

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт аридных зон ЮНЦ

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
Institute of Arid Zones SSC

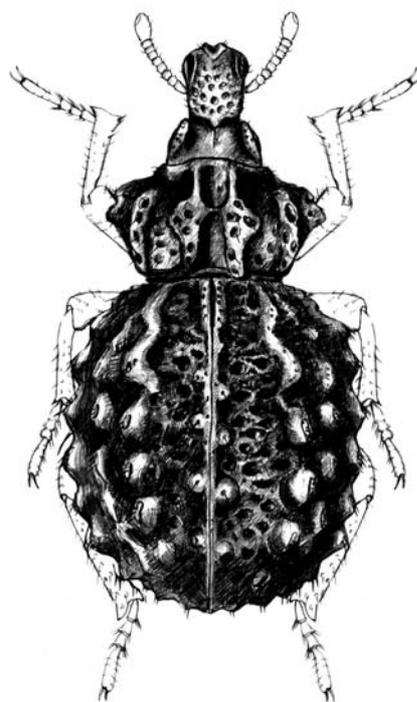


Кавказский Энтомологический Бюллетень

CAUCASIAN ENTOMOLOGICAL BULLETIN

Том 8. Вып. 1

Vol. 8. No. 1



Ростов-на-Дону
2012

О перенесении рода *Mesydra* Ponomarenko, 1977 из Hydrophilidae в Scarabaeidae (Coleoptera)

On the transfer of the genus *Mesydra* Ponomarenko, 1977 from Hydrophilidae into Scarabaeidae (Coleoptera)

Г.В. Николаев¹, А.А. Прокин^{2,3}
G.V. Nikolajev¹, A.A. Prokin^{2,3}

¹Казахский национальный университет имени аль-Фараби, пр. аль-Фараби, 71, Алма-Ата 050038 Казахстан

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл. 152742 Россия

³Воронежский государственный университет, Университетская пл., 1, Воронеж 394006 Россия

¹Al-Farabi Kazakh National University, al-Farabi Prospekt, 71, Almaty 050038 Kazakhstan. E-mail: nikolajevg@yahoo.com

²Papanin Institute for biology of inland waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouz district, Yaroslavl region 152742 Russia. E-mail: prokina@mail.ru

³Voronezh State University, Universitetskaya sq., 1, Voronezh 394006 Russia

Ключевые слова: Coleoptera, Hydrophilidae, Scarabaeidae, Aphodiinae, нижний мел, Байса.

Key words: Coleoptera, Hydrophilidae, Scarabaeidae, Aphodiinae, Lower Cretaceous, Baissa.

Резюме. Исследование голотипа типового вида монотипичного мезозойского рода *Mesydra* Ponomarenko, 1977, описанного в составе семейства Hydrophilidae sensu lato из нижнемелового местонахождения Байса в Забайкалье, заставляет перенести таксон в семейство Scarabaeidae sensu stricto. Обсуждается место рода в составе семейства. По строению переднеспинки род *Mesydra* наиболее близок роду *Annegialia* Howden, 1977 из трибы Eupariini Schmidt, 1910 подсемейства Aphodiinae.

Abstract. The holotype of the type species of monobasic Mesozoic genus *Mesydra* Ponomarenko, 1977, which was described as a member of the family Hydrophilidae from the Lower Cretaceous deposit's Baissa in Transbaikalia is revised. The genus *Mesydra* is transferred from family Hydrophilidae sensu lato into family Scarabaeidae sensu stricto. The place of the genus in structure of the family is discussed. According to structure of pronotum the genus *Mesydra* is close related to the genus *Annegialia* Howden, 1977 of the tribe Eupariini Schmidt, 1910 of the subfamily Aphodiinae Leach, 1815.

