

Опыт морфоэкологической классификации приводных жуков (Insecta, Coleoptera)

О. Г. БЕРЕЗИНА, В. Г. МОРДКОВИЧ

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11*

АННОТАЦИЯ

Измеряли 16 морфологических параметров 78 видов жуков, принадлежащих к 5 семействам, населяющих различные приводные биотопы умеренной зоны Евразии. Данные обработаны с помощью метода главных компонент. Первые три главные компоненты (Z_1 , Z_2 и Z_3) описывают 84,8, 7,2, и 2,3 % общей дисперсии соответственно. Первая компонента отражает общие линейные размеры жука. Вторая связана с длиной ног и степенью выраженности перетяжки между передне- и среднегрудью; она отражает степень мобильности жука. Третья может быть интерпретирована как положение центра тяжести жука – смещение его к переднему или заднему концу тела. Изучалось распределение видов в плоскостях Z_1Z_2 и Z_2Z_3 . Приводный комплекс достаточно однороден на уровне габитуса, и выделение в нем морфотипов на этом уровне невозможно, однако четко выделяются тенденции морфологической специализации в сторону той или иной формы. Многомерный анализ позволил выделить степень значимости морфологических параметров для формирования разнообразия приводных жуков. Наибольший вклад вносят линейные размеры. Среди параметров, не зависящих от линейных размеров, большое значение имеют степень выраженности перетяжки между передне- и среднегрудью и длина ног. Это связано с большим значением степени контакта с субстратом, уровня мобильности и способа передвижения жука. Для дальнейшей экоморфологической классификации приводных жуков нужно использовать более тонкие особенности адаптивной морфологии, а также адаптации другого уровня – физиологические, поведенческие и др.

В экологических исследованиях, в том числе мониторинговых, роль которых возрастает с ростом антропогенной трансформации биосферы, имеется потребность в классификационных системах организмов, которые позволяли бы просто и эффективно оценивать состояние экосистем. Одной из таких экологических классификаций является система жизненных форм (в данной работе термин жизненная форма используется в понимании И. Х. Шаровой [1] как "морфоэкологическая организация группы организмов на любой фазе их индивидуального развития, независимо от степени их родства, отражающая характерные черты их образа жизни и возникающая под влиянием сходных факторов среды", с. 5).

Системы жизненных форм традиционно строятся для систематических таксонов (уровня семейства и ниже). Это наиболее простой способ ограничить объект исследования. Тако-

ва, например, система жизненных форм жужелиц или стафилинид. Однако жизненные формы – понятие не таксономическое, в основе их выделения лежат совершенно другие принципы, не филогенетические, а адаптивные. Поэтому выделение жизненных форм можно и должно производить не в пределах систематического таксона, а в пределах экологической целостности. Так традиционно строятся системы жизненных форм для планктона, включающего представителей различных таксонов и стадий онтогенеза.

Жуки представляют собой удобный объект для построения экологических классификаций. Они, в целом обладая значительной экологической пластичностью, широко распространены и играют важную роль в экосистемах; их филогенетическая система хорошо разработана, что важно для точной идентификации материала. В качестве первого шага в построении

универсальной морфоэкологической системы жуков наше внимание было сфокусировано на обитателях прибрежных биоценозов, значительный эволюционный возраст которых сочетается с большим набором и широчайшей амплитудой экологических факторов и, следовательно, многообразием средовых условий.

Целью работы был анализ внешней морфологии приводных жуков и изучение тенденций их морфологической дифференциации (безотносительно их филогенетических связей) на основе адаптивных признаков, выработавшихся в условиях, которые мало изменились с момента возникновения отряда Coleoptera [2].

Комплекс жуков, населяющих супралитораль (далее в тексте – приводный комплекс) – четко ограниченный, имеющий достаточный объем (около 5 % всех видов жуков (по различным определителям)), представлен пятью семействами (Carabidae, Tenebrionidae, Staphylinidae, Silphidae, Heteroceridae).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использован определенный и систематизированный материал из колеоптерологической коллекции Зоомузея ИСЭЖ СО РАН.

Измерены морфологические параметры 78 видов жуков (принадлежащих к 29 родам), населяющих берега соленых и пресных водоемов умеренной зоны (см. список видов).

