

Тенденции в изменении анального тергита личинок пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeoidea)

Г.В. Николаев

Казахский национальный университет им. аль-Фараби, пр. Аль-Фараби 71, Алматы, Казахстан
050038

Монофилия надсемейства пластинчатоусых (Scarabaeoidea = Lamellicornia) никогда не вызывала сомнений. Длительное время пластинчатоусых рассматривали как группу, состоящую из трех семейств: Lucanidae, Passalidae и Scarabaeidae. Однако в середине прошлого века в странах Западной Европы началось “дробление” Scarabaeidae, и вскоре число семейств в надсемействе возросло до 18-20 (Balthazar, 1963; Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1985). К настоящему времени в связи с широким применением в таксономическом анализе методик кладизма число семейств “сократилось” до 12-14 (Jemeson & Ratcliffe, 2002; Scholtz & Grebennikov, 2005). Однако и объем, и ранг многих семейств Scarabaeoidea, а также ряда крупных подсемейств номинативного семейства, до сих пор вызывают разногласия среди систематиков, поэтому “общепризнанной” системы надсемейства пластинчатоусых жуков нет и в настоящее время. Чаще всего виды мировой фауны группируют в 14 семейств, лишь 3 из которых (Diphylostomatidae, Pleocomidae и Belohinidae) отсутствуют в рецентной фауне Палеарктики. В опубликованном недавно третьем томе каталога жесткокрылых Палеарктики (Löbl & Smetana, 2006) принята система Р. Кроусона, усовершенствованная в ряде работ К. Шольца с соавторами (Scholtz, D'Hotman & Nel, 1987; Scholtz, D'Hotman, Evans & Nel, 1988; Scholtz Browne & Kukulová-Peck, 1994; Scholtz & Browne, 1996) и помещенная в “окончательном виде” в 38 часть руководства по зоологии (Scholtz & Grebennikov, 2005). Базой для этой системы служит кладограмма, опубликованная в работе К. Шольца и С. Чауна (Scholtz & Chown, 1995). Однако дискуссии о статусе ряда таксонов группы семейства и их положении в системе надсемейства нельзя считать оконченными. Отдельные таксоны надродового ранга “продолжают” рассматривать в статусе семейств, или (реже) приходят к выводу о необходимости “объединения” ряда таксонов высокого ранга в одно семейство. Так, олиготипичную трибу Chironini либо включают в состав Aphodiinae (Scholtz & Grebennikov, 2005), либо рассматривают в ранге подсемейства Scarabaeidae (Löbl & Smetana, 2006), либо даже как самостоятельное семейство (Huchet, 2000; Huchet & Lumaret, 2002.). Неоднократно изменялся также и статус Ceratocanthinae (Николаев, 1999; Scholtz & Grebennikov, 2005; Osampo & Ballerio, 2006).

Я не считаю вопрос о таксономическом статусе какой-либо группы в надсемействе приоритетным: важнее выяснить вопрос о филогенетических отношениях как кладонов в пределах всего надсемейства, так и семейств в пределах каждой из филетических линий. Если по этой проблеме будут сняты основные разногласия, то возможные разночтения как по поводу статуса всей филетической линии, так и ранга каждого из входящих в нее таксонов не будут иметь принципиального значения. [Свобода мнений в зоологической систематике декларируется в преамбуле Международного кодекса зоологической номенклатуры.]

С целью выяснения филогенетических отношений между таксонами высокого ранга интересно проследить тенденции в эволюции ряда признаков, мало учитываемых при построении системы надсемейства. Одним из очень интересных признаков, которому, на мой взгляд, до сих пор уделяется недостаточное внимание, является строение анального тергита личинок (рис. 1-3). На анальном тергите имеется Y-образное (рис. 1) или развитое в виде поперечной щели (рис. 2) анальное отверстие. У личинок ряда таксонов близ анального отверстия (рис. 2) или вокруг него (рис. 3) бывает развита более или менее сложная структура

из сильнее склеротированных участков хитина. Иногда эта структура (эндоскелетная фигура) бывает выражена в виде еще более короткой линии, чем изображенная на рисунке 2 (виды подсемейства Dynastinae семейства Scarabaeidae), но иногда она отграничивает на тергите площадку. Зачастую фигура на этой площадке имеет очень сложное строение (рис. 6-15). Иногда довольно легко проследить тенденции в эволюции этой фигуры, среди близкородственных таксонов одного таксона высокого ранга (рис. 4-8; 9-10; 16-19; 12-15; 20-23). Особого внимания заслуживает сразу же бросающееся в глаза сходство в строении этой фигуры, свойственное ряду таксонов, относимых в настоящее время к различным семействам (рис. 8-15).