Монотипичный род *Mesydra* Ponomarenko, 1977 был описан по единственному отпечатку [Пономаренко, 1977: 111–113; табл. IX, фиг. 6; рис. 60], найденному в Байсе – одном из интереснейших нижнемеловых местонахождений. Род был отнесен к Hydrophilidae sensu lato (= Hydrophiloidea) на основании таких признаков, как короткая антенна с плотной трехчлениковой булавой и особенности жилкования задних крыльев с присутствием петли М+Cu и местом перегиба посередине крыла, а также ошибочной трактовки артефактов фоссиллизации на голове как Y-образной линии. По присутствию 6 вентритов и волосков на переднеспинке и брюшке род *Mesydra* сближался с Hydraenidae [Пономаренко, 1977]. Причем автор описания рассматривал признаки Hydraenidae как педоморфные и считал *Mesydra* представителем Hydrophilidae, а признаки Hydraenidae выработанными независимо. Вопреки этому мнению Р. Кроусон [Crowson, 1995] полагал, что *Mesydra* – это

свидетельство, поддерживающее линию семейств Hydrophilidae – Hydraenidae, объединявшихся ранее в Palpicornia.

Действительно, только в этих группах существует оригинальное преобразование антенн, отвечающее за захват атмосферного воздуха для дыхания. Если считать этот признак синапоморфией, то, согласно концепции А.Л. Тихомировой [1991], все особенности строения водобродок, сближающие их со Staphilinoidea, можно считать педоморфными (отражением процессов дезимагинизации, связанной с малыми размерами Hydraenidae внутри «Palpicornia»). Но даже и в этом случае признаки *Mesydra* не могут служить доказательством близкого родства семейств. Это следует из того, что и у Hydraenidae, и у водных Hydrophiloidea булава антенны уже адаптирована к захвату воздуха и менее компактная, чем у *Mesydra*. Вероятно, именно такое строение должно было характеризовать и булаву антенны их гипотетических предковых форм. Плотная булава, подобная таковой у *Mesydra*, встречается среди Hydrophiloidea лишь у полуводных обитателей уреза воды (семейства Georissidae и Epimetopidae), а в семействе собственно водолюбов – в подсемействе Sphaeridiinae. Представители Sphaeridiinae ведут преимущественно наземный образ жизни и «появились» в геологической летописи только в кайнозое. Водную среду (по сравнению с другими водолюбями) они освоили вторично [Bernhard et al., 2006]. Считать плотную булаву антенны первичной как для Hydrophilidae, так и для Hydraenidae трудно также по причине того, что уже из средней юры известны вполне типичные водные Hydraenidae «формального» рода *Ochthebiites* Ponomarenko, 1977 [Пономаренко, 1977], из верхней юры – водные представители рецентного рода *Helophorus* (Helophoridae) [Fikáček et al., 2012], а с границы юры и мела – вероятные представители рецентных триб Hydrophilidae: Spermopsini [Prokin et al., 2010] и Hydrophilini (субтриба Hydrobiusina) [Fikáček et al., 2011].

Исследование А.А. Прокиным в ПИН РАН голотипа *Mesydra elongata* Ponomarenko, 1977 –

типового вида рода – позволило сомневаться в принадлежности рода к надсемейству Hydrophiloidea на основании модальностей следующих признаков: сближенные средние и задние тазики; средние – почти параллельные; передняя голень с зубцами по наружному краю; переднеспинка с поперечными бороздками; имеются волоски по боковому краю переднеспинки и надкрылий, а также длинные щетинки на пропигидии и пигидии. Проведенная «фотосессия» голотипа *M. elongata* в различных режимах съемки с использованием электронного сканирующего микроскопа Tescan Vega XМУ и светового стереоскопического микроскопа Leica M165с с цифровой камерой Leica DFC420 выявила ряд деталей, которые позволяют отнести род к надсемейству пластинчатоусых жуков. Прежде всего это передние голени с тремя крупными зубцами по наружному краю (рис. 1–2, 5). Модальности других признаков приводятся в данном ниже уточненном диагнозе рода и обсуждаются в разделе о систематическом положении рода *Mesydra*.

Род *Mesydra* Ponomarenko, 1977
(Рис. 1–9)

Типовой вид. *Mesydra elongata* Ponomarenko, 1977 [Пономаренко, 1977].

