

Преемственность структур хетома у развивающихся с гиперметаморфозом личинок *Brachinus* Weber (Coleoptera: Carabidae)

Continuity of chaetom pattern in *Brachinus*-larvae developing with hypermetamorphosis (Coleoptera: Carabidae)

К.В. Макаров¹, Е.Е. Боховко²
K.V. Makarov¹, E.E. Bokhovko²

¹ Московский педагогический государственный университет, кафедра зоологии и экологии, ул. Кибальчича 6, корп. 5, Москва 129278, Россия.

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, кафедра энтомологии, Москва 119992, Воробьевы горы, Россия.

¹ Moscow State Pedagogical University, Department of Zoology & Ecology, Kibaltschitcha str. 6, build. 5, Moscow 129278, Russia.

² Moscow Lomonosov State University, Department of Entomology, Moscow 119992, Vorobiovy Gory, Russia.

KEY WORDS: larvae, chaetotaxy, morphology, adaptations, Coleoptera, Carabidae, Brachinini.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: личинки, хетотаксия, морфология, адаптации, Coleoptera, Carabidae, Brachinini.

ABSTRACT. Extrenal morphology and the chaetotaxy of all larval stages of carabid beetle *Brachinus elegans* Chaudoir, 1842 were studied. First larva of this beetle is triangulina-like, whereas larvae II and III are engorged, scarcely moving forms. In spite of hypermetamorphosis, the great continuity of chaetome composition was revealed. The analysis of the topology of chaetome elements during larval development allowed to ascertain follows: 1) the strong modification of the cephalic capsule is caused but the disproportional enlargement of basal regions of frontal and parietal sclerites; 2) body tergites increase in size proportionally; 3) pleurites and ventrites become hypertrophied; 4) the reduction and immobilization of leg segments have not effect on the set of their chaetome elements. There are two the most important tendencies in chaetome formation in *Brachinus* larvae during the ontogenesis: the weakening of sensorial and locomotory elements and the development of the supporting chaetome of abdominal ventrites and pleurites. The assessment of the transformation of different adaptive and nonadaptive structures enabled to select the taxonomically valuable features. Their application supports the hypothesis of the proximity of Brachinini to the group Truncatipenne within Limbata conchifera.

РЕЗЮМЕ. Описана морфология и хетотаксия личинок старших возрастов *Brachinus elegans* Chaudoir, 1842 показана высокая преемственность структур хетома в ходе гиперметаморфоза. Сравнение топологии гомологичных элементов хетома позволило установить, что изменение формы головной капсулы определяется неравномерным разрастанием основания фронтального и париетальных склеритов, тергиты тела пропорционально увеличиваются в размерах, а вент-

риты и плевриты гипертрофированы. Редукция и иммобилизация отделов конечностей не влияет на состав их хетома. Анализ хетотаксии позволил выделить по меньшей мере две тенденции развития хетома в онтогенезе *Brachinus*: ослабление сенсорных и локомоторных структур и развитие пассивно-опорного хетома абдоминальных вентритов и плевритов. Оценка трансформации адаптивных структур позволила провести отбор таксономически значимых признаков и подтвердить гипотезу о близости Brachinini к группе Truncatipenne в составе Limbata conchifera.

Триба Brachinini — своеобразная группа жуелиц с неясным систематическим положением. Необычные черты строения и образа жизни имаго послужили причиной неоднократного изучения морфологии и физиологии этой группы [Aneshanelsey et al., 1969; Eisner, 1959; Galián et al., 1990], а также обсуждения её родственных связей и таксономического статуса. Ранг этого таксона многократно менялся — от уровня подтрибы до подсемейства и даже семейства, а в разных классификациях Brachinini сближались то с наиболее плезиоморфными группами, то с наиболее продвинутыми [Крыжановский, 1983; Ball, 1979; Deuve, 1993; Ball et al., 1998].

Проблематичность этих трактовок усугубляется особенностями биологии Brachinini. Уже в конце XIX века были обнаружены личинки старших возрастов *Brachinus* Weber, 1801, паразитировавшие на куколках водных жуков [Wickham, 1893; цит. по: Dimmok & Knab, 1904]. На основании аналогий в образе жизни личинок для *Brachinus* предполагалось развитие с гиперметаморфозом и подвижной личинкой первого возраста. Позднее были описаны личинки первого возраста родов *Pheropsophus*

