

Происхождение отряда жуков (Coleoptera) и значение палеонтологической летописи

Origin of the Coleoptera and significance of the fossil record

А.Г. Кирейчук*, **, А. Нель **
A.G. Kirejtshuk*, **, A. Nel **

* Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб., 1. Санкт-Петербург 199034 Россия; E-mail: agk@zin.ru, kirejtshuk@gmail.com.

*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Nab. 1, St.-Petersburg 199034 Russia.

** Национальный музей естественной истории, СР 50, Энтомология, ул. Бюффона 45, Париж F-75231 Франция.

** Muséum National d'Histoire Naturelle, CP 50, Entomologie, 45 Rue Buffon, Paris F-75231 France.

Ключевые слова: Coleoptera, возраст отряда, диагноз отряда, древнейшие личинки, образ жизни, питание.

Key words: Coleoptera, age of order, diagnosis of order, oldest larvae, mode of life, feeding.

Резюме. В статье обсуждается концепция происхождения отряда Coleoptera в свете последних палеонтологических и морфологических сведений, строение древнейших жуков и диагноз отряда по признакам взрослых жуков. Разбираются представления о древнейших личинках, которые могут относиться к отряду, и представления об образе жизни и онтогенезе древних жуков и их предков. Описано новое семейство Coleopsidae **fam.n.** для нижнепермского рода *Coleopsis* Kirejtshuk, Poschmann et Nel, 2013.

Abstract. The paper deals with the concept of origin of the order Coleoptera in the light of recent paleontological and morphological data, structure of the oldest beetles and diagnosis of the order for characters of adults. The conceptions on the oldest larvae that could belong to the order and conceptions on the mode of life and ontogenesis of the oldest beetles and their ancestors are also discussed. The new family Coleopsidae **fam.n.** is described for the Lower Permian genus *Coleopsis* Kirejtshuk, Poschmann et Nel, 2013.

Введение

Происхождение больших групп с высоким таксономическим рангом всегда привлекало исследователей и на всех этапах развития науки появлялись новые сведения, которые при включении их в общий контекст знаний приводили к пересмотру принятых концепций. Последние десятилетия характеризуются значительными пересмотрами многих аспектов систематики и филогенетики, которые в той или иной мере отразились и на представлениях о происхождении отряда жуков. Это обстоятельство в первую очередь связано с интенсификацией палеонтологических исследований и значительным увеличением масштабов молекулярных исследований, а также возрастающей популярностью последних. В настоящей статье подведены промежуточные итоги исследований наиболее древних остатков жесткокрылых, проясняющих происхождение отряда и их значение для понимания становления отряда.

Обсуждение и результаты

Отряд жуков традиционно считался одним из наименее измененных среди голометабол. Наибольшую распространенность получила точка зрения А.В. Мартынова [Martynov, 1931], согласно которой жуки родственны с надотрядом Neuropterida или рассматриваются сестринской группой по отношению к нему [Пономаренко, 1969 (Ponomarenko, 1969); Crowson, 1981; Hennig, 1981; Kukalová-Peck, Lawrence, 2004; Labandeira, 2011 и др.], нередко считая вслед за Шарпом и Муйром [Sharp, Muir, 1912], что жуки ближе всего в родственных отношениях находятся с отрядом большекрылых (Megaloptera). Эти представления находят подтверждения и в молекулярных сравнениях [Wiegmann et al., 2009; McKenna, Farrell, 2010 и др.]. Вместе с тем ранние филогенетические дифференцировки голометабол все же остаются довольно неясными. В некоторых филогенетических построениях ветвь надотряда Coleopterida отходит вслед за Hymenopterida от общего ствола Holometabola после их разветвления с линией Caloneuridea [Расницын, 1980 (Rasnitsyn, 1980)]. Ранее Х.Х. Росс [Ross, 1955] так же допускал близкие отношения отрядов жуков и перепончатокрылых. Наконец, представители группы, по-видимому, давшей начало перепончатокрылым, а также группы вероятно близкородственной отряду жуков ранее других попали в верхнекарбонную палеонтологическую летопись [Nel et al., 2013]. Однако Б.Б. Родендорф считал, что надотряд жесткокрылообразных («Coleopteroidea») возможно включает непосредственных «потомков древнейших каменноугольных прямокрылообразных» [Родендорф, 1961 (Rohdendorf, 1961), стр. 294].

Сходство жесткокрылых и нейроптероидов в строении многих органов, особенно сильно выраженное у личинок, давало основание для допущения особо близких родственных отношений. Несмотря на множество публикаций, свидетельствующих о значитель-

