каких групп из современных жесткокрылых обладают наиболее примитивными чертами организации, и эндоскелета груди в том числе.

Принимая традиционный взгляд на Megaloptera как на предковую группу жесткокрылых (Crampton 1918; Wheeler et al, 2001, Федоренко, 2006), можно предполагать, что эндоскелет личинок наиболее примитивных Coleoptera должен был быть хорошо развит. Рецентные личинки наиболее древнего из известных подотрядов жуков – Archostemata являются высокоспециализированными обитателями толщи плотной древесины, и, скорее всего, мало соответствуют предковой форме этой группы (Beutel, Hörnschemeyer, 2008).

Сильно редуцированный эндоскелет их грудных сегментов в данном случае логично считать производным состоянием. Таким образом, представления о прототипичном плане строения эндоскелета груди жесткокрылых мы основывали 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 представители Hydrophiloidea из Polyphaga (Пономаренко, 1969, 1995; Grimaldi, Engel, 2005). Таким образом, в нашем исследовании строение эндоскелета личинок Trachypachidae (Geadephaga), Dytiscidae, Gyridae (Hydradephaga) и Hydrophilidae из Polyphaga принимается как основа для установления плезиоморфного состояния.

### **7.1. Разнообразие и эволюция эндоскелета личинок Coleoptera**

На уровне надсемейств рассмотрены основные пути и возможные причины морфологической эволюции эндоскелета груди личинок жесткокрылых.

Установлено, что 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, наступающим 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 оказывается развит значительно слабее, чем 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 фиксируется при совпадении фито- или ксилофагии, дезэмбрионизации развития и доминировании перистальтического способа движения. Таковы, например, личинки Vuprestidae, Cerambycidae и Curculionidae.

Указанные 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, конечным вариантом таких преобразований является развитие минимального набора аподем, необходимого для обеспечения полноценной локомоции в конкретных условиях обитания. Такой вариант преобразований можно обозначить как «минимизация», по аналогии с перестройками хетома личинок (Макаров, 1996). В случае сохранения единого типа локомоции, способа питания и уровня эмбрионизации этапы и пути олигомеризации эндоскелета можно трактовать как отражение филогенетических отношений в пределах группы. В диссертации эти процессы рассмотрены на примере личинок групп семейств пирохроидного и кукуйидного комплексов.

Случаи вторичного усложнения эндоскелета груди личинок, в связи с переходом к обитанию в специфических условиях, требующих зачастую кардинальных изменений в характере локомоции, относительно немногочисленны. Таковы, например, *Cicindelini* в *Carabidae*, *Clytrini* в *Chrysomelidae*, *Callirhipidae*, *Eulichadidae* и некоторые другие. Как правило, усложнение их эндоскелета груди сопровождается появлением специфических аподем, не имеющих аналогов у родственных групп.

В целом, основное направление эволюционных преобразований эндоскелета груди личинок *Coleoptera* – редукция, что 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, обеспечивающих необходимую площадь прикрепления и топологию 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. В этом случае набор мышц грудного и брюшного отделов во многом сходен, а эндоскелет груди не развит.
3. В ходе личиночного развития Coleoptera наблюдаются незначительные изменения 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. Разнообразие эндоскелета грудных сегментов личинок жесткокрылых сводится к 8 основным группам частных планов строения, сохраняющих свое постоянство на уровне семейств и, реже – подсемейств
5. Установленная 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. 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
6. На основании признаков эндоскелета груди личинок предложено уточнение систематического положения ряда таксонов Coleoptera, в частности *Nodynus*

(Staphylinidae, Apateticinae); *Lagria* (Tenebrionidae, Lagriinae); *Inopeplus*, *Diagrypnodes* (Inopeplidae); *Elacatis* (Pythidae, Othniinae); *Pedilus* (Pyrochroidae, Pedilinae); *Morpholycus*, *Temnopalpus* (Pilipalpidae) и др.

7. Исходный тип эндоскелета груди личинок, по-видимому, близок к обнаруженному у Carabidae, Trachypachidae, Dytiscidae, Gyrinidae (Adephaga), и Hydrophilidae (Polyphaga). Он характеризуется полным набором элементов и во многом сходен с таковым у *Sialis*, что подтверждает высокую степень родства Coleoptera и Megaloptera.
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.

#### **Список публикаций по теме диссертации**

**Зайцев А.А.** Эндоскелет грудных сегментов личинок жуков-огнецветок (Coleoptera, Pyrochroidae) / А.А. Зайцев // Русский Энтомологический Журнал – 2005. - 14 (1). – С. 15-20.

**Zaitsev A.A.** The endoskeleton of thoracic segments of Carabid larvae (Coleoptera, Carabidae) / А.А. Зайцев // Back to the Roots and Back to the Future? Towards a New Synthesis amongst Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology. - 2007. - Abstract Volume - p. 68.

**Зайцев А.А.** Эндоскелет грудных сегментов личинок Coleoptera / А.А. Зайцев // Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества, Краснодар. – 2007. – С. 117-118.

**Zaitsev A.A.** Description of larval and imaginal stages of new species from the genera *Pseudacroleptus* Pic, 1911 и *Ceratoprion* Gorham, 1880 (Coleoptera: Lycidae: Leptolycinae) / S.V. Kazantsev, A.A. Zaitsev // Russian Entomol. J. – 2008. - 17 (3). – С. 283-292.

**Zaitsev A.A.** Thoracic endoskeleton of carabid larvae (Coleoptera, Carabidae) / А.А. Zaitsev // 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. – **2008**. – С. 159-171.

**Зайцев А.А.** Эндоскелет грудных сегментов личинок Tenebrionoidea (Insecta, Coleoptera) и использование его признаков в систематике надсемейства / А.А.Зайцев // Евразийский Энтомологический Журнал – **2009**. – 8 (2). - С. 189-204.