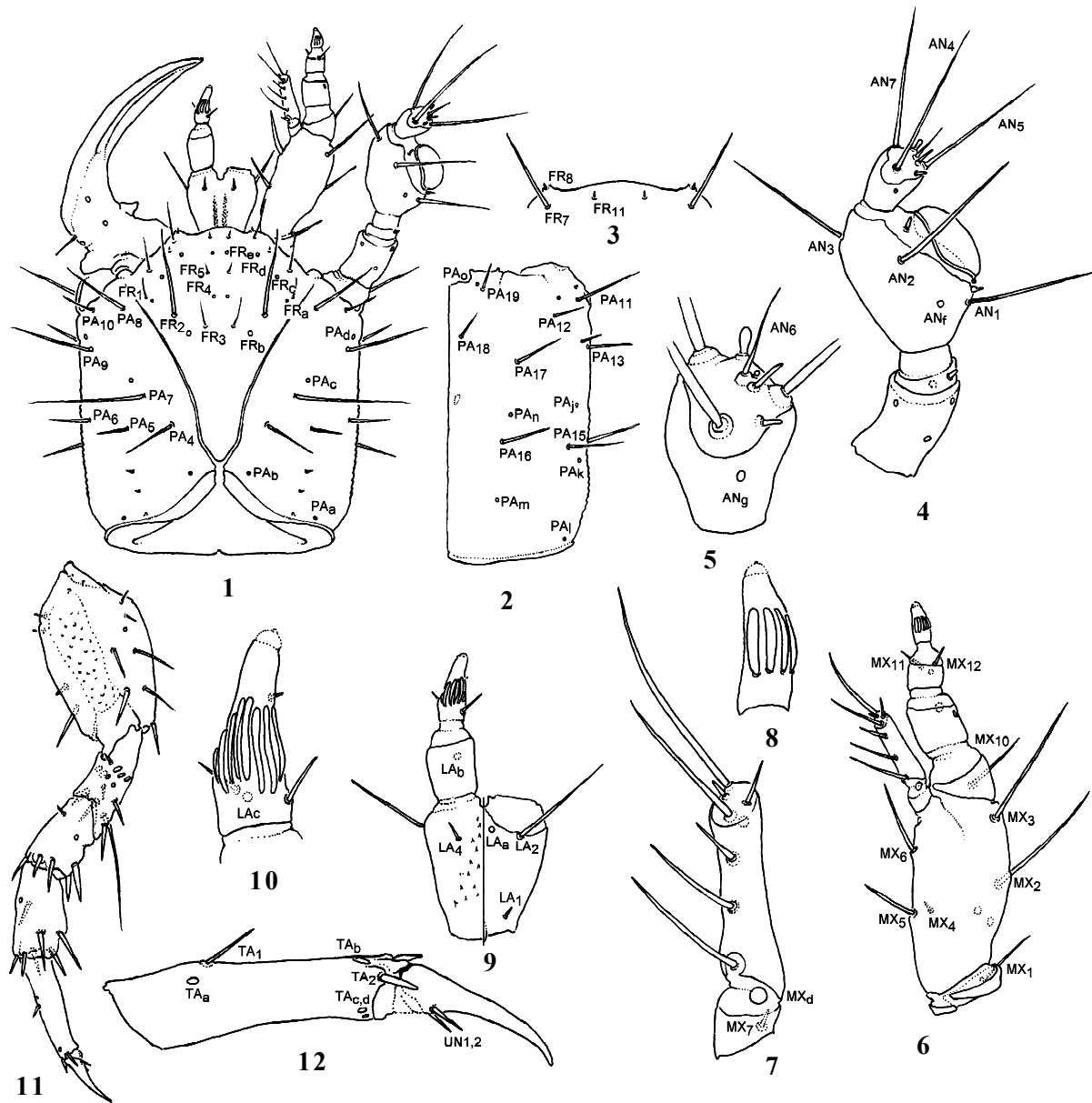


Рис. 1–12. *Brachinus crepitans* (L.), личинка первого возраста: 1 — голова (правые мандибула и губной щупик, левая максилла не показаны); 2 — левый париеальный склерит; 3 — назале; 4 — правая антенна; 5 — 4-й членик антенны; 6 — правая максилла; 7 — галей; 8 — 4-й членик челюстного щупика; 9 — нижняя губа (правый щупик не показан); 10 — 2-й членик нижнегубного щупика; 11 — средняя нога; 12 — лапка средней ноги; 1, 3–8, 10 — сверху; 2 — снизу; 9 — слева — сверху, справа — снизу; 11 — спереди и сверху; 12 — спереди.

Figs 1–12. *Brachinus crepitans* (L.), larva of I stage: 1 — head (right mandible and labial palp, left maxilla not showed); 2 — left parietalia; 3 — nasale; 4 — right antenna; 5 — 4th antennomere; 6 — right maxilla; 7 — galea; 8 — 4th maxillar palpomere; 9 — labium (right palp not showed); 10 — 2nd labial palpomere; 11 — middle leg; 12 — tarsus; 1, 3–8, 10 — dorsal view; 2 — ventral view, 9 — left — dorsal, right — ventral view; 11 — dorsolateral view; 12 — anterior view.