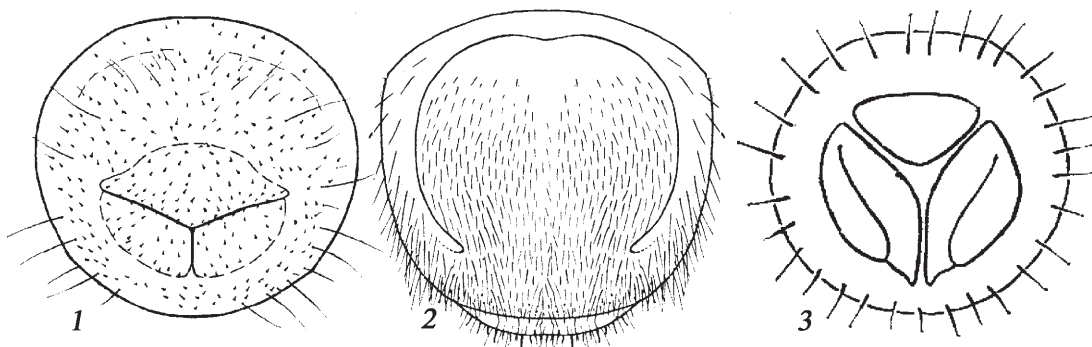


Рис. 1-3. Анальный тергит личинок Scarabaeoidea: 1 - *Pleocoma hirtcollis vandykei* Linsley (Pleocomidae), 2 - *Anomala luculenta* Erichson (Scarabaeidae: Rutelinae), 3 - *Trox morticinii* (Pallas) (Trogidae). [По: Медведев, 1952; Ritcher, 1966; Медведев и Николаев, 1972.]

Если принять версию о монофилии надсемейства пластинчатоусых как аксиому, можно предложить несколько гипотез, которые объясняли бы наблюдаемую похожесть этой структуры. Наименее вероятным с точки зрения принципа парсимонии явится предположение о том, что столь похожая анальная площадка (рис. 8-9) конвергентно возникла в нескольких филетических линиях в связи с образом жизни личинок, питающихся запасами пищи, которые приготовлены для них имаго.

Более вероятной может быть одна из двух других версий. По первой из них очень сложно “сконструированная” площадка (похожая на изображенную на рисунках 8-9) уже имела у “вида-основателя” всего надсемейства; по второй она “появилась” лишь в одной из филетических линий внутри надсемейства. В процессе эволюции наблюдалось как “исчезновение” площадки (семейства Pleocomidae, Hybosoridae, Glaphyridae, большинство растительноядных подсемейств номинативного семейства), так и ее модификации (чаще всего значительное упрощение: семейства Bolboceratidae, Geotrupidae и подсемейство Arhodiinae семейства Scarabaeidae). Процесс быстрого “исчезновения” площадки мог происходить двумя путями. Наиболее “радикальный” путь – это сворачивание лопастей площадки к анальному отверстию, как это происходит у современных Trogidae (рис. 4-5), и у представителей ряда других семейств, например Bolboceratidae (рис. 16-19), возможно, также у Lucanidae (рис. 20-23), Passalidae (34), и Ochodaeidae (рис. 35-36).

Кажется вероятным предположение, что для ряда групп плезиоморфным состоянием признака была площадка, которая могла более или менее легко сворачиваться и разворачиваться у живой личинки, как это происходит у современных видов Trogidae (рис. 4-5), возможно, также и у отдельных представителей современных Bolboceratidae (рис. 18), а

апоморфия – постоянно “сомкнутая” вокруг анального отверстия площадка (смотри рис. 1, 20, 32-36). Анальное отверстие, которое было развито в виде поперечной щели становится трехлучевым: V- или Y-образным. При постоянно свернутой площадке эндоскелетная фигура, вероятно, вскоре должна начать редуцироваться. [Возможно, при анатомировании личинок ряда таксонов ее остатки еще можно найти, но, насколько известно, такие попытки не предпринимались]. Очень высокая степень редукции эндоскелетной фигуры наблюдается даже при анальной площадке, которая еще способна разворачиваться, как это наблюдается у видов *Omorginae* подсемейства семейства *Trogidae* (рис. 7).