ном родстве жуков и нейроптероидов (не включая перепончатокрылых), уже во второй половине прошлого века появились не вполне укладывающиеся данные из морфологии. Дж. Годвард Эдвардс опубликовал подробное описание генитальной капсулы и эдеагуса *Priacma serrata* LeConte, 1861 в двух изданиях [Edwards, 1953a, 1953b], подчеркивая значительное их сходство с таковым у некоторых перепончатокрылых. Тем не менее, это исследование по существу осталось без должного внимания. Только А.Г. Пономаренко [Ponomarenko, 1969] отметил, что строение эдеагуса у этого таксона сильно отличается от такового остальных жуков, в то время как другие исследователи пытались все же интерпретировать его только в связи со строением этого органа у остальных представителей отряда [Iablokoff-Khnzorian, 1980; Hömschemeyer, 2009 и т.д.], отмечая при этом плезиотипическое состояние этого органа у приакмы. Дж. Г. Эдвардс [Edwards, 1953a, 1953b] использовал для обозначения склеритов эдеагуса *Priacma serrata* терминологию, принятую среди гименоптерологов для обозначения сходных образований (склеритов: « *volsellar plate*», « *digitus volsellaris*» и « *cuspis volsellaris*»: [Snodgrass, 1941]), допуская их гомологичность. Кроме этого, Эдвардс обнаружил, что как и у перепончатокрылых к куспидам эдеагуса приакмы подходят мышцы, сокращение которых приводит к смыканию кусписов и дигитусов, а также дуговидно изогнутых парамер, несущих на вершине многочисленные заостренные шипы [Edwards, 1953b]. Следует заметить, что и Миколейт [Mickoleit, 1973] сравнивая половые органы самок нейроптероидов и жуков, отметил, что вторичный телескопический яйцеклад жуков, т.е. «вагинальные пальпы» ортоптероидного яйцеклада показывают «плезиоморфную форму нейроптероидного яйцеклада» [Mickoleit, 1973, стр. 38]. Морфологические интерпретации получили также поддержку в некоторых статьях по сравнениям нуклеотидов у представителей различных групп [Savard et al., 2006; Castro, Downton 2007; Simon et al., 2012 и т.д.].

Почти все современные купедины (за исключением *Priacma serrata*), а также почти все известные ископаемые представители подсемейства Priacmini с исследованными эдеагусами (за исключением нижнемелового *Gracilicupes tenuicruralis* Tan, Ren et Shin, 2006) имеют достаточно характерный для подсемейства тип строения (купесовидный тип), который характеризуется сравнительно широкими уплощенными парамерами, несущими выросты у основания [по Neboiss, 1984: « *ventro-marginal spines*»] и у вершин [по Neboiss, 1984: « *apical hooks*»]. Тогда как современный *Priacma serrata* и вымерший *Gracilicupes tenuicruralis* имеют сравнительно узкие и широко изогнутые парамеры, которые без выростов как у купесовидного эдеагуса, но с шипами, а также упомянутые выше волселлярные склериты. Вместе с тем доступные для сравнения признаки внешнего строения *Priacma* и *Gracilicupes* не позволяют выделить последних в особый таксон сре-

ди купедин. Если предположить, что выросты купесовидного эдеагуса и волселлярные склериты могут быть гомологизированы, то через них можно связать в филогенетической схеме различные типы эдеагусов, характерные для различных подотрядов жуков, а также объяснить отличия строения эдеагуса у различных архостемат. При этом в строении эдеагуса различных групп полифаг наблюдаются следы придатков парамер, которые, по-видимому, гомологичны таковым на парамерах купесовидного эдеагуса архостемат [Kirejtshuk et al., 2016].

Указанные морфологические несогласованности могут быть прояснены палеонтологическими данными. Семейство Cupedidae Laporte, 1836, к которому относится *Priacma*, должно относиться к купидоморфной линии архостемат (инфраотряд Cupedomorpha Ponomarenko, 2002), представители которой по признакам внешнего строения более сходны с наиболее древними жуками из семейства Tshekardocoleidae Rohdendorf, 1944, чем представители схизофроморфной линии (инфраотряд Schizophoromorpha Ponomarenko, 2002). К купидоморфной линии, по-видимому, следует относить и чекардоколеид с крупными ячейками между правильными первичными жилками, хотя род *Coleopsis* Kirejtshuk, Poschmann et Nel, 2013, для которого здесь предложено новое семейство (см. Таксономические замечания, Coleopsidae fam.n.), имеет, с одной стороны, правильное и близкое к исходному для жуков расположение первичных жилок, а с другой, мелкие многочисленные ячейки образованные формированием дополнительных жилок [Kirejtshuk et al., 2014], что позволяет рассматривать этот род не только обособлено от чекардоколеид, но и предполагать, что он может быть связан с со схизофроморфной линией или даже быть обособленным от обоих инфраотрядов. Сохранение наиболее архаичных черт строения эдеагуса некоторых купедид позволяет допускать, что они могли их сохранить от наиболее древних жуков, т.е. вероятно близких к чекардоколеидам. Основные отличия купедид от чекардоколеид заключаются в менее полном жилковании надкрылий, правильных парных рядах ячеек между основными жилками и незамкнутых сзади передних тазиковых впадин, тогда как у чекардоколеид жилкование надкрылий с большим числом основных жилок и с менее правильными рядами ячеек, а тазиковые впадины сзади замкнуты [Пономаренко, 1969 (Ponomarenko, 1969); Kirejtshuk et al., 2014, 2016].