смешанные проксимально; FR_{9,10.g} отсутствуют, FR₈ представлена базиконической сенсилью. На диске лба, дистальнее хет FR₃, расположена пара сенсилл, которые Говорка [Новорка, 1996] считает рудиментами хет FR₄. Длина макрохет FR₂ составляет примерно 0,4 длины фронтального склерита. Для хетома париеальных склеритов характерно уменьшение размеров хет PA_{5,6,10} и увеличение — PA_{4,8}. При этом последняя хета заметно смещена дистально, располагаясь на уровне FR₂–FR₂.

Антенны четырёхчлениковые (Рис. 4), второй членик маленький, кольцевидный, третий гипертрофирован, его апикальный комплекс включает чрезвычайно развитый округлый сенсорий, занимающий большую часть мембраны, две конические и одну сферическую сенсилью. Вершинный членик антенн короткий, заметно расширяющийся к вершине, несёт усложнённый комплекс сенсилл, состоящий из хеты AN₆, двух палочковидных, одной булавовидной и одной сферической сенсилл (Рис. 5).

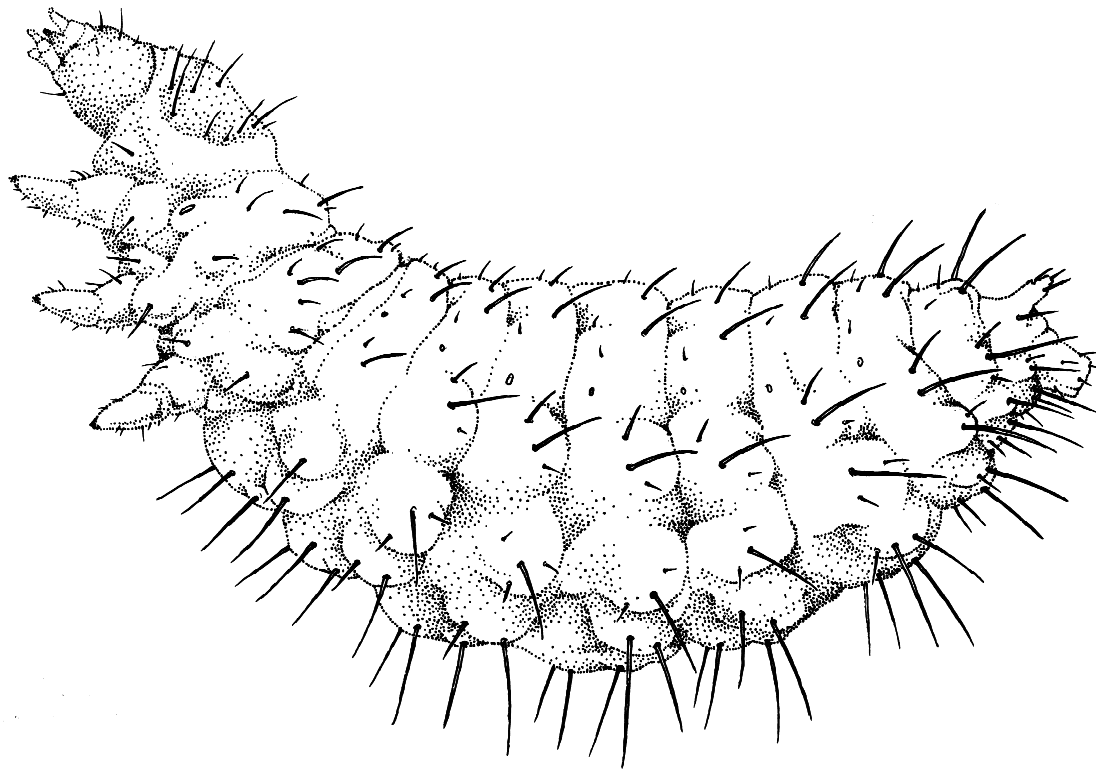


Рис. 20. *Brachinus elegans* Chaud., личинка третьего возраста: габитус, сбоку.
Fig. 20. *Brachinus elegans* Chaud., larva of III stage: habitus, lateral view.

причём UR₁ и UR₃ очень маленькие. Небольшая длина урогомф приводит к нестандартному расположению ряда хет. Так, медиальные хеты UR₅ оказываются приближенными к апикальному комплексу UR₇₋₉, от которого отделены лишь плакоидными сенсиллами UR_{e,f}.

Строение X сегмента (Рис. 19) соответствует типичному для личинок жуужелиц, дополнительные хеты отсутствуют, в области PY₇ имеется добавочная сенсилла; выворачивающиеся придатки без зубчиков.

