

**АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ НОГ
ПЛАСТИНЧАТОУСЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA,
SCARABAEOIDEA) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

С.А. Шабалин^{1,2}

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

² Государственный природный заповедник «Уссурийский»

им. В.Л. Комарова ДВО РАН, г. Уссурийск

E-mail: oxcetonia@mail.ru

Изучено строение конечностей пластинчатоусых жесткокрылых Дальнего Востока России. Показаны основные морфологические особенности строения конечностей жуков, обусловленные особенностями биологии имаго.

По особенностям внешней морфологии конечностей имаго скарабеоидных жесткокрылых Дальнего Востока их можно разделить на две большие группы. Первая группа объединяет виды, питающиеся разлагающимися остатками животного или растительного происхождения (детритофаги, кератофаги, мицетофаги и копрофаги). К этой группе относятся представители семейств Trogidae, Geotrupidae, Volboceratidae и часть Scarabaeidae (так называемые Lararosticti). Вторая группа включает жуков, питающихся различными частями растений (лимфофаги, филлофаги и антофаги). К ним относятся представители семейств Lucanidae и часть Scarabaeidae (так называемые Pleurosticti). В целом такое деление согласуется с ранее проведенными исследованиями строения скелетных частей ротовых аппаратов и особенностью смен жизненных форм в онтогенезе (Шабалин, 2014, 2015).

Основным способом расселения пластинчатоусых жесткокрылых является полёт. Однако не всякий полёт заканчивается приземлением жука на вентральную поверхность. Наши наблюдения в природе показывают, что подлетая к кормовому субстрату пластинчатоусые-копрофаги очень часто приземляются на дорсальную поверхность тела, а растительноядные пластинчатоусые жуки,

будучи испугнутыми, падают с кормового субстрата и приземляются на дорсальную поверхность тела. Лимфофаги из семейства Lucanidae оказываются на дорсальной стороне тела при завершающем этапе борьбы за самку, когда побежденный самец захватывается с помощью мандибул и скидывается победителем с ветки дерева. Восстановление нормального пространственного положения жука обеспечивается различными вариантами переворота с участием в этом процессе конечностей имаго. Подробно механизмы переворота жесткокрылых изучались Л.И. Францевичем (1982 а, б). Такие адаптивные изменения движений, наряду с формой тела, длиной и особенностями строения конечностей, позволяют восстановить нормальное положение тела жука в пространстве.

Для тесно связанных с разлагающейся органикой различного происхождения скарабеоидных жесткокрылых (детритофаги, кератофаги, мицетофаги, копрофаги) в большинстве случаев характерны сильные копательные передние конечности с изогнутыми передними голенями, несущими более крупные зубцы, часто с утолщенными в дистальной части задними голенями, усаженными щетинками и шипиками, а также узкие средние голени. Аналогичные морфологические особенности отмечались О.Л. Крыжановским (1989) для геобионтных карапузиков. Шпоры передних ног используются как дополнительные элементы зацепа, увеличивающие силу трения, в связи с этим мощные шпоры на передних голенях отмечаются у копрофильных пластинчатоусых жуков и у жуков, активно прокладывающих норки (Geotrupidae, Volboceratidae). Основным способом переворота этих жуков является симметричный поиск (когда движения ног с противоположных сторон тела одинаковы, но смещены на полпериода относительно друг друга) и симметричный поиск без участия пары передних ног. Поэтому у большинства питающихся разлагающимися органическими веществами видов передние голени немного короче средних и особенно задних.

Единственный в фауне Дальнего Востока России вид (*Sisyphus shaefferi*), способный перекачивать навозные шары, имеет ряд морфологических особенностей в строении конечностей, обусловленных необходимостью формировать шар из экскрементов позвоночных животных. К таким особенностям относятся относительно длинные конечности (суммарная длина передней средней и задней конечностей больше длины тела примерно в три раза), относительно длинные среди копробионтов коготки, мощные бедра и искривленные голени.

Для представителей второй группы пластинчатоусых жуков, питающихся различными частями растений, характерны свои специфические черты в строении конечностей, обусловленные трофическими предпочтениями и способами локализации на частях растений.