Список изученных видов.

CARABIDAE

1. *Agonum fallax* A.Mor.
2. *A. gracilipes* (Duft.)
3. *A. impressum* (Panz.)
4. *A. japonicum* (Motsch.)
5. *A. lugens* (Duft.)
6. *A. thoreyi* (Dej.)
7. *A. versutum* (Sturm)
8. *A. viduum* (Panz.)
9. *Asaphidion pallipes* Duft.
10. *Badister marginellus* H.Bates
11. *Bembidion abbreviatum* Solsky
12. *B. argenteolum* (Ahrens)
13. *B. conicole* Motsch.
14. *B. difforme* (Motsch.)
15. *B. femoratum* Sturm
16. *B. latiplaga* Chaudoir
17. *B. lapponicum* Zett.

18. *B. obscurellum* (Motsch.)
19. *B. petrosum* Geb.
20. *B. quadriimpressum* Motsch.
21. *B. rivularis* Dej.
22. *B. saxatile* (Gyl.)
23. *B. tibiale* (Duft.)
24. *B. varium* (Ol.)
25. *B. velox* (L.)
26. *Blethisa eschscholtzi* Zoub.
27. *Bl. multipunctata* (L.)
28. *Chlaenius festivus* (Panz.)
29. *Ch. insularis* Kryz.
30. *Ch. nigricornis* (L.)
31. *Ch. posticalis* Motsch.
32. *Ch. spoliatus* (Rossi)
33. *Cicindela japana* Motsch.
34. *Clivina fossor* (L.)
35. *Craspedonotus tibialis* Schaum
36. *Diplous depressus* (Geb.)
37. *Dyschirius fulgidus* Motsch.
38. *Dyshirioides chaldeus* (Erichson).
39. *D. nitidus* Dej.
40. *Elaphrus angusticollis* R.Sahlberg
41. *E. cupreus* Duft.
42. *Elaphrus punctatus* Motsch.
43. *E. riparius* (L.)
44. *E. sibiricus* Motsch.
45. *E. uliginosus* F.
46. *Nebria baicalica* Motsch.
47. *N. brevicollis* (F.)
48. *N. catenulata* (F.-W.)
49. *N. coreica* Sols.
50. *N. gyllenhali* Schoenh.
51. *N. livida* (L.)
52. *N. melleyi* Geb.
53. *N. nivalis* (Payk.)
54. *N. ochotica* R.Sahlb.
55. *N. sajanica* Banninger
56. *N. subdilatata* Motsch.
57. *Omophron limbatum* F.
58. *Oodes gracilis* A.Villa at G.B.Villa
59. *O. helopioides* (F.)
60. *O. prolixus* H.Bates
61. *Pelophila borealis* Payk.
62. *Pogonistes rufoaeneus* Dej.
63. *Pogonus iridipenis* Nic.
64. *P. luridipenis* (Germ.)
65. *P. meridionalis* Dej.
66. *P. punctulatus* Dej.
67. *P. transfuga* Chaud.

HETEROCERIDAE

68. *Heterocerus fenestratus* Thub.

SILPHIDAE

69. *Lyrosoma ovipenne* Lew.

STAPHYLINIDAE

70. *Caphius nudus* Sharp.

71. *Creophilus maxillosus* L.

72. *Hadropinus fossor* Shp.

73. *Liusus helleri* Weise

TENEBRIONIDAE

74. *Callicomus riederi* Fald.

75. *Gonocephalum recticollе* Motsch.

76. *Micropedinus algae* Lew.

77. *Paranemia bicolor* Rtt.

78. *P. schroederi* Heyd.

Система промеров взята из работы В. Г. Мордковича [3]:

1. ШПО – ширина переднего основания переднеспинки;

2. ШП1 – ширина переднеспинки в самой широкой части;

3. ШП2 – ширина заднего основания переднеспинки;

4. ШНО – ширина основания надкрыльев;

5. ШН1 – ширина надкрыльев в самой широкой части;

6. ШН2 – ширина надкрыльев на уровне 1/2 расстояния от основания до самой широкой части;

7. ШН3 – ширина надкрыльев на уровне 1/2 расстояния от самой широкой части до вершины;

8. ДП – длина переднеспинки;

9. ДН – длина надкрылий;

10. ВТ – максимальная высота тела;

11–13. Г1, Г2, Г3 – длины голени 1, 2 и 3-й пары ног соответственно;

14–16. Б1, Б2, Б3 – длины бедра 1, 2 и 3-й пары ног соответственно.