Личинки старших возрастов

МАТЕРИАЛ: *Brachinus elegans*: Краснодарский край, окр. станции Старокорсунская, поле люцерны 9.VII.2004 leg. Е.Боховко — 2L3 (№43.2-3.1 и 43.2-3.2 Eu); та же этикетка, 1L3 (№43.2-3.3 Al); там же, 2.VII.2004 — 2L2 (№43.2-3.4 Al); та же этикетка, 1L1 [в процессе линьки] (№43.2-3.5 Al).

ОПИСАНИЕ. Депигментированные физиогастрические безглазые личинки с гипергнатической головой, укороченными дистальными отделами антенн и ротовых придатков, нечленистыми короткими ногами (Рис. 20).

Окраска светлая, все склериты очень тонкие, не выделяются на фоне кутикулы. Следы пигментации и склеротизации обнаруживаются только на мандибулах, в передней части головы и на переднеспинке.

Микроскульптура состоит из слабых шипиков, рассеянных на дорсальной поверхности головы, склеритов тела, базальных члеников ног и на подпорке; нигде, кроме назале, шипики не образуют явственных групп или полей.

Головная капсула (Рис. 21) поперечная, слабо суженная к основанию, с заметными вздутиями позади мандибул, из-за чего антеннальные ямки смещены на дорсальную поверхность. Фронтальные швы едва заметны, эпикраниальный шов отсутствует, так что основание лобного

склерита образует медиальную часть затылочного отверстия; борозды отсутствуют. Назале широкое, очень слабо склеротизованное, при фиксации часто меняет форму и образует складки.

Хетотаксия головы характеризуется укорочением большинства хет и увеличением расстояния между сенсиллами, что создает впечатление олигохетоза. При этом головная капсула несёт весь хетом, отмеченный у личинки первого возраста, за исключением ряда сенсилл цибариума. Хеты FR₂ не достигают 0,2 длины лобного склерита, подвижная часть хет PA₁-PA₃ очень короткая, по пропорциям соответствующая коническим сенсиллам (Рис. 21). Наиболее заметны топологические перестройки в базальной части головной капсулы: расстояние между хетами PA₄-PA₄ и PA₇-PA₇ возрастает в 1,5-1,7 раза, хеты PA₁-PA₃ смещаются на боковую поверхность париеальных склеритов. Сенсиллы, расположенные в области глазного бугорка (PA₉, PA_d, PA₁₃), оказываются на уровне антенн. Хетотаксия вентральной поверхности головы почти не изменяется.

Антенны конические (Рис. 23), с сильно расширенными базальными члениками и коническим 3-м антенномером. Последний несёт крупный уплощённый сенсорий и три конические сенсиллы, хеты AN₁-AN₃ очень короткие, их длина не превышает диаметр вершинной части членика. Щетинки последнего членика антенн также укорочены (Рис. 22), его апикальный комплекс, помимо короткой AN₆, включает лишь коническую и сферическую сенсиллы.

Мандибулы массивные, относительно короткие, их дистальная часть короче базальной, а общая длина едва достигает 0,5 длины лба. Ретинакулум треугольный, имеется пеницуллус из небольшого числа коротких шиповидных волосков.