Диагноз. Небольшой жук. Голова большая. Верхняя губа короткая, двулопастная. Мандибулы узкие; их вершины лишь незначительно выступают перед передним краем верхней губы. Нижнечелюстной щупик 3-члениковый, 3-й членик длиннее остальных, симметричный. Наличник трапециевидный, с прямым передним краем и широко закругленными передними углами; его поверхность грубо-морщинистая. Шов между наличником и лбом прямой – едва заметно приподнятый. Усики 9-члениковые с плотной 3-члениковой булавой, которая на отпечатке выглядит как симметричная (возможно, из-за «проекции», в которой она сохранилась при захоронении жука). Глаза кажутся не разделенными щечными выступами (возможно, незначительно разделены в передней части глаза). Переднеспинка поперечная, трапециевидная, слабо суженная вперед, с тонкими волосками по боковому краю, который, возможно, был с небольшими выемками перед серединой (рис. 4). Диск переднеспинки с 3 поперечными бороздками, расположенными в середине и в передней и задней 1/3 длины переднеспинки. Щиток короткий, треугольный. Надкрылья с волосками по наружному краю; продольные бороздки слабо прослеживаются лишь возле боковых краев и у шовного края; возможно, надкрылье несло небольшой плечевой зубчик. Ноги короткие. Передняя голень с тремя крупными зубцами на вершине. Вершины зубцов наружного края передней голени находятся примерно на равном расстоянии друг от друга. Вершинная шпора передней голени прикреплена чуть ниже вершинного среза голени, рядом с вершинным зубцом; она небольшая, слабо изогнутая. Передняя лапка 5-члениковая, 1-й членик не виден; 2-й, 3-й и 4-й прямые, равные по длине, 5-й равен по длине 2, 3 и 4 вместе, апикально слабо расширен и с волосками. Среднегрудь перед средними тазами с 2 группами направленных вперед длинных волосков сбоку от тазиков, длина волосков в 2 раза больше длины средних тазиков. Средние тазики почти параллельные, сближенные, между ними килевидно приподнятый отросток (рис. 9). Пигидий с длинными волосками апикально, длина этих волосков больше 1/2 его длины. На пропигидии развиты 2 сближающиеся к вершине бороздки, в которые вкладываются выступы на нижней поверхности надкрылий (указаны стрелками на рис. 7). Брюшко, вероятно, не менее, чем с 6 видимыми вентритами (пять из которых ясно просматриваются на отпечатке). Стилусы вальв довольно длинные, со щетинками, развитыми преимущественно в дистальной части (рис. 7–8). Вентриты с мелкоячеистой микроскульптурой. 5-й вентрит с 3 параллельными рядами волосков (по переднему краю, в середине, по заднему краю), длина которых равна половине длины вентрита. В жилковании крыла, возможно, прослеживается вторая жилка сектора радиуса (Rs) (указана стрелкой на рис. 6).



Рис. 1. *Mesydra elongata* Ponomarenko, 1977, голотип № 1989/2983, прорисовка деталей строения. Прямая линия – 1 мм.

Fig. 1. *Mesydra elongata* Ponomarenko, 1977, holotype № 1989/2983, line drawings. Scale bar 1 mm.

Систематическое положение. Комплекс таких хорошо сохранившихся признаков, как наличие трех крупных зубцов на наружной стороне передней голени (рис. 1–2, 5), практически параллельно расположенные и сильно сближенные тазики средних ног, а также брюшко с шестью вентритами позволяет уверенно отнести жука к надсемейству пластинчатоусых. Общий габитус отличает *Mesydra* от всех представителей семейств Lucanidae, Diphylostomatidae, Pleocomidae, Trogidae, Glaphyridae, Glaresidae, Geotrupidae, а также от известных только по ископаемым остаткам видов семейств Paralucanidae и Lithoscarabaeidae [Николаев, 2007]. Параллельные тазики средних ног не свойственны для видов Hybosogidae. Мы предполагаем, что и комплекс перечисленных выше признаков, и общий габитус могут характеризовать только таксон, принадлежащий к номинативному семейству Scarabaeoidea. Семейство Scarabaeidae – крупнейшее по числу входящих в него таксонов – характеризуется также и наибольшим «разбросом» модальностей признаков у его представителей.