Близкие родственные отношения купедид и чекардоколеид, а также вероятно и колеопсид, выраженные в значительном сходстве их взрослых представителей, позволяют определить синдром предка отряда через набор апоморфий, сформулированных в ряде последних публикациях [Ponomarenko, 2002; Kukalová-Peck, Lawrence, 2004; Kirejtshuk et al., 2014, 2016]. Важнейшими из них могут рассматриваться сильно склеротизованные передние крылья (надкрылья) и их особое жилкование [простая субкоста (Sc); выпуклая и простая передняя радиальная жилка (RA); менее выпуклая и простая задняя ради-

альная жилка (RP); менее выпуклая, чем радиальные (R) и передняя кубитальная (CuA) жилки, медиальная жилка (M), базально слившаяся с CuA, но дистально отделенная от последней; полностью отделенные от радиального ствола объединенным основанием медиальная и передняя кубитальная жилки (M+CuA); почти достигающая вершины надкрылий передняя кубитальная жилка (CuA)], сильно консолидированный проторакс, невыступающие прококссы и очень короткие вертлуги всех ног. К этим особенностям следует добавить: дорсовентральное уплощение тела; развитие прогипомер в протораксе; разделенные у основания длинная передняя (CuA) и очень короткая задняя (CuP) кубитальные жилки надкрылий (причем задняя довольно вогнута и простая); очень длинная и параллельная заднему краю надкрылий первая анальная жилка (A1); сравнительно выпуклая, короче предыдущей и более или менее параллельная заднему краю вторая анальная жилка (A2); параллельная заднему краю надкрылий и образующая пришовную линию третья анальная жилка (A3), которая сливается в дистальной части с A2; наличие складывающего механизма в жилковании задних крыльев, обеспечивающего их автоматическое складывание, характеризующееся сокращением радиальной системы и расширением анальной системы; заходящие на основание брюшка метакоссы и слияние производных первых двух стернитов брюшка, обеспечивающее конгруэнтность сочленения груди и брюшка; модификация брюшка (развитие латеростернитов); структурные трансформации органов птероторакса и брюшка для образования подэлитрального пространства. Наконец, к этому списку признаков следует отнести сокращение числа антенномеров до 11–13; формирование неподвижного птероторакса в результате консолидации склеритов мезо- и метоторакса; заднемоторный полет; отсутствие тегулы (козырька) над местом прикрепления крыльев; содержащее только 5 вентритов брюшко с втянутыми у обоих полов гениталиями, включающими дериваты склеритов 8-го и 9-го сегментов брюшка. Возможной апотипией отряда является также черепичное сочленение вентритов брюшка, которое наблюдается у чекардоколеид [см. Kirejtshuk et al., 2014: *Moravocoleus permianus* Kukalová, 1969] и купедид.

Палеонтологические сведения все еще не достаточны для выяснения формирования строения отряда жуков, хотя обнаружение вымершего карбонового отряда Skleroptera [Kirejtshuk, Nel, 2013], который по жилкованию может рассматриваться относящимся к общей с предками жуков ветви, но имеющего в отличие от последних не дорсовентральное, а латеральное уплощение тела (как у некоторых других голометаболов). При этом сходство в дорсовентральном уплощении тела тараканов и жуков должно признаваться конвергентным. Ранее к базальной группе отряда жуков был отнесен верхнекарбоновый вид *Adiphebia lacoana* Scudder, 1885

[Béthoux, 2009], который первоначально рассматривался близким нейроптероидам [Scudder, 1885: «Neuropteroid Palaeodictyopteran»]. Однако тщательный анализ строения этого ископаемого вида позволяет предположить его сближать с отрядами Dictyoptera или Paoliida [Kirejtshuk et al., 2014], а не к Neuropterida, как полагали Кукалова-Пек и Бейтель [Kukalová-Peck, Beutel 2012]. Остается неясным положение рода *Umenocoleus* Chen et T'an, 1973, который был изначально описан в составе отряда жуков [Chen, T'an, 1973], а затем ошибочно переведенный в отряд тараканов [Vršanský, 2003]; отношение семейства Umenocoleidae Chen et T'an, 1973 к жукам также требует переисследования [Kirejtshuk et al., 2014].

Исследование верхнекарбоновых личинок голометабола московского возраста [Nel et al., 2013: *Metabolarva bella* Kirejtshuk, Prokin, Nel et Wappler, 2013; Haug et al., 2015: *Srokalarva bertei* J. Haug, Labandeira, Santiago-Blay, C. Haug et Brown, 2015 (= *Srokalarva bertei* Kukalová-Peck, 1997, nomen nudum)] позволяют предположить, что личинки, напоминающие таковых жуков, оказались в палеонтологической летописи намного раньше, чем первые взрослые жуки, но сравнимо с древнейшими представителями ветвей предков перепончатокрылых и жуков [Nel et al., 2013]. Эти личинки вполне структурно соотносимы с некоторыми нижнепермскими личинками из Чекарды, среди которых можно предполагать наличие личинок чекардоколеид [Пономаренко, 1969 (Ponomarenko, 1969); Prokin et al., 2015]. Строение этих личинок вполне согласуется с представлениями о том, что личинки древнейших жуков были связаны со стволами деревьев, обитали внутри субстрата и имели строение, соотносимое с современными эрукоидными личинками жуков [Пономаренко, 1969, 1988 (Ponomarenko, 1969, 1988); Crowson, 1981; Nel et al., 2013; Kirejtshuk et al., 2014 и др.). Однако Хауг с соавторами [Haug et al., 2015] считают, что обе указанные карбоновые личинки являются представителями ветви предков Neuropterida, которые были наружными обитателями, питавшимися мягкими вегетативными органами («herbivorous as external foliage feeders»). Эта версия объясняется указанными авторами, с одной стороны, предположительным строением ротовых частей личинки (которое, однако, вовсе не достоверно и не доказывает характер питания личинок), а, с другой стороны, находками повреждений на палеозойских растениях, которые могли остаться вследствие погрызов членистоногих, хотя современные группы отрядов Neuropterida представлены хищными формами, причем водные личинки сизир (Sisyridae) *питаются губками* и, возможно, мшанками. Ранее Лабандейра [Labandeira, 2011] предполагал, что *Srokalarva* можно относить к кладе Antliophora и допускал ее питание внутри субстрата. Интерпретация поверхностного образа жизни *Srokalarva* также находится в сильном противоречии с концепцией Ла-