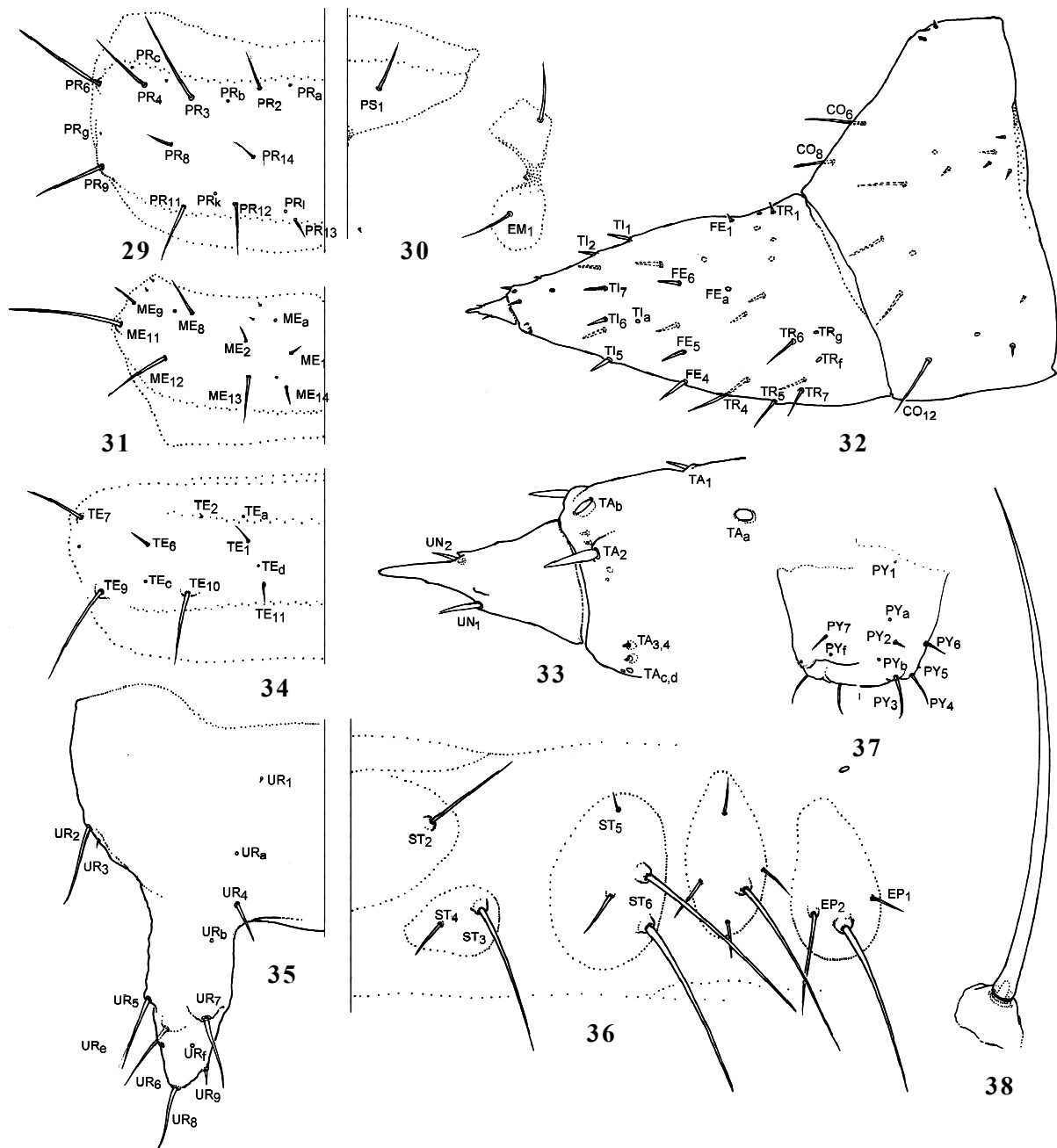


Рис. 29–38. *Brachinus elegans* Chaud., личинка третьего возраста: 29 — левая половина переднеспинки; 30 — правая половина переднегруди; 31 — левая половина среднеспинки; 32 — средняя левая нога; 33 — лапка; 34 — левая половина IV тергита брюшка; 35 — левая половина IX тергита; 36 — правые плевриты и стерниты IV брюшного сегмента; 37 — X сегмент брюшка; 38 — хета ST_4 ; 29, 31, 34–35 — сверху; 30, 34 — снизу; 32 — сзади; 33 — спереди; 37 — слева — вентрально, справа — дорсально.

Figs 29–38. *Brachinus elegans* Chaud., larva of III stage: 29 — left half of pronotum; 30 — right half of prosternum; 31 — left half of mesonotum; 32 — middle left leg; 33 — tarsus; 34 — left half of tergite IV; 35 — left half of tergite IX; 36 — right half of IV abdominal segment; 37 — X abdominal segment; 38 — seta ST_4 ; 29, 31, 34–35 — dorsal view; 30, 34 — ventral view; 32 — posterior view; 33 — anterior view; 37 — left — ventral, right — dorsal view.

ляется хета TR_8 , а $TA_{2,3}$ и $TA_{5,6}$ заметно крупнее. Дистальная часть коготка укорачивается, так что он становится коническим, в области хет UN_1 и UN_2 появляются бугорки и выступы (Рис. 33).

Развитие массивного брюшного отдела заметно скажется как на форме склеритов, так и на их хетотаксии.

Хотя границы мягких депигментированных склеритов зачастую обнаруживаются только по изменению характера складчатости кутикулы, можно понять, что вентриты и плевриты развиты значительно лучше и занимают большую площадь (Рис. 34, 36), чем у личинки первого возраста. При этом постстерниты и гипоплевриты фор-