Наличие бороздок на пропигидии и 9-члениковые усики с 3-члениковой булавой характерны только для нескольких подсемейств семейства собственно пластинчатоусых. В это число входит богатое видами номинативное подсемейство семейства – Scarabaeinae, еще более крупное и сложнее

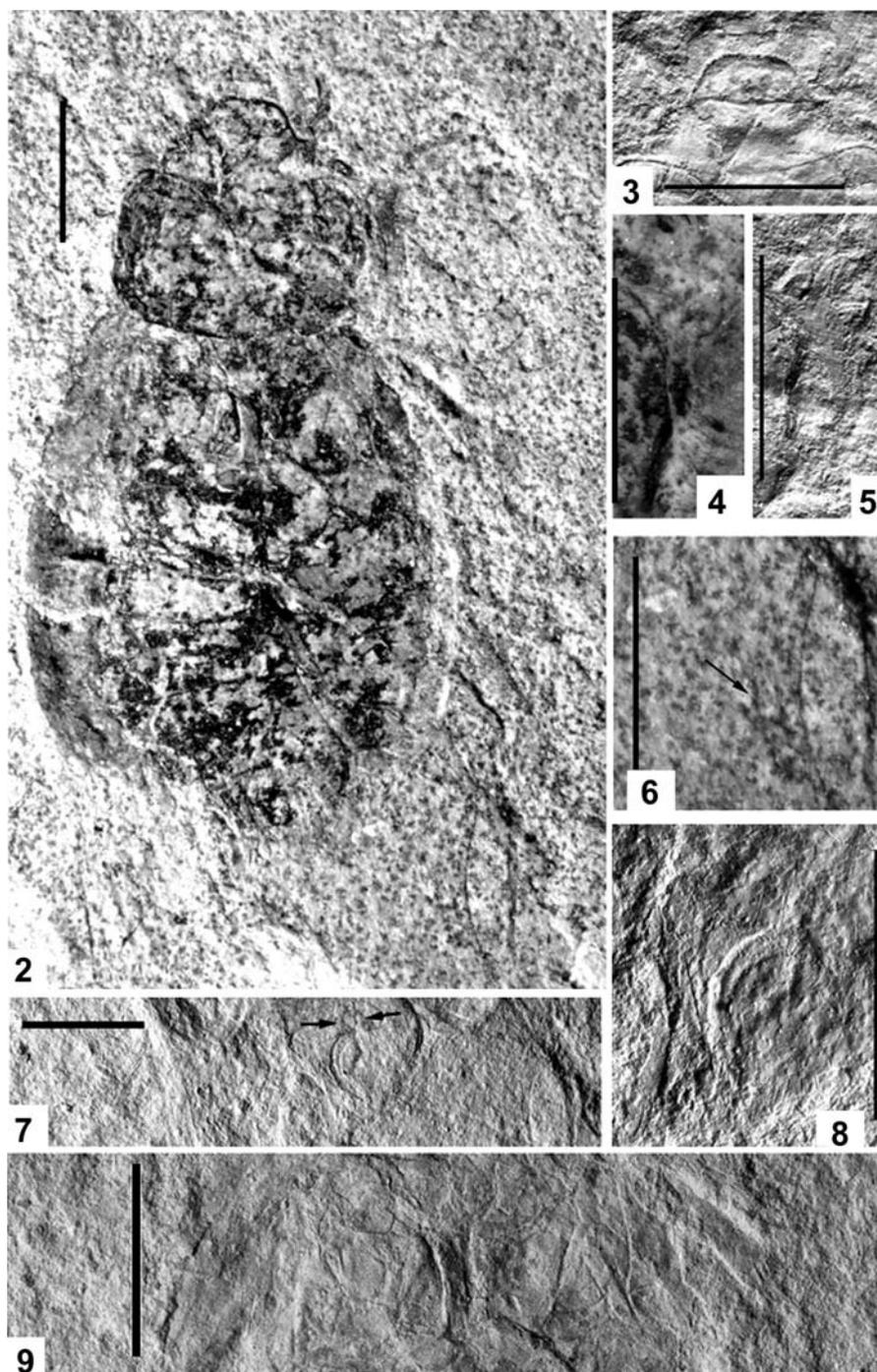


Рис. 2-9. *Mesydra elongata* Ponomarenko, 1977, голотип № 1989/2983.