Так, например, типичные лимфофаги (виды, питающиеся вытекающим из древесных растений соком) из семейства Lucanidae имеют особую подвижную пластинку между коготками – эмподий; передние, средние и задние голени с зубцами по внешнему краю, мощные коготки и шпоры, коготковые членики лапок у ряда видов с продольной полоской из коротких щетинок. Все эти морфологические структуры позволяют жуку зацепляться за выступы коры дерева и удерживаться на ее поверхности. У этих видов в случае их помещения

на дорсальную сторону тела отмечается диагональный поиск опоры: у жука, лежащего на почве, нога, нашедшая опору за которую нельзя зацепиться, отталкивается от нее и поднимает тело со своей стороны, тем самым давая возможность ноге с противоположной стороны зацепиться за субстрат. Поэтому передние голени и лапки у типичных лимфофагов лишь немногим короче средних и задних.

Пластинчатоусые жуки-антофаги для питания нектаром и пыльцой растений выбирают преимущественно крупные цветки растений, либо довольно крупные соцветия, так, чтобы жук свободно мог закрепиться при помощи коготков и лапок на кормовом субстрате. Бронзовки преимущественно посещают цветки с крупными лепестками и поедают генеративные органы растений, поэтому характеризуются относительно короткими голеньями, причем суммарная длина лапки и голени короче половины длины тела. Восковики чаще всего встречаются на более мелких цветках, собранных в соцветия, и для этих жуков характерны более длинные голени, причем длина лапки и голени превосходит половину длины тела. Кроме того у восковиков передние голени более стройные, что обусловлено особенностями яйцекладки (восковики помещают яйца в полостях разлагающейся древесины, а бронзовки для откладки яиц вынуждены зарываться в кучи растительных остатков и опад). В целом у антофагов лапки и голени большей частью покрыты короткими щетинками, обеспечивающими надежное сцепление с субстратом, а собственно крепление на цветках и соцветиях происходит по-разному: у восковиков за счет удлиненных лапок, а у бронзовок – с помощью выростов и зубцов на голеньях. В случае помещения жуков на дорсальную поверхность тела для антофагов характерны симметричный поиск точки опоры без участия передних голеней.

Следует отметить, что питающиеся фотосинтетическими частями растений пластинчатоусые жесткокрылые-филлофаги во время питания топически по-разному распределены на кормовых растениях. Нами ранее для этого класса скарабеоидов были выделены три серии ярусных группировок: хортобионты, тамнобионты и дендробионты (Шабалин, 2014, 2015). Среди них отмечены разные способы локализации жуков относительно поверхности листа растений при питании. На верхней поверхности листьев закрепляются жуки из родов *Anomala*, *Exomala*, *Sericania*, *Serica* и др. Виды из рода *Holotrichia* во время питания поедают боковую часть листа, поэтому жуку приходится лапками одной стороны тела цепляться за выступы верхней поверхности листа, а лапками противоположной – за нижнюю. Жуки родов *Lasiopsis* и *Brachmina*, поедая листья растения, локализуются на нижней стороне листа, а коготками цепляются за верхнюю часть листовой пластинки. Различные способы локализации на кормовых растениях обуславливают и разнообразие в строении и форме конечностей и их придатков, прежде всего коготков, форма которых часто используется как диагностический признак при определении этих жуков (Медведев, 1952; Калинина, 1989). В целом, у большинства филлофагов отмечается половой диморфизм в строении конечностей. Округленные и широкие в вершинной части шпоры задних ног характерны для самок некоторых видов