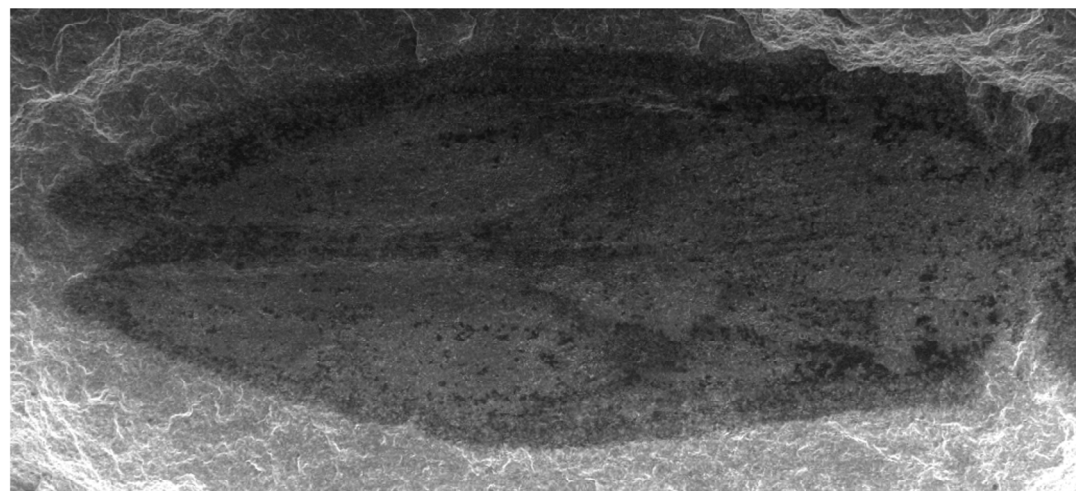


Рис. 1–3. *Coleopsis archaica* (Coleopsidae fam.n.) (по Kirejtshuk et al., 2014 с изменениями). Голотип (ZfB 3315), отпечаток; верхние слои майзенхаймской свиты ассельского или низа сакмарского ярусов; Грюгельборн/Саарланд, Германия. Фотографии выполнены на стереомикроскопе с поляризаций Leica MZ 7.5 и на стереомикроскопе Olympus SCX9 без поляризации. 1 — при полностью скрещенных поляризаторах (при полностью перекрытом линейном поляризованном свете, при котором наблюдается полное затемнение) и покрытым изопропанолом; 2 — при наполовину скрещенных (частично перекрытых) поляризаторах и покрытым изопропанолом; 3 — без поляризации и без спирта.

Figs 1–3. *Coleopsis archaica* (Coleopsidae fam.n.) (after Kirejtshuk et al., 2014 with changes). Holotype (ZfB 3315), print; Rotliegend, top of Meisenheim Formation, corresponding to an Asselian or earliest Sakmarian age; Grögelborn/Saarland, Germany. Photos obtained under stereomicroscope with polarization Leica MZ 7.5 and stereomicroscope Olympus SCX9 without polarization. 1 — with polarizing filters completely crossed (with linear polarized light completely extinct), immersed in isopropanol; 2 — with polarizing filters (approximately halfway crossed), immersed in isopropanol; 3 — without polarization and alcohol.