2 – фотография отпечатка; 3 – голова (скан); 4 – боковой край переднеспинки (фотография); 5 – передняя голень, скан; 6 – жилкование крыла в дистальной части (фотография); 7 – вершина брюшка (скан); 8 – вальвы (скан); 9 – среднегрудь (скан). Прямая линия – 1 мм. Фотографии А.А. Прокина.

Fig. 2-9. *Mesydra elongata* Ponomarenko, 1977, holotype № 1989/2983.

2 – photo; 3 – head (scan); 4 – lateral margin of pronotum (photo); 5 – protibia (scan); 6 – distal part of wing venation (photo); 7 – apex of abdomen (scan); 8 – stily (scan); 9 – mesosternum (scan). Scale bar 1 mm. Photographs by A. Prokin.

таксономически расчлененное подсемейство Aphodiinae Leach, 1815, несколько близких к последнему малочисленных подсемейств: Aegialiinae Laporte, 1840, Aulopocneminae Janssens, 1946, Chironinae Blanchard, 1845, – а также монотипичное подсемейство Eremazinae Iablokoff-Khnzorian, 1977. В большинстве этих таксонов, жилкование представителей которых было изучено, развиты 2 жилки сектора радиуса. Исключение составляют, пожалуй, только Eremazinae,

крылья которых несут единственную жилку сектора радиуса [Николаев, 2005]. Из сказанного выше следует, что, скорее всего, род *Mesydra* может быть «сближен» именно с одним из этих шести подсемейств Scarabaeidae.

Из претендентов на роль ближайших родственников *Mesydra* наименьшее число шансов имеет типовое подсемейство. Ни у одного из известных его представителей не наблюдается выступающих из-под наличника мандибул

и верхней губы. Средние тазики у видов Scarabaeinae также имеют иную форму. Они либо расположены почти под прямым углом друг к другу, либо расставлены очень широко. Очень широко расставлены средние тазики и у всех видов Aulopospeminae, следовательно, род *Mesydra* не может быть включен и в состав этих подсемейств. Очень крупные мандибулы и почти цилиндрическая, сильно вытянутая форма тела не позволяют сблизить с рассматриваемым родом и представителей подсемейства Chironinae. Таким образом, в числе «претендентов» на близкое родство с *Mesydra* остаются только три подсемейства: Aphodiinae, Aegialiinae и Eremazinae.

Считаем нужным отметить, что Aegialiinae в конце предыдущего века и в начале современного часто рассматривались как соподчиненный Aphodiinae таксон (в ранге одной из триб этого подсемейства). Поскольку и в каталоге жесткокрылых Палеарктики [Catalogue..., 2006], и в каталоге названий таксонов группы семейства жесткокрылых [Bouchard et al., 2011] Aegialiinae рассматривается в ранге одного из подсемейств Scarabaeidae (в статусе, равном Aphodiinae), мы в данной статье также следуем этому мнению.

Возможно, на место *Mesydra* в системе пластинчатоусых поможет указать такая особенность строения, как наличие поперечных бороздок на переднеспинке. Поперечные складки и бороздки свойственны только видам ряда таксонов, включаемых в настоящее время в подсемейство Aphodiinae. Это ряд видов трибы Rhyarini Schmidt, 1910, все Stereomerini Howden et Storey, 1992, Corythoderini Schmidt, 1910, большинство представителей Psammodiini Mulsant, 1842, а также очень интересный монотипичный род *Annegialia* Howden, 1977. Первоначально *Annegialia* была описана в подсемействе Aegialiinae, но позже перенесена в трибу Eurariini Schmidt, 1910 подсемейства Aphodiinae. Интересно отметить, что из всех перечисленных выше таксонов Aphodiinae только у рода *Annegialia* мандибулы не скрыты под наличником. По поводу «тенденции» к «погружению» ротовых органов под наличник необходимо заметить, что эта тенденция развивалась независимо и параллельно в нескольких «ветвях» пластинчатоусых жуков (например, среди и Pleocomidae, и Hybosoridae имеются виды как с выдающимися из-под наличника ротовыми органами, так и закрытыми наличником сверху). Это позволяет ожидать нахождение жуков с выдающимися из-под наличника мандибулами прежде всего среди некоторых триб подсемейства Aphodiinae, все номинальные представители которых характеризуются только скрытыми под наличником ротовыми органами. Наиболее вероятны такие находки среди вымерших видов, но вполне возможны также и среди рецентных – вряд ли род *Annegialia* из трибы Eurariini останется единственным подобным примером.