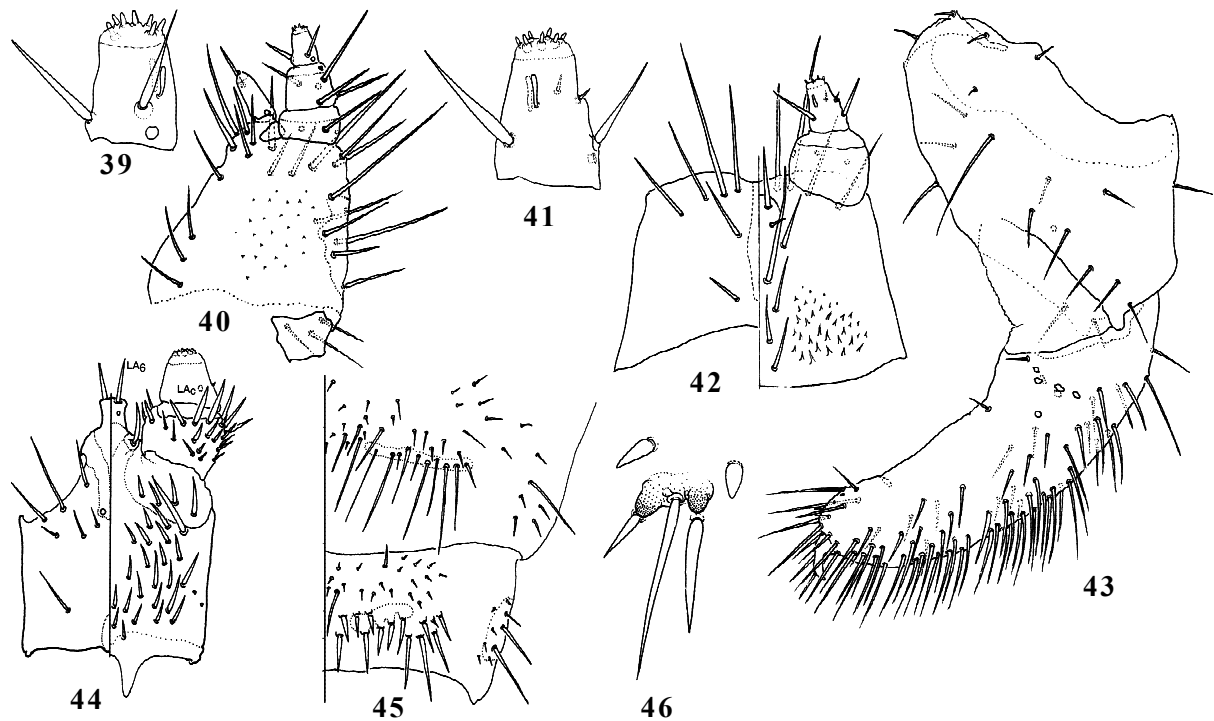


Рис. 39–46. Детали строения физиогастрических личинок жужелиц: 39–43 — *Paussus (Klugipaussus) aff. distinguendus* Reichensberger, 1925; 43–46 — *Orthogonius ? acutangulus* Chaudoir, 1862; 39 — 4-й членик челюстного щупика; 40 — максилла; 41 — 2-й членик губного щупика; 42, 44 — нижняя губа (левый щупик не показан); 43 — нога; 45 — VIII и IX стерниты брюшка; 46 — хета TE_{10} ; 39–41, 46 — сверху; 42, 44 — слева — снизу, справа — сверху; 43 — сзади; 45 — снизу.

Figs 39–46. Detail of physogastric carabids larvae: 39–43 — *Paussus (Klugipaussus) aff. distinguendus* Reichensberger, 1925; 43–46 — *Orthogonius ? acutangulus* Chaudoir, 1862; 39 — 4th maxillar palpomere; 40 — maxilla; 41 — 2nd labial palpomere; 42, 44 — labium (left palpus not showed); 43 — leg; 45 — VIII and IX abdomina sternite; 46 — seta TE_{10} ; 39–41, 46 — dorsal view; 42, 44 — left — ventral view, right — dorsal view; 43 — posterior view; 45 — ventral view.

гия личинок старших возрастов характеризуется прогрессирующей редукцией всех придатков. Анализируя хетотаксию, удаётся выделить по меньшей мере ещё две тенденции: ослабление сенсорных и локомоторных структур и развитие пассивно-опорного хетомы абдоминальных вентритов и плевритов.

Оценка этих перестроек позволяет более строго подойти к отбору таксономически значимых признаков. Хотя роль признаков личинок в таксономии обсуждалась неоднократно, в том числе применительно к *Brachinini* [Arndt, 1993, 1998; Beutel, 1992, 1993], морфологическое своеобразие триунгулин *Brachinus* не позволило сблизить эту трибу ни с одной из групп жужелиц.

Ряд очень характерных черт строения (сенсорий 3-го антенномера, хетотаксия галеи, строение назале) сильно меняется в зависимости от стадии развития и образа жизни и, следовательно, не имеет существенного таксономического значения. Кроме того, часть признаков, указанных ранее как аутапоморфии *Brachinini* [Arndt, 1993, 1998]: отсутствие яйцевых зубчиков, форма лобного склерита, отсутствие хет FR_{10} , FR_{11} — на нашем материале и по ранее опубликованным данным [Boldori, 1939; Novorka, 1996] не подтверждаются. Личинки другого рода трибы — *Pheropsophus* отличаются от *Brachinus* об-

ширным комплексом признаков: редукцией ретинакулула, развитым эпикраниальным швом, двумя коготками, отсутствием урогомф и крайне своеобразным строением X сегмента [Boldori, 1939; Habu & Sadanaga, 1965]. Кроме того, личинки первого возраста этого рода характеризуются выраженным гиперхетозом, так что идентификация элементов хетомы возможна только по признакам личинок старших возрастов. Это заметно сокращает набор черт строения, пригодный для оценки таксономического положения *Brachinini* по признакам личинок.