Данные обработаны методом главных компонент с помощью пакета прикладных программ лаборатории зоомониторинга ИСЭЖ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для 16 исходных параметров построена матрица корреляции. Длина, ширина и высота тела (группа "габитус") имеют коэффициенты корреляции от 0,72 (ДН–ШН2) до 0,99 (ШН1–ШН2). В общем, величины ширины

коррелируют сильнее, чем длины. Высота тела также сильно коррелирует с остальными параметрами, особенно с максимальной шириной надкрылий ШН1 (коэффициент корреляции 0,92). Корреляция между длинами бедер и голени разных пар ног (группа "ноги") в среднем ниже, чем в группе "габитус". Для разных пар конечностей коэффициенты корреляции между длинами отдельных частей варьируют (0,93, 0,96 и 0,92 для 1, 2 и 3-й пар соответственно). Параметры ног в целом сильнее всего коррелируют с величинами ширины переднеспинки и надкрылий, меньше – с длинами, еще меньше – с высотой тела.

В таблице приведены коэффициенты, с которыми входят рассматриваемые морфологические параметры в состав первых трех главных компонент и вклад последних в общую дисперсию. Первые три компонента вместе составляют 94,8% дисперсии по всем признакам, поэтому остальные компоненты не рассматриваются.

На рис. 1, 2 представлены проекции распределения изучаемых видов в плоскостях 1 и 2 (Z_1Z_2) и 2 и 3 (Z_2Z_3) главных компонент.

В первую главную компоненту (ось Z_1) со значимыми положительными вкладами вошли практически все исследуемые параметры. Распределение вдоль этой оси отражает изменение

Вклады морфологических параметров в главные компоненты

| Параметр | Z_1 | Z_2 | Z_3 |
|--------------------------------|--------|---------|---------|
| 1. ШПО | 0,254* | 0,144 | 0,282* |
| 2. ШП1 | 0,254* | 0,252* | -0,007 |
| 3. ШП2 | 0,220 | 0,473* | -0,133 |
| 4. ШНО | 0,242 | 0,371* | -0,101 |
| 5. ШН1 | 0,263* | 0,053 | -0,276* |
| 6. ШН2 | 0,262* | 0,066 | -0,319* |
| 7. ШН3 | 0,259* | 0,090 | -0,262 |
| 8. ДП | 0,234 | 0,193 | 0,649* |
| 9. ДН | 0,255* | -0,029 | 0,390* |
| 10. ВТ | 0,249* | 0,149 | -0,088 |
| 11. Г1 | 0,247* | -0,312* | 0,084 |
| 12. Г2 | 0,253* | -0,276* | 0,043 |
| 13. Г3 | 0,252* | -0,287* | -0,140 |
| 14. Б1 | 0,250* | -0,248* | 0,030 |
| 15. Б2 | 0,249* | -0,296* | 0,074 |
| 16. Б3 | 0,252* | -0,272* | -0,174 |
| Учетная дисперсия компонент, % | 84,84 | 7,17 | 2,27 |

* Значимый вклад.