Отсутствие поперечных бороздок позволяет исключить из числа «претендентов» на ближайшее родство с *Mesydra* виды подсемейства Eremazinae, а также все подтрибы номинативной трибы Aphodiinae. Однако, как ясно из всего сказанного выше про поперечные бороздки, эта структура также неоднократно возникала, как минимум среди нескольких таксонов Aphodiinae. Наличие бороздок (правда, зафиксированы только продольные бороздки) на переднеспинке отмечено и среди ископаемых видов Aegialiinae. У *Cretaegialia rhyariformis* Nikolajev, 1993 ясно прослеживаются несколько продольных килей и бороздок между ними на переднеспинке [Николаев, 2007: рис 39]. Нам кажется необходимым отметить, что боковые края надкрылий у всех исследованных нами представителей триб Aphodiinae, на переднеспинке которых развиты поперечные бороздки, несут грубые щетинки, которые часто бывают уплощенными. С этой точки зрения волоски по боковым краям переднеспинки *Mesydra* можно рассматривать как плезиоморфию. Боковые края видов Aegialiinae также никогда не бывают покрыты тонкими волосками.

К сожалению, в доступной нам литературе отсутствуют подробные сведения о строении гениталий самок практически для всех триб Aphodiinae sensu stricto; стилиусы видов Aegialiinae варьируют в очень широких пределах – у ряда представителей они имеют строение, сходное с таковым у рассматриваемого отпечатка *Mesydra* [см. Stebnicka, 1977].

Таким образом, по характеру признаков, сохранившихся на отпечатке *Mesydra*, этот род имеет наибольшее число общих признаков с современным североамериканским родом *Annegialia*. К сожалению, отсутствие данных о строении шпор средних и задних голеней и о положении задних и средних лапок относительно вершинных шпор голеней этих ног, а также недостаток сведений о жилковании крыльев не позволяют уточнить положение *Mesydra* в системе пластинчатоусых жуков. Наиболее целесообразно считать род *Mesydra* представителем семейства Scarabaeidae неясного систематического положения, родственными подсемействам Aphodiinae или Aegialiinae. Род *Mesydra* может представлять как родственную этим таксонам группу равного с ними ранга, так и быть сочленом одной из этих ветвей пластинчатоусых жуков.

Благодарности

Исследование А.А. Прокина выполнено при финансовой поддержке РФФИ (гранты 11-04-90798-моб_ст и 12-04-0063-а).

Авторы выражают искреннюю признательность руководству и сотрудникам лаборатории артропод ПИН РАН за предоставленную возможность ознакомиться с материалами по ископаемым жесткокрылым, Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь в работе на электронном микроскопе, А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) за консультацию.

Литература

- Николаев Г.В. 2005. Eremazinae (Coleoptera, Scarabaeidae) – новое подсемейство пластинчатоусых жуков фауны Палеарктики // Евразийский энтомологический журнал. 4(1): 38–40.
- Николаев Г.В. 2007. Мезозойский этап эволюции пластинчатоусых (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea). Алматы: Казак Университеті. 222 с.
- Пономаренко А.Г. 1977. Семейство Hydrophilidae Leach, 1815 // Мезозойские жесткокрылые. Труды Палеонтологического ин-та АН СССР. Т. 161. М.: Наука: 108–117.
- Тихомирова А.Л. 1991. Перестройка онтогенеза как механизм эволюции насекомых. М.: Наука. 168 с.
- Crowson R.A. 1995. Some interesting evolutionary parallels in Coleoptera // Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Warszawa: Museum i Instytut Zoologii PAN: 61–85.
- Bernhard D., Schmidt C., Korte A., Fritzsche G., Beutel R.G. 2006. From terrestrial to aquatic habits and back again – molecular insights into the evolution and phylogeny of Hydrophiloidea (Coleoptera) using multigene analyses // Zoologica Scripta. 53(6): 597–606.
- Bouchard P., Bousquet Y., Davies A.E., Alonso-Zarazaga M.A., Lawrence J.F., Lyal Ch.H.C., Newton A.F., Reid Ch.A.M., Schmitt M., Šlipiński S.A., Smith A.B.T. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta) // ZooKeys. 88. 1–972.
- Fikáček M., Prokin A., Angus R.B., Ponomarenko A., Yue Y., Ren D., Prokop J. 2012. Revision of Mesozoic fossils of the helophorid lineage of the superfamily Hydrophiloidea (Coleoptera: Polyphaga) // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. 52(1): 89–127.
- Fikáček M., Prokin A., Schmied H., Bergmann A., Ponomarenko A., Prokop J. 2011. Fossils of the hydrophiloid larvae – what are they good for? // Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae. (Abstracts of the Immature Beetles Meeting (Prague, September 29–30, 2011)). 51(2): 740–741.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. 2006. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea (Löbl I., Smetana A. eds.). Stenstrup: Apollo Books. 690 p.
- Prokin A.A., Ren D., Fikáček M. 2010. New Mesozoic water scavenger beetles from the Yixian Formation in China (Coleoptera: Hydrophiloidea) // Annales Zoologici. 60(2): 173–179.
- Stebnicka Z. 1977. A revision of the world species of the tribe Aegialiini // Acta Zoologica Cracoviensia. 22(11): 397–506.