В итоге, наиболее характерными морфологическими структурами личинок *Brachinini* следует считать неравномерную редукцию хетомы переднего края фронтального склерита; дифференцированные сенсориллы субапикального комплекса антенн и щупиков; первично короткие/неразвитые урогомфы.

Этот набор признаков позволяет отвергнуть предположение о близости *Brachinini* к базальным группам жужелиц [таким, как *Paussini* и *Metriini* — см. Moore, 1979; Bousquet, 1986; Erwin, 1991; Deuve, 1993]; тем более что синапоморфии личинок этих групп очень широки. Так, укорочение члеников щупиков и развитие крупных трихонидных сенсорилл на апикальных пальпомерах обнаруживается и у *Paussini*, и у *Orthogoniini* (Рис. 39–42, 46).

Таким образом, наиболее адекватной, на наш взгляд, является характеристика *Brachiniini* как относительно раннего производного от общего филогенетического ствола *Limbata conchifera* и близкого к комплексу триб *Truncatipenne* в смысле Жаннеля [Jeannel, 1941]. Эта точка зрения высказывалась и ранее [Крыжановский, 1976; Bell, 1967; Beutel, 1992; 1993, 1998; Liebherr & Will, 1998].

По последним опубликованным данными [Saska & Honek, 2004] развитие личинок *B. crepitans* и *B. explotens* проходит на куколках жулици рода *Amara* Bonelli, 1810. В наших сборах личинки *B. elegans* также чаще всего обнаруживались на куколках *Amara*, однако часть особей развивалась на куколках *Anchomenus dorsalis* (Pontoppidan, 1763). Возможно, этот вид также является обычным кормовым объектом личинок *Brachinus*, о чём косвенно свидетельствует совпадение сроков их сезонной активности [Fazekas et al., 1999; Zaballo, 1985]. Развитие личинок *Brachinus* на куколках других видов жулици позволяет считать эту группу возникшей относительно поздно, вопреки мнению некоторых авторов [Erwin & Sims, 1989].

БЛАГОДАРНОСТИ. Авторы искренне благодарны А.В. Маталину за всестороннюю помощь в проведении работы и всем энтомологам, предоставившим материалы для обработки, особенно — В.Е. Карповой, Н.Г. Козлову, Т.А. Черняховской (Москва) и С.В. Утянской (Ростов-на-Дону). Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований № 03–04–49251 и НШ–2154.2003.4.

Литература

Крыжановский О.А. 1983. Жуки подотряда Adepaga: семейства Rhyssodidae, Trachypachidae; семейство Carabidae (вводная часть и обзор фауны СССР) // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т.1. Вып.2. Л.: Наука. 341 с.

Крыжановский О.А. 1976. Опыт ревизии системы жулици (Coleoptera, Carabidae) // Энтотом. обозр. Т.55. № 1. С.80–91.

Макаров К.В. 1998. Морфология термитофильных личинок *Orthogonius* и *Helluodes* и положение триб *Orthogoniini* и *Helluodini* в семействе жулици // Зоол. журн. Т.77. № 11. С.1285–1296.

Макаров К.В. 2002. Признаки хетотаксии в эволюционной морфологии личинок жулици // Russ. Entom. J. Vol.11. No.1 С.23–34.

Синицина Е.Е., Чайка С.Ю. 2003. Рецепторные органы личинок жулици (Carabidae, Coleoptera) // Энтотом. обозр. Т.82. Вып.2. С.276–288.

Шарова И.Х. 1958. Личинки жуков-жулици, полезных и вредных в сельском хозяйстве // Уч. зап. Моск. госуд. педагог. инст. им. В.И.Ленина. Т.12. Вып.7. С.4–164.

Шарова И.Х. 1964. Семейство Carabidae — жулици // М.С.Гиляров (ред.) Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука С.112–185.

Aneshansley D., Eisner T., Widom J. & Widom B. 1969. Biochemistry at 100°C: explosive secretory discharge of bombardier beetles (*Brachinus*) // Science. Vol.165. P.61–63.

Arndt E. 1991. Carabidae // В. Klausnitzer (ed.) Die Larven der Käfer mitteleuropas. 1. Band. Adepaga. Krefeld: Goecke & Evers S.1–141.