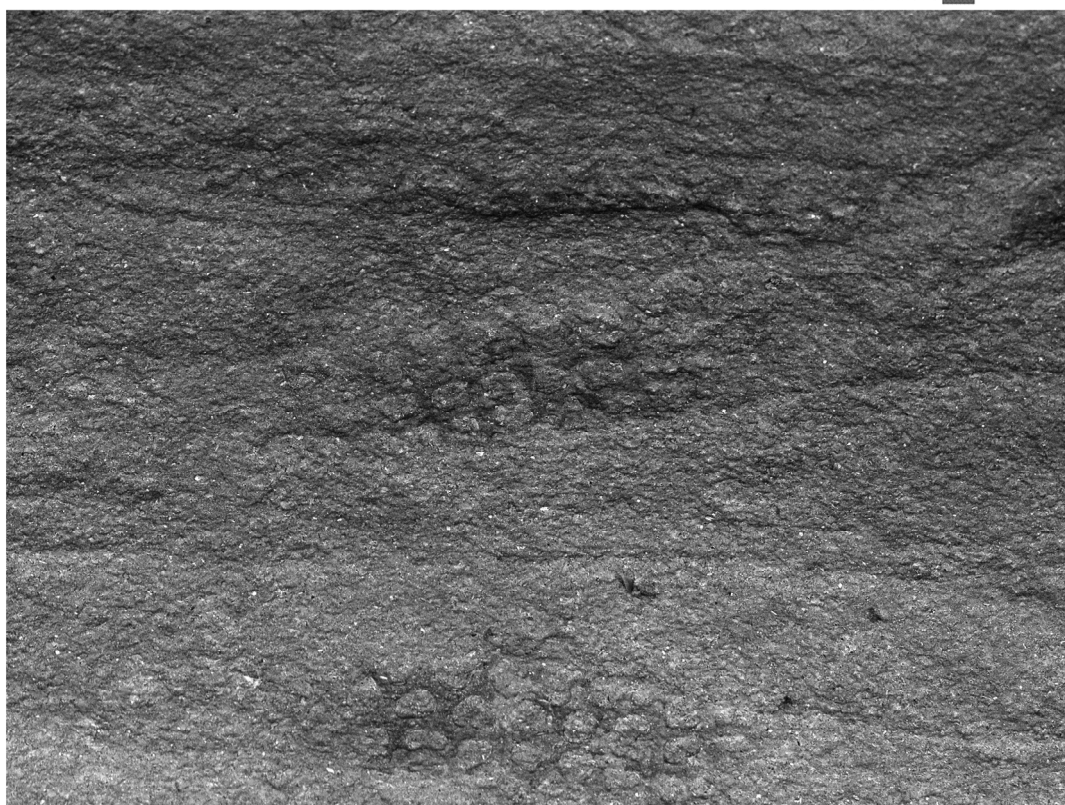
мера [Lameere, 1899] о происхождении голометабола в результате преобразований развития, связанного с разделением мест обитания личинок (скрытого) и взрослых (наружного). Важным обстоятельством являются возможные следы метапнейстической дыхательной системы с дыхательным отверстием у вершины брюшка *Metabolarva bella*, которая может свидетельствовать об обитании в водной или влажной среде [Nel et al., 2013]. Среди личинок современных голометабола такой тип дыхательной системы представлен у двукрылых, жуков и перепончатокрылых. Из них личинки жуков являются наиболее

допустимыми претендентами на структурные аналогии или гомологии с карбоновыми личинками, хотя все современные личинки жуков с метапнейстической дыхательной системой обитают в воде и довольно разнообразны по строению, но не эрукоидные [Nel et al., 2013]. Пономаренко [Ponomarenko, 1988] вслед за Ламером [Lameere, 1899] полагал, что предки голометабола были эрукоидными, что в свою очередь делало возможным разделение мест обитания личинок и взрослых насекомых. Строение *Metabolarva bella* с предположительно метапнейстической дыхательной системой, позволявшей оби-



SEM HV: 20.00 kV Vac: LowVac, 22 Pa View field: 6.58 mm Det: LVSTD 2 mm VEGA\\ TESCAN

MNHN 4



SEM HV: 20.00 kV Vac: LowVac, 6 Pa View field: 1.89 mm Det: BSE 500 μm VEGA\\ TESCAN

MNHN 5

Рис. 4–5. *Coleopsis archaica* (Coleopsidae fam.n.) (по Kirejtshuk et al., 2014 с изменениями). Голотип (ZfB 3315), противоотпечаток; верхние слои майзенхаймской свиты ассельского или низа сакмарского ярусов; Грюгельборн/Саарланд, Германия. Фотографии выполнены на растровом электронном микроскопе Tescan Vega LSU. 4 — тело; 5 — основание надкрылий.

Figs 4–5. *Coleopsis archaica* Kirejtshuk, Poschmann et Nel, 2014 (Coleopsidae fam.n.) (after Kirejtshuk et al., 2014 with changes). Holotype (ZfB 3315), counterprint; Rotliegend, top of Meisenheim Formation, corresponding to an Asselian or earliest Sakmarian age; Grügelborn/Saarland, Germany. Micrograms obtained under Tescan Vega LSU scanning electron microscope. 1 — body; 2 — base of elytra.

тять внутри влажного субстрата, согласуется с такой интерпретацией. Если предки жуков были в действительности связаны с гелофитными карбоновыми лесами, то их личинки могли также иметь метапнейстическую дыхательную систему, позволявшую им пребывать в переувлажненных пространствах под корой и в древесине.

Можно резюмировать, что формирование отряда жуков проходило в условиях драматических изменений глобального климата при переходе от «термоэры» к «крио-эре» в конце позднего карбона, сопровождавшегося усилением сезонности, сильно сказывающейся на соответствующих изменениях в глобальной биоте. Наземные раннепермские экосистемы Лавруссии характеризуются признаками, свидетельствующими о более сухих сезонах, проявляющихся в том числе в преобладании ксерофильных растительных сообществ. Пономаренко [Ponomarenko, 1969] полагал, что происхождение жуков произошло при первых диверсификациях голометабола, личинки которых обитали внутри субстрата; при этом личинки жуков были мягкими и эрукоидного типа, сходными с таковыми у современных ксиломицетобионтов. Это подтверждается наличием таких личинок среди материалов, найденных в нижнепермском захоронении Чекарды [Prokin et al., 2015]. Кроусон [Crowson, 1975, 1981] считал, что древние чекардоколеиды и другие пермские кулпедоморфные архостематы были приурочены к подкорным местообитаниям. Кирейчук [Kirejtshuk, 1991; Кирейчук, 1994 (Kirejtshuk, 1994) и др.], развивая эти представления, считал, что ксиломицетофагия явилась исходным режимом питания для личинок древних жуков, что определяло их сравнительно длительное развитие и сопровождалось сравнительно короткой жизнью взрослых особей. Такой образ жизни позволял древним жукам избегать острую конкуренцию с палеозойскими тараканами и протэлитроптерами, проходя личиночное развитие внутри возможно влажного или даже затопленного субстрата. Эти обстоятельства, с одной стороны, определили сравнительно небольшое количество ископаемых остатков палеозойских жуков, попавших в палеонтологическую летопись. С другой стороны, они создали предрасположенность древних жуков к переходу к обитанию в водную среду, что было многократно реализовано во второй половине перми и в дальнейшем [Ponomarenko, 2002, 2013; Ponomarenko, Prokin, 2015 и др.].