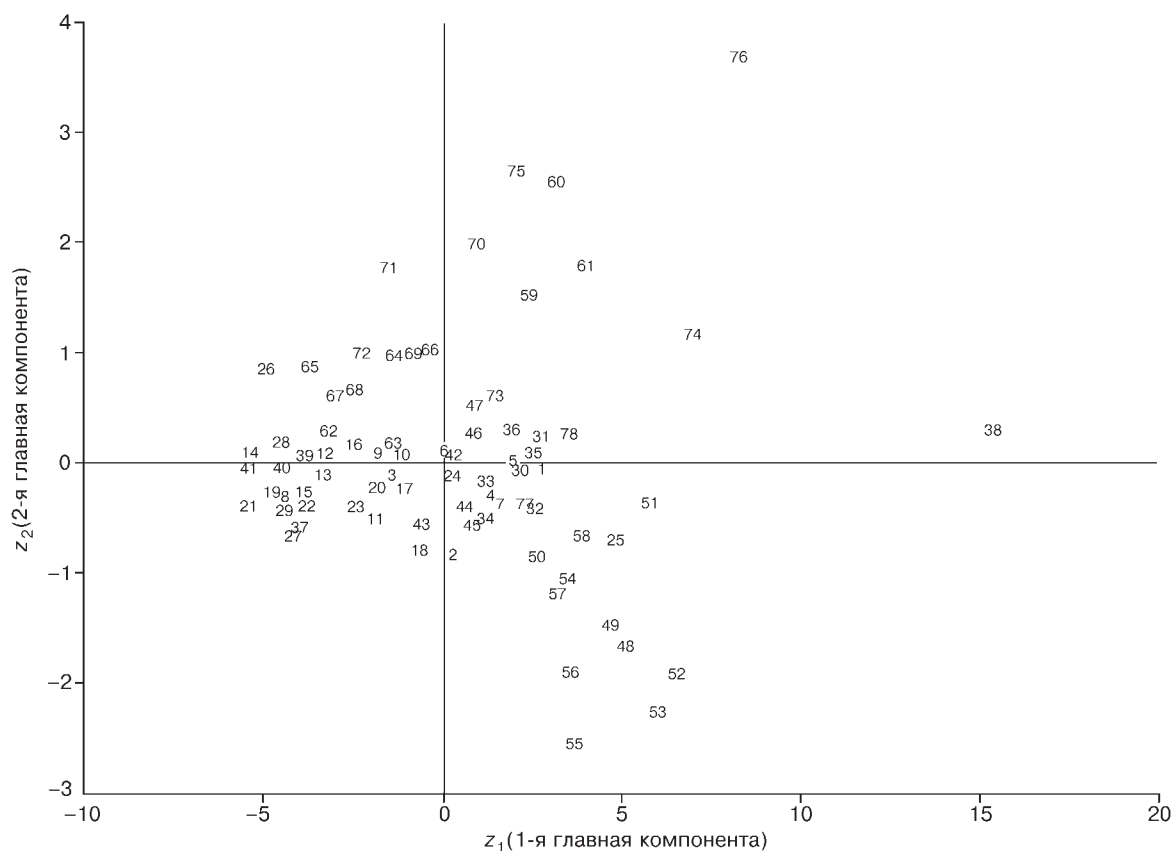


Рис. 1. Распределение видов на плоскости Z_1Z_2 (1-я и 2-я главные компоненты). Цифры – номер вида в списке.

линейных размеров от меньших к большим слева направо.

Вторая компонента (ось Z_2) включает ШП2 и ШНО со значимыми положительными и все параметры ног со значимыми отрицательными вкладами. ШП2 и ШНО отражают степень выраженности перетяжки между передне- и среднегрудью и, следовательно, степень подвижности этого сочленения. Большим значениям по этой оси соответствуют формы с менее выраженной перетяжкой (более обтекаемая форма) и более короткими ногами, и наоборот. Распределение видов вдоль этой оси можно интерпретировать как степень мобильности жука.

В плоскости Z_1Z_2 точки располагаются скорее равномерно, не позволяя выделить четко ограниченные группы. Однако можно констатировать наличие плотного центрального ядра и двух более или менее выраженных ветвей, отражающих тенденцию морфологической специализации в сторону той или иной формы.

Ядро представлено видами с низкими и средними значениями Z_1 и значениями Z_2 , близкими к нулю, чему соответствуют мелкие и средние (3,1–6,6 мм) жуки со средними длинами ног и средней выраженностью перетяжки. Это представители наиболее обычных обитателей супралиторали, относящиеся к разным родам и даже семействам: *Bembidion*, *Elaphrus*, *Chloenius*, *Agonum* (Carabidae) и род *Lirosoma* (Silphidae).