растительоядных пластинчатоусых жесткокрылых, причем эти шпоры служат для подготовки гнездовой камеры. Самцы не участвуют в откладке яиц и чаще всего имеют заостренные на вершине шпоры. У филофагов-хортобионтов лапки гораздо длиннее голеней, членики задних лапок с вентральной поверхности с рядом щетинок, задние голени с большим числом удлинённых щетинок, а коготки глубоко расщепленные на вершине. Для филофагов-тамнобионтов, локализующихся во время питания на нижней или боковой поверхности листа, характерны маленькие и сильно изогнутые коготки, на вершине глубоко расщепленные, причем нижний зубчик немного короче вершины, шире ее и на конце сильно заострен; тогда как у жуков, закрепляющихся во время питания на верхней поверхности листа, лапки короткие (не длиннее голеней), а расщеплены преимущественно внешние коготки передних и в ряде случаев средних лапок. Поедающие листья с верхней поверхности филофаги-дендробийонты имеют довольно тонкие и короткие голени и лапки, сильные дуговидно-изогнутые коготки с острым зубцом, расположенным перпендикулярно к длине коготка. Филофаги-дендробийонты, поедающие листья с боковой части или их нижней поверхности, характеризуются длинными (длиннее передних голеней) передними лапками, и сильно изогнутыми и глубоко расщепленными коготками. В случае помещения жука на дорсальную поверхность для всех филофагов характерны либо диагональный поиск с последующим полудиagonalным кувырком (у видов с короткими лапками), или симметричный поиск с последующим симметричным кувырком через пигидий (у видов с длинными лапками).

Заключение

Таким образом, разнообразие в строение конечностей пластинчатоусых жесткокрылых позволяет им наиболее полно использовать топические и трофические условия среды. Модификации конечностей у пластинчатоусых жесткокрылых обусловлены, вероятнее всего, не особенностями ходьбы, а иными функциональными аспектами, связанными с взаимодействием имаго с кормовым субстратом, особенностями восстановления пространственного положения при помещении жука на дорсальную поверхность и др.

Сходные тенденции изменения конечностей отмечены и среди других групп жесткокрылых. Укорочение передней лапки и расширение голени у вершины происходит у копрофильных жесткокрылых (Крыжановский, 1989), удлинение лапок типично для антофильных форм, а появление дополнительных выступов на коготках отмечено у филофагов, например, у листоедов. Все это свидетельствует о параллельной эволюции в модификации конечностей среди филогенетически далеких групп жесткокрылых насекомых.

В целом особенности строения конечностей пластинчатоусых жесткокрылых обусловлены преимущественно особенностями их биологии (трофической специализацией, локализации на кормовых субстратах, заботой о потомстве), а не передвижением по субстрату, т.к. основным способом передвижения у этих жуков является полёт.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке программы фундаментальных исследований «Дальний Восток» № 15–I–6–046.

Литература

Калинина О.И. 1989. 12. Подсем. Rhizotroginae. *Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1.* Л.: Наука. С. 422–427.

Крыжановский О.Л. 1989. О системе жизненных форм жуков семейства Histeridae (Coleoptera). *Вопросы систематики и эволюции насекомых.* Л.: Наука. С. 87–105. (Труды зоологического института АН СССР. Т. 202)

Медведев С.И. 1952. *Пластинчатоусые (Scarabaeidae): подсемейство Melolonthinae (Хрущи). Ч. 2. Фауна СССР: н.с. № 52. Жесткокрылые. Т. 10, вып. 2.* М.; Л.: АН СССР. 280 с.

Шабалин С.А. 2014. Смены жизненных форм в онтогенезе скарабаеоидных жесткокрылых (Coleoptera, Scarabaeoidea) Дальнего Востока России. *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 25.* Владивосток: Дальнаука. С. 60–68.

Шабалин С.А. 2015. Типы питания и морфологические особенности скелетных частей ротового аппарата имаго пластинчатоусых жесткокрылых (Coleoptera, Scarabaeoidea) Дальнего Востока России. *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 26.* Владивосток: Дальнаука. С. 44–62.

Францевич Л.И. 1982а. Кинематика переворота у жесткокрылых. 1. Координация движений. *Вестник зоологии*, 1: 10–14.

Францевич Л.И. 1982б. Кинематика переворота у жесткокрылых. 2. Приемы переворота. *Вестник зоологии*, 3: 7–11.

ADAPTIVE FEATURES OF LEGS STRUCTURE OF SCARABAEOID BEETLES (COLEOPTERA, SCARABAEOIDEA) OF THE RUSSIAN FAR EAST

S.A. Shabalin^{1,2}

¹ Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian Academy of Science, Vladivostok, Russia

² Ussuri Nature Reserve, Far East Branch of Russian Academy of Sciences, Ussuriysk, Russia
E-mail: oxecetonia@mail.ru

The structure of the legs of Scarabaeoid beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) from the Russian Far East is studied. The basic morphological features of the appendages caused by the peculiarities of the biology of adults are discussed.