Таксономическая часть

Coleopsidae Kirejtshuk et Nel, fam.n.

Типовой род: *Coleopsis* Kirejtshuk, Poschmann et Nel, 2013 (*Coleopsis archaica* Kirejtshuk, Poschmann et Nel, 2013); верхние слои майзенхаймской свиты (Meisenheim Formation) ассельского или низа сакмарского ярусов; Грюгельборн/Саарланд, Германия (рис. 1–5, а также иллюстрации в Kirejtshuk et al., 2013).

Диагноз. Тело средних размеров (7,8 мм); довольно удлиненное, сверху и снизу несколько уплощенное, с грубо скульптурированными покровами. Голова prognathic, с овальными латерально выступающими глазами; лабрум свободный и выступающий из-под лба. Максиллярные и лабиальные щупики умеренно развиты, с удлиненными последними пальпомерами. Переднеспинка с уплощенными боками и расширена кпереди, переднегрудь приблизительно равна по длине переднеспинке, с округлыми и узкорасставленными передними тазиковыми впадинами. Щиток маленький, треугольный, с заостренной вершиной. Средние тазиковые впадины, по-видимому, округлые и соприкасающиеся. Метэпистерны узкие и равномерно расширены кпереди. Метавентрит приблизительно одинаковой длины и ширины, с поперечным швом. Метакосы с узко вытянутыми назад медианными частями. Брюшко с 5 вентритами. Надкрылья шире переднегруды, вероятно почти с отогнутыми боками, совместно заострены на вершине, с умеренно развитыми плечами; с линией между субкостой и боковым краем (под эпиплевральным килем); с субкостой (Sc), по-видимому, достигающей вершин надкрылий; с радиусом (R), разветвляющимся в дистальной части и образующим 3 жилки у вершины; с общей ветвью переднего кубитуса с медианой (CuA (+M)), ветвящейся у середины надкрылий на CuA и M; с задним кубитусом (CuP), сливающимся с первой анальной жилкой (A1) у основания надкрылий; с анальными жилками, приближенными ко шву в передней половине надкрылий; со сравнительно маленькими ячейками между жилками надкрылий, образующими слабо выраженные ряды вдоль жилок. Ноги умеренно развиты, с узкими голеньями.

Diagnosis. Body of medium size (7.8 mm); rather elongate, dorsally and ventrally sub-flattened, with coarsely sculptured integument. Head prognathous, with oval eyes projecting laterally; labrum free and exposed from under frons. Maxillary and labial palpi moderately developed, with elongate ultimate palpomeres. Pronotum with sub-flattened sides and widening anteriorly; prosternum about as long as pronotum, procoxae suboval and apparently narrowly separated. Scutellum small and triangular, angular at apex. Mesocoxae apparently suboval, (sub)contiguous. Metepisterna moderately narrow and gradually widening anteriorly. Metaventrals about as long as wide at base and with transverse suture. Metacoxae with their median parts narrowly projecting posteriorly. Abdomen with five ventrites. Elytra wider than prothorax, sides apparently subexplanate, apices conjointly acuminate; shoulders moderately raised; line between Sc and lateral edge (below epipleural ridge); Sc apparently nearly reaching elytral apices; R branching in the distal half of elytra, producing three veins at apices; CuA (+M) branching into CuA and M at middle of elytra; CuP fusing with first anal vein at elytral base; anal veins approaching suture in anterior half of elytra; cells between veins of elytra rather small and oval, only weak traces of rows along veins. Legs moderately developed, with narrow tibiae.

Сравнение. По характерному и сравнительно полному жилкованию новое семейство следует относить к надсемейству Tshekardocoleoidea, включающему также вымершие семейства Tshekardocoleidae и Labrodorocoleidae Ponomarenko, 1969. Однако щиток *Coleopsis* значительно крупнее, чем у других групп чекардоколеид. Также в отличии от таксонов других семейств надсемейства, ячейки на надкрыльях колеопсид в дистальной части становятся

меньше и менее правильно расположенными, CuA сильнее изогнута в сторону шва, CuP изогнуто скошена и соединена с A1 у самого основания надкрылий, образуя отчетливый треугольник (несколько напоминающий таковой у *Prosperocoleus* Kukulová, 1969). Кроме того, RP у *Coleopsis* имеет 2 отчетливые и отдельно ответвляющиеся от общего радиального ствола жилки, тогда как у многих представителей других семейств выражено только одно ветвление. Наконец, следует отметить, что передние тазиковые впадины у *Coleopsis* округлые (как у чекардоколеид), но не ясно замкнутые ли они сзади (как у чекардоколеид и пермокупедид) или незамкнутые (как у купедид).