Arndt E. 1993. Phylogenetische Untersuchungen larvalmorphologischer Merkmale der Carabidae (Insecta: Coleoptera) // Stutt. Beitr. Naturk. Ser. A (Biologie). Hf.488. S.1–56

Arndt E. 1998. Phylogenetic investigation of Carabidae (Coleoptera) using larval chaetotaxy // G.E. Ball, A. Casale & A. Vigna Taglianti (eds.) Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Mus. reg. Sci. nat. Torino P.171–190.

Ball G.E. 1979. Conspectus of carabid classification: history, holomorphology and higher taxa // Erwin T.L., Ball G.E., Whitehead D.R. (eds.) Carabid beetles: their evolution, natural history and classification. P.63–111.

Ball G.E., Casale A. & Vigna Taglianti A. 1998. Introduction. // G.E. Ball, A. Casale & A. Vigna Taglianti (eds.) Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Mus. reg. Sci. nat. Torino. P.15–52

Bell R.T. 1967. Coxal cavities and the classification of the Adepaga (Coleoptera) // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol.60. No.1. P.101–107.

Beutel R.G. 1992a. Study on the systematic position of *Metriini* based on characters of the larval head (Coleoptera: Carabidae) // Systematic Entomology. Vol.17. No.3. P.207–218.

Beutel R.G. 1992b. Phylogenetic analysis of thoracic structures of Carabidae (Coleoptera: Adepaga) // Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch. Bd.30. Hf.1. S.53–74.

Beutel R.G. 1993. Phylogenetic analysis of Adepaga (Coleoptera) based on character of the larval head // Systematic Entomology. Vol.18. P.127–147.

Beutel R.G. 1998. Trachypachidae and phylogeny of Adepaga // G.E. Ball, A. Casale & A. Vigna Taglianti (eds.) Phylogeny and classification of Caraboidea. XX I.C.E. (1996, Firenze, Italy). Mus. reg. Sci. nat. Torino P.81–106.

Boldori L. 1939. Sulla larvula di *Pheropsophus africanus* Dej. // Riv. Biol. Coloniale. No.2. P.173–183.

Bousquet Y. 1986. Description of first-instar larva of *Metrius contractus* Eschscholtz (Coleoptera: Carabidae) with remarks about phylogenetic relationships and ranking of the genus *Metrius* Escholtz // Can. Entomol. Vol.118. No.4. P.373–388.

Bousquet Y. & Goulet H. 1984. Notation of primary setae and pores on larvae of Carabidae (Coleoptera, Adepaga) // Can. J. Zool. Vol.62. No.4. P.573–588.

Boving A.G. & Craighead F.C. 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera // Ent. Amer. N.S. Vol.11. Nos1–4. P.1–351.

Deuve Th. 1993. L'abdomen et les genitalia des femelles de Coleoptères Adepaga // Mém. Mus. natl. Hist. nat. Paris. N.S. Vol.155. P.1–184.

Dimmok G. & Knab F. 1904. Early stages of Carabidae // Springfield Mus. nat. Hist. Bull. Vol.1. P.1–56.

Eisner T. 1958. The protective role of the spray mechanism of the bombardier beetle, *Brachinus ballistarius* Lec. // J. Insect Physiol. Vol.2. P.215–220.

Emden F.I. van 1919. Beschreibung der Larve von *Pheropsophus hispanicus* Dej. // Entomol. Mitt. Berlin. Suppl. entomol. Bd.8. 34–38 S.

Emden F.I. van 1920. Nachtrag zu meiner Beschreibung der Larve von *Pheropsophus* Dej. // Arch. Naturgeschichte. (1918). Leipzig. Bd.84. S.156.

Emden F.I. van 1942. A key to the genera of larval Carabidae // Trans. Roy. Ent. Soc. London. London. Vol.92. P.1–99.

Erwin T.L. 1965. A revision of *Brachinus* of North America: Part I. The California species (Coleoptera: Carabidae) // Coleopt. Bull. Vol.19. No.1. P.1–19.

Erwin T.L. 1966. *Brachinus pallidus* Erwin, a carabid beetle with an entomophagous larva // Pan-Pac. Ent. Vol.42. P.73.

Erwin T.L. 1967. Bombardier beetles (Col. Car.) of North America Part II. Biology and behaviour of *Brachinus pallidus* Erwin in California // Coleopt. Bull. Vol.21. No.2. P.41–55.

Erwin T.L. 1991. The ground-beetles of Central America (Carabidae), Part II: Notiophilini, Loricerini and Carabini. // Smithsonian. Contrib. Zool. Vol.501 P.vi+30.

Erwin T.L. & Sims L.L. 1989. Carabid Beetles of the West Indies (Insecta, Coleoptera): a synopsis of the genera, and checklists of the tribes of Caraboidea, and of the West Indian species // Quaest. Entomol. Vol.20. No.4. P.351–466.