References

- Bernhard D., Schmidt C., Korte A., Fritzsche G., Beutel R.G. 2006. From terrestrial to aquatic habits and back again – molecular insights into the evolution and phylogeny of Hydrophiloidea (Coleoptera) using multigene analyses. *Zoologica Scripta*. 53(6): 597–606.
- Bouchard P., Bousquet Y., Davies A.E., Alonso-Zarazaga M.A., Lawrence J.F., Lyal Ch.H.C., Newton A.F., Reid Ch.A.M., Schmitt M., Ślipiński S.A., Smith A.B.T. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*. 88. 1–972.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea (I. Löbl, A. Smetana eds.). 2006. Stenstrup: Apollo Books. 690 p.
- Crowson R.A. 1995. Some interesting evolutionary parallels in Coleoptera. In: *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Warszawa: Museum i Institut Zoologii PAN: 61–85.
- Fikaček M., Prokin A., Angus R.B., Ponomarenko A., Yue Y., Ren D., Prokop J. 2012. Revision of Mesozoic fossils of the helophorid lineage of the superfamily Hydrophiloidea (Coleoptera: Polyphaga). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. 52(1): 89–127.
- Fikaček M., Prokin A., Schmied H., Bergmann A., Ponomarenko A., Prokop J. 2011. Fossils of the hydrophiloid larvae – what are they good for? *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. Abstracts of the Immature Beetles Meeting (Prague, September 29–30, 2011). 51(2): 740–741.
- Nikolajev G.V. 2005. Eremazinae (Coleoptera, Scarabaeidae), a new subfamily of scarab beetles for the Palaearctic fauna. *Euroasian Entomological Journal*. 4(1): 38–40 (in Russian).
- Nikolajev G.V. 2005. Mezozojskiy etap evolyutsii plastinchatousykh (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea) [Mesozoic evolution of scarabs (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea)]. Almaty: Kazakh University. 222 p. (in Russian).
- Ponomarenko A.G. 1977. Family Hydrophilidae Leach, 1815. In: *Trudy Paleontologicheskogo instituta AN SSSR*. T. 161. Mezozojskie zhestkokrylye [Proceedings of the Paleontological Institute of the USSR. Vol. 161. Mesozoic beetles]. Moscow: Nauka: 108–117 (in Russian).
- Prokin A.A., Ren D., Fikaček M. 2010. New Mesozoic water scavenger beetles from the Yixian Formation in China (Coleoptera: Hydrophiloidea). *Annales Zoologici*. 60(2): 173–179.
- Stebnicka Z. 1977. A revision of the world species of the tribe Aegialiini. *Acta Zoologica Cracoviensia*. 22(11): 397–506.
- Tikhomirova A.L. 1991. Perestrojka ontogeneza kak mekhanizm evolyutsii nasekomykh [Restructuring of ontogenesis as a mechanism of insect evolution]. Moscow: Nauka. 168 p. (in Russian).