Благодарности

Авторы признательны многим коллегам, без помощи и участия которых их исследования были бы невозможны. Первому автору хотелось бы выразить свою искреннюю благодарность А.Р. Кроусону (A.R.Crowson), О.Л. Крыжановскому и А.Г. Пономаренко оказавшим большое влияние на формирование взглядов автора и его интересов в исследовании жуков. Многие аспекты настоящих исследований обсуждались с близкими коллегами автора и в первую очередь с А.А. Легаловым, М.В. Набоженко и А.А. Прокиным. Во время поездок на Дальний Восток автор неизменно пользовался всесторонней дружеской поддержкой А.С. Лелея.

Исследования проводились по плановым темам Зоологического института РАН (в настоящее время гостема № 01201351189) и поддерживались программами Президиума РАН (в настоящее время «Эволюция органического мира и планетарных процессов»), грантами РФФИ (в настоящее время № 15-04-02971а), Национальным музеем естественной истории в Париже (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), Мэрией Парижа и программой Университета Сорбонны (Programme d'Accueil de Chercheurs de Haut Niveau).

Фотографии на поляризационном микроскопе представлены для исследований М. Пошманном (M. Poschmann, Referat Erdgeschichte at the Generaldirektion Kulturelles Erbe RLP, Mainz), а исследования на растровом электронном микроскопе выполнены при содействии С. Пона (S. Pont) в Лаборатории минералогии и космохимии Парижского национального музея естественной истории.

Литература

- Béthoux O. 2009. The earliest beetle identified // *Journal of Palaeontology*. Vol.83. P.931–937.
- Castro L.R., Dowton M. 2007. Mitochondrial genomes in the Hymenoptera and their utility as phylogenetic markers // *Systematic Entomology*. Vol.32. No.1. P.60–69.
- Chen S., T'an C.-C. 1973. A new family of Coleoptera from the Lower Cretaceous of Kansu // *Acta Entomologica Sinica*. Vol.16. P.169–178.
- Crowson R.A. 1975. The evolutionary history of Coleoptera, as documented by fossil and comparative evidence // *Atti del X Congresso Nazionale Italiano di Entomologia*, Sassari 20–25 Maggio 1974, Firenze. P.7–90.
- Crowson R.A. 1981. The biology of Coleoptera. London: Academic Press. xii + 802 p.
- Edwards J.G. 1953a. The morphology of the male terminalia of beetles belonging to the genus *Priacma* (Cupesidae) // *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*. T.29. P.1–8.
- Edwards J.G. 1953b. The peculiar clasping mechanisms of the phallus of males of *Priacma* (Cupesidae, or Cupedidae) // *The Coleopterist's Bulletin*. Vol.7. P.17–20.
- Haug J.T., Labandeira C.C., Santiago-Blay J., Haug C., Brown S. 2015. Life habits, hox genes, and affinities of a 311 million-year-old holometabolous larva // *BMS Evolutionary Biology*. Vol.15. No.208. DOI: 10.11862-015-0428-8
- Hennig W. 1981. Insect phylogeny. Chichester, New York: Wiley J. and Sons, Inc. (publ.). 514 p.
- Hörschemeyer T. 2009. A species level phylogeny of Archostemata (Coleoptera) — where do *Micromalthus debilis* and *Crowsoniella relicta* belong? // *Systematic Entomology*. Vol.34. P.533–558.
- Lablokoff-Khnzorian S.M. 1980. Le segment genital male de coléoptères et son importance phylogénétique (Coleoptera) // *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. Bd.27. S.251–295.
- Kirejtshuk A. G. 1991. Evolution of mode of life as the basis for division of the beetles into groups of high taxonomic rank // Zunino M., Belles X., Blas M. (Eds): *Advances in Coleopterology*. Asociacion Europea de Coleopterologia, Barcelona. P.249–261.
- Kirejtshuk A.G. 1994. [System, evolution of mode of life and phylogeny of the order Coleoptera. I.] // *Entomologicheskoye Obozrenie*. Vol.73. No.2. P.266–288. [In Russian]
- Kirejtshuk A.G., Nel A. 2013. Skleropectera, a new order of holometabolous insects (Insecta) from the Carboniferous // *Zoosystematica Rossica*. Vol.22. No.2. P.247–257.
- Kirejtshuk A.G., Nel A., Kirejtshuk P.A. 2016. Taxonomy of the reticulate beetles of the subfamily Cupedinae (Coleoptera, Archostemata), with a review of the historical development // *Invertebrate Zoology*. Vol.13. No.2. P.61–190.
- Kirejtshuk A.G., Poschmann M., Prokop J., Garrouste R., Nel A. (2013) 2014. Evolution of the elytral venation and structural adaptations in the oldest Palaeozoic beetles (Insecta: Coleoptera: Tshekardocoleidae) // *Journal of Systematic Palaeontology*. Vol.12. No.5. P.575–600.
- Kukulová-Peck J., Beutel R.G. 2012. Is the Carboniferous †*Adiphlebia lacoana* really the «oldest beetle»? Critical reassessment and description of a new Permian beetle family // *European Journal of Entomology*. Vol. 109. No.4. P. 633–645.
- Kukulová-Peck J., Lawrence J.F. 2004. Relationships among coleopteran suborders and major endoneopteran lineages: evidence from hind wing characters // *European Journal of Entomology*. Vol.101. No.1. P.95–144.
- Labandeira C.C. 2011. Evidence for an Earliest Late Carboniferous divergence time and the early larval ecology and diversification of major Holometabola lineages // *Entomologica Americana*. Vol.117. P.9–21.
- Lameere A. L. 1899. Discours sur la raison d'être des métamorphoses chez les insectes // *Bulletin et Annales de la Societe Royale Belge d'Entomologie*. Vol.43. P.619–636.
- Martynov A.V. 1931. [New Permian insects from Tikhie gory. II. Neoptera (without Miomoptera)] // *Trudy Geologicheskogo Muzeya Akademii Nauk SSSR*. Vol.8. P.149–212. [In Russian]
- McKenna D.D., Farrell B.D. 2010. 9-genes reinforce the phylogeny of Holometabola and yield alternate views on the phylogenetic placement of Strepsiptera // *PloS ONE*. Vol.5. No.7. e11887. P.1–8.
- Mickoleit G. 1973. Über den ovipositor der neuropteroidea und coleoptera und seine phylogenetische bedeutung (Insecta, Holometabola) // *Zeitschr. Morphol. Tiere*. Bd.74. Hefte 1. S. 37–64.
- Neboiss A. 1984. Reclassification of *Cupes* Fabricius (sensu lato), with descriptions of new genera and species (Cupedidae, Coleoptera) // *Systematic Entomology*. Vol.9. No.5. P.443–477.
- Nel A., Roques P., Nel P., Prokin A.A., Bourgoin T., Prokop J., Szwedo J., Azar D., Desutter-Grandcolas L., Wappler T., Garrouste R., Coty D., Huang D., Engel M.S., Kirejtshuk A.G. 2013. The earliest-known holometabolous insects. // *Nature*. Vol.503. P.257–261.