Одна из ветвей специализации направлена в сторону более обтекаемых форм с короткими конечностями при сохранении средних размеров тела (6,65–13 мм). На плоскости Z_1Z_2 (см. рис. 1) эта ветвь направлена от пересечения осей в сторону больших значений Z_2 . Ее представляют представители родов *Oodes* и *Omophon* (Carabidae), *Paranemia*, *Callicomus* и *Gonocephalum* (Tenebrionidae) и *Liusus* (Staphylinidae).

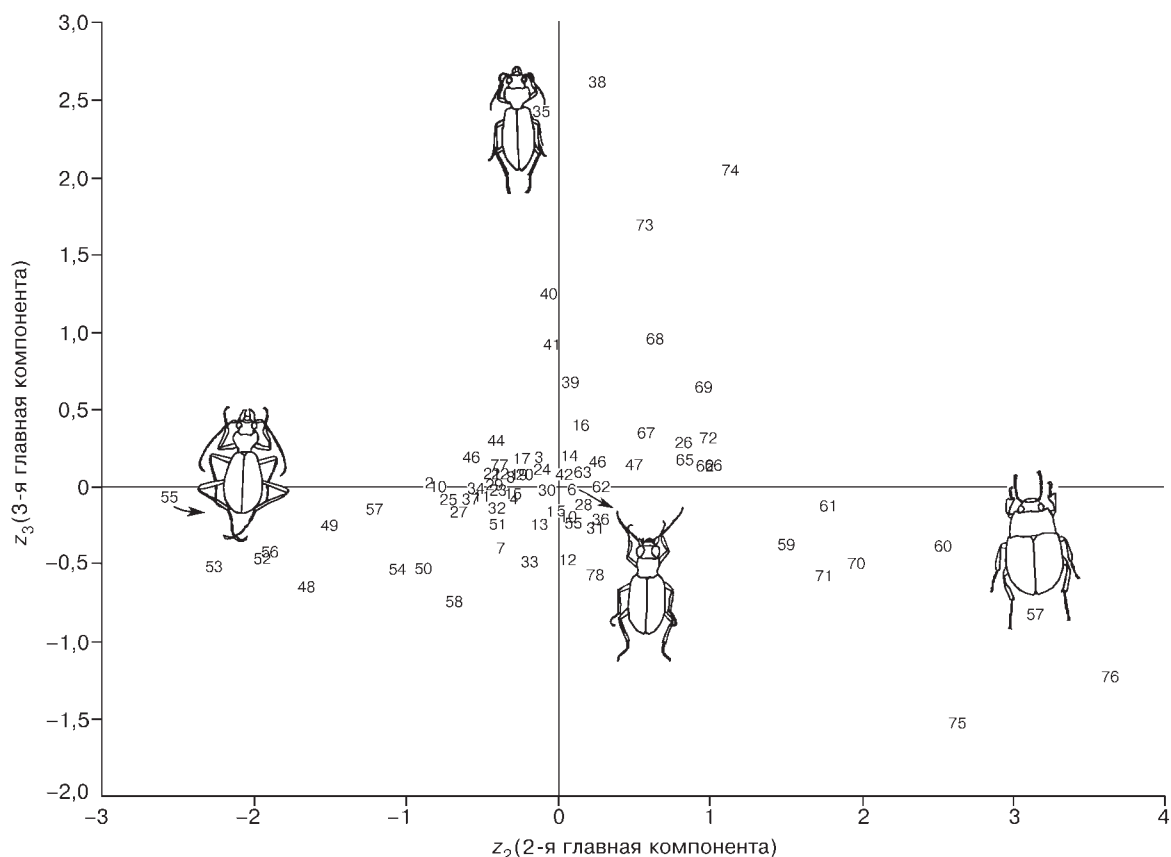


Рис. 2. Распределение видов на плоскости Z_2Z_3 (2-я и 3-я главные компоненты). Цифры – номер вида в списке.

Вторая ветвь специализации представлена исключительно родом *Nebria* (Carabidae). Это относительно крупные (7,15–20,2 мм) с хорошо выраженной перетяжкой между передне- и среднегрудью длинноногие жуки. В плоскости Z_3 эта ветвь занимает область низких значений Z_2 и высоких – Z_3 .