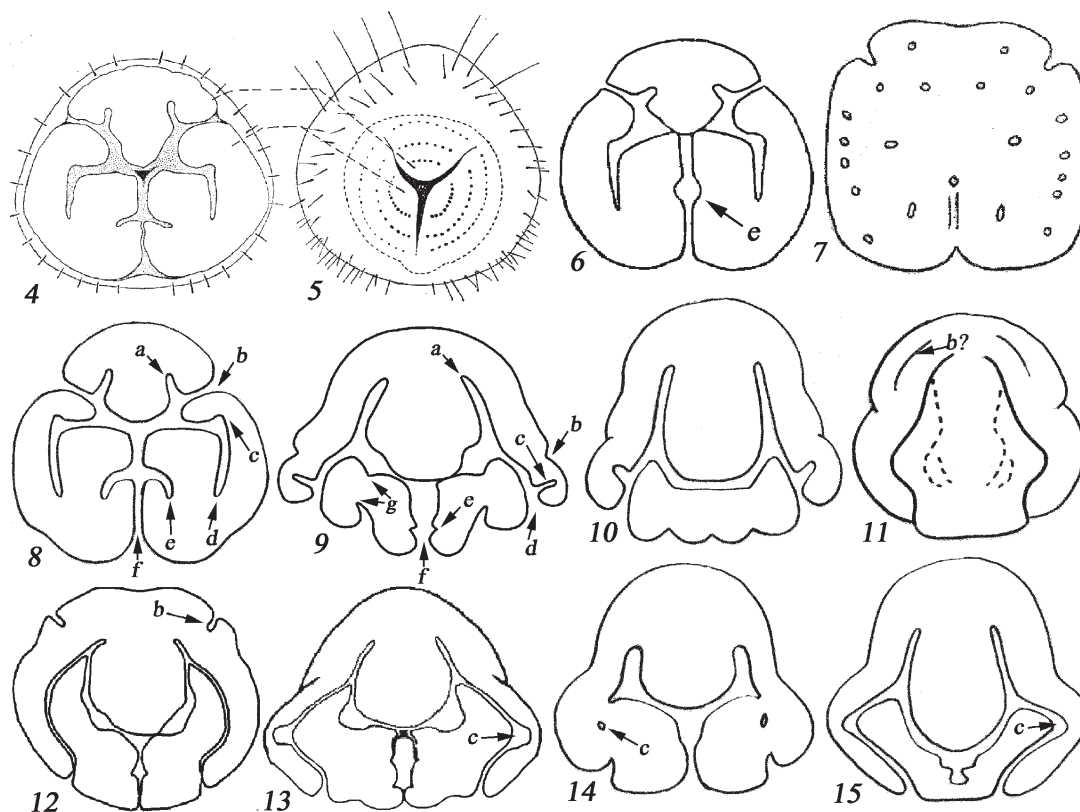


Рис. 4-15. Анальный тергит личинок *Trogidae* (4-8) и *Geotrupidae* (9-15): 4-5 - *Troxsonora* LeConte (4 – лопасти анальной площадки расправлены, 9 – сомкнуты вокруг анального отверстия), 6 – *T. sabulosus* (Linnaeus), 7 – *Omorgus suberosus* Fabricius, 8 - *Trox morticinii* (Pallas), 9 - *Taurocerastes patagonicus* Philippi, 10 - *Frickius variolosus* Germain, 11 - *Lethrus cephalotes* (Pallas), 12 - *Typhaeus typhoeus* (Linnaeus), 13 - *Geohowdenius egerei* (Germar), 14 - *Ceratophyus polyceros* (Pallas), 15 - *Geotrupes jakowlewi* Semenov. [По: Howden, 1955; Baker, 1968; Медведев и Николаев, 1972; Николаев, 1975; 1980; Howden & Peck, 1982; 1987; Verdú, Galante, Lumaret & Cabrero-Sañudo, 2004 и оригинал].

Второй путь “исчезновения” анальной площадки – это ее постепенная редукция, которая наблюдается внутри нескольких семейств пластинчатоусых (смотри рисунки 6-7 и 11-15). Если процесс редукции у многих семейств проходил именно по этому сценарию, то

весьма примечательным является тот факт, что как минимум в 2 семействах: *Bolboceratidae* и *Scarabaeidae* (подсемейство *Aphodiinae*) “промежуточной” стадией была трехлопастная анальная площадка, внутри лопастей которой отсутствуют следы эндоскелетной фигуры (рис. 16-17 и 24-25).

Заслуживает обсуждения также предположение о том, что очень сложная “конструкция” площадки (рис. 3-4; 13-19 и 30-35) сформировалась только в одной из филетических линий надсемейства. У “вида-основателя” надсемейства площадка могла отсутствовать совершенно, но, скорее всего, она была очень просто устроенной (только трехлучевой) – такой, как у видов большинства современных родов *Bolboceratidae* (рис. 10) или у представителей триб *Eupariini* и *Psammodiini* подсемейства *Aphodiinae* (рис. 24-25). В пользу предположения о просто устроенной анальной площадке “вида-основателя” свидетельствует большее число наблюдаемых фактов.

Ниже будет рассмотрено строение анального тергита ряда таксонов пластинчатоусых жуков. Порядок рассмотрения таксонов зависит от степени сложности строения анальной площадки и эндоскелетной фигуры на площадке, но не отражает мнения автора о системе надсемейства.

Семейство *Trogidae*. Подробного рассмотрения заслуживает вопрос об эволюции фигуры из склеротированных линий (эндоскелетной фигуры) внутри анальной площадки. В семействе наблюдается 2 типа эндоскелетной фигуры внутри анальной