- Ponomarenko A.G. 1969. [Historical development of coleopterous Archostemata] // Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. Vol.125. P.1–240. [In Russian].
- Ponomarenko A.G. 1988. [Main trends of evolution of larvae and systematics of Oligoneoptera] // Dolin V.G. (Ed.): 12 Mezhdunarodnyy Simpozium po Entomofaune Srednei Evropy, Kiev, 25–30 Sentyabrya 1988. Tezisy dokladov. Kiev: Naukova Dumka. P.38–43. [In Russian].
- Ponomarenko A.G. 2002. Superorder Scarabaeidea Laicharting, 1781. Order Coleoptera Linné 1758 // Rasnitsyn A.P., Quicke L.J. (Eds): History of Insects. The Netherlands, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. P.164–176.
- Ponomarenko A.G. 2013. New beetles (Insecta, Coleoptera) from the latter half of the Permian European Russia // Paleontological Journal. Vol.47. No.7. P.705–735.
- Ponomarenko A.G., Prokin A.A. 2015. Review of paleontological data on the evolution of aquatic beetles (Coleoptera) // Paleontological Journal. Vol.49. No.13. P.1383–1412.
- Prokin A.A., Kirejtshuk A.G., Ponomarenko A.G. 2015. On some Permian and Triassic larvae of Holometabola: beetles or not? // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. Vol.55. No.2. P.882–884.
- Rasnitsyn A.P. 1980. [Subclass Scarabaeida Laicharting, 1781. Winged insects] // Rohdendorf B.B., Rasnitsyn A.P. (Eds): Istoricheskoe Razvitie Klassa Nasekomykh. Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. Vol.175. P.24–28. [In Russian].
- Rohdendorf B.B. 1961. [Order Coleoptera, beetles] // Rohdendorf B.B., Becker-Migdisova E.E., Martynova O.M., Sharov A. (Eds): Paleozojskie Nasekomye Kuznetskogo Bassejna. Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. Vol.85. P.393–469. [In Russian].
- Ross H.H. 1955. Evolution of the insect orders // Entomological News. Vol.66. P.197–208.
- Savard J., Tautz D., Richards S., Weinstock G.M., Gibbs R.A., Werren J.H., Tettelin H., Lercher M.J. 2006. Phylogenomic analysis reveals bees and wasps (Hymenoptera) at the base of the radiation of holometabolous insects // Genome Research. Vol.16. P.1334–1338.
- Scudder S.H. 1885. Palaeodictyoptera: or the affinities and classification of Paleozoic Hexapoda // Memoirs of the Boston Society of Natural History. Vol.3. No.12. P.319–351.
- Sharp M.A., Muir F. 1912. The comparative anatomy of the male genitalia in Coleoptera // Transactions of the Entomological Society of London. Vol.1912. P.477–642 + pls. 42–78.
- Simon S., Narechania A., DeSalle R., Hadrys H. 2012. Insect phylogenomics: exploring the source of incongruence using new transcriptomic data // Genome Biology and Evolution. Vol.4. No.12. P.1295–1309.
- Snodgrass R.E. 1941. The male genitalia of Hymenoptera // Smithsonian Miscellaneous Collections. Vol.99. No.14. P.1–86.
- Vršanský P. 2003. Umenocoleoidea — an amazing lineage of aberrant insects (Insecta, Blattaria) // Bratislava, AMBA Projekty. Vol.7. P.1–32.
- Wiegmann B.M., Kim J.-W. 2009. Holometabolous insects (Holometabolata) // Hedges S.B., Kumar S. (eds): The Timetree of Life. Oxford: Oxford University Press. P.260–263.

Поступила в редакцию 27.03.2016