Важно отметить, что представители разных семейств часто имеют настолько близкий габитус, что тесно соседствуют в данной плоскости, например *Lyrosoma* (Silphidae) и *Bembidion* (Carabidae), *Callicomus* (Tenebrionidae) и *Otophron* (Carabidae), а зоны, занимаемые представителями разных родов одного семейства, накладываются друг на друга – см. *Bembidion*, *Agonum*, *Chlaenius* (Carabidae) из центрального ядра.

Распределение объектов в плоскости первых двух главных компонент отражает 92,0 % общей дисперсии, причем 84,8 % ее приходится на различие в линейных размерах. Это говорит о большой роли линейных размеров в общем

морфологическом разнообразии приводных жуков.

На рис. 2 представлено распределение объектов в плоскости второй и третьей главных компонент (Z_3), которые в сумме представляют 9,4 % общей дисперсии. Распределение объектов в этой плоскости отражает нюансы формы жуков независимо от их линейных размеров. В третью компоненту со значимыми положительными вкладами входят ширина основания переднеспинки (ШПО), длина переднеспинки (ДП) и надкрылий (ДН), а со значимыми отрицательными – максимальная ширина надкрылий (ШН1) и ширина надкрылий на середине расстояния от измерения ШН1 до вершины. Это означает, что большим значениям Z_3 соответствуют формы с длинной и широкой спереди переднеспинкой и длинными узкими надкрыльями, и наоборот – так что центр тяжести жука, расположенного левее на оси Z_3 , как бы смещен вперед.

В плоскости Z_2Z_3 объекты также образуют не четко разделенные группы, а более или менее плотное ядро и несколько ветвей.

Ядро снова образовано представителями родов *Aqonum*, *Elaphrus*, *Bledius*, *Bodister*, *Lyrosoma* и большинством видов *Bembidion* и *Claenius*. В этой плоскости ядро компактнее, чем на предыдущей, что свидетельствует о большом сходстве общей формы составляющих его жуков.

Первая ветвь специализации образована родами *Oodes*, *Otophron* (Carabidae) и *Paraneimia*, *Callicomus*, *Gonocephalum* (Tenebrionidae). Это жуки обтекаемой формы (без перетяжки) с широкими и относительно короткими надкрыльями, переднеспинкой, короткими ногами. Они занимают нижний правый квадрант плоскости.

Вторая ветвь направлена к формам с длинными ногами, выраженной перетяжкой и средними значениями параметров, входящих в Z_3 . Эта ветвь направлена от пересечения осей влево и, как и вторая ветвь в плоскости Z_1Z_2 , представлена исключительно представителями рода *Nebria* (Carabidae).

Третье направление (вверх в плоскости Z_2Z_3) отражает направление специализации в сторону форм с широкой спереди переднеспинкой и длинными узкими надкрыльями при средних значениях параметров, входящих в Z_2 . Это представители семейства Staphylinidae, а также жуки-железцы родов *Dyschirius* и *Dyschiriodes*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Появление жуков относят к раннему палеозою. К позднему палеозою приводный комплекс содержал представителей семейств Carabidae, Staphylinidae, Silphidae и др. В то время они были представлены неспециализированными приводными формами, населяющими плоские периодически затопляемые побережья [2, 4, 5]. Берега с их постоянно меняющимися условиями служили полигоном, где проходили начальные этапы эволюции жуков, вырабатывались и совершенствовались адаптации, необходимые для дальнейшего освоения наземных местообитаний. Уже мезозойские жуки достигли значительного разнообразия и заняли одну из первых позиций по значимости в биоценозе среди беспозвоночных животных [5], которую сохра-

няют до сих пор. Современные приводные жуки включают около 5 % всех Coleoptera, однако представлены обеими основными филогенетическими ветвями, Polyphaga и Adepaha. Наиболее важную роль в нем играют семейства Carabidae и Staphylinidae.

Характерной особенностью приводных биотопов является большой приток органического вещества как из окружающих наземных экосистем, так и из воды (выбросы). Практически постоянно высокая влажность, высокие дневные температуры, обилие микрофлоры обуславливают высокий уровень разложения органического вещества, обеспечивая высокую интенсивность сукцессионного процесса в приводных биотопах. В то же время постоянные затопления, смыывающие и/или намывающие грунт, удерживают эти биотопы на инициальных стадиях сукцессии.

Узкая специализация мало пригодна для обитания в таких нестабильных условиях, более эффективны универсальные адаптации. Это может быть основной причиной поразительной однообразности арсенала морфологических адаптаций среди жуков-обитателей супралиторали, представленных различными филогенетическими ветвями. Многие жуки имеют форму тела, близкую к средней, т. е. располагаются вблизи пересечения осей в плоскости Z_2Z_3 . Таким образом, выделение конкретных обособленных морфологических групп на габитуальном уровне практически невозможно в пределах этого комплекса.

Среди однообразия можно, однако, выделить направления морфологической дифференциации. Основной вклад в морфологическое разнообразие приводных жуков вносят линейные размеры. Анализ значимости параметров, не зависящих от линейных размеров, выявляет большую роль степени выраженности перетяжки между передне- и среднегрудью, а также длины ног. Это может быть связано с большим значением степени контакта с субстратом, уровня мобильности и способа передвижения. Так, представители рода *Nebria*, населяющие пойменные галечники, представляющие собой систему разного размера полостей и "коридоров", имеют выраженную перетяжку и длинные ноги, тогда как представители рода *Oodes*, живущие на плотных илистых субстратах, коротконогие и имеют обтекаемую форму.

При дальнейшей эволюции жуков при переходе их к обитанию в биотопы с более стабильными условиями намеченные тенденции морфологической специализации, возможно, были далее развиты и привели к образованию четких габитуальных групп. Анализ габитусов этих жуков должен стать следующим шагом на пути к построению универсальной системы морфотипов жуков.

Для дальнейшей классификации приводных жуков нужно использовать более тонкие особенности адаптивной морфологии, а также адаптации другого уровня – физиологические, поведенческие и проч.

Авторы выражают свою благодарность В. М. Ефимову за помощь в статистической об-

работке материала и О. Э. Костерину за помощь в подготовке статьи и изготовление рисунков габитусов жуков.

ЛИТЕРАТУРА

1. И. Х. Шарова, Экология жизненных форм почвенных и наземных членистоногих, М., Изд-во Моск. гос. пед. ин-та, 1986, 3–10.
2. А. Г. Пономаренко, Историческое развитие жесткокрылых жуков, Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., МГУ, 1983.
3. В. Г. Мордкович, Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1977.
4. А. Г. Пономаренко, Труды палеонтол. ин-та АН СССР, т. 125, М., Наука, 1969.
5. А. Г. Пономаренко, В. В. Жерихин, Историческое развитие класса насекомых, М., Наука, 1980, 75–84.

Experience of Morphoecological Classification of Circumaquatic Beetles (Insecta, Coleoptera)

O. G. BEREZINA, V. G. MORDKOVICH

16 morphological parameters of 78 beetle species belonging to 5 families inhabiting various circumaquatic biotopes of the moderate zone of Eurasia were measured. The data are treated with the help of the method of principal components. The first three components (Z_1 , Z_2 , Z_3) describe 84.8, 7.2 and 2.3 % of the total dispersion, respectively. The 1st component reflects the general linear dimensions of the beetle. The 2nd one is associated with the leg length and with the degree of expression of the stricture between the pro- and mesothorax; it reflects the beetle's mobility. The 3rd one may be interpreted as the position of the beetle's center of gravity – its shift to the front or to the hind extremity of the body. Distribution of species in Z_1 , Z_2 and Z_3 planes was studied. The circumaquatic complex is rather uniform with respect to habitus, and it is impossible to distinguish in it any morphotypes at this level; however, there are clear-cut tendencies to morphological specialization in the direction of some or other form. MANOVA made it possible to estimate the degree of significance of morphological parameters for the development of diversity of circumaquatic beetles. The largest contribution is made by the linear dimensions.

Among the parameters independent of the linear dimensions, of great importance are the degree of expression of the stricture between the pro- and mesothorax, and the leg length. This is associated with the high importance of the degree of contact with substrate, the level of mobility, and the way of locomotion. For further ecomorphological classification of circumaquatic beetles, one has to use finer peculiarities of adaptive morphology, and adaptations of a different – physiological, behavioral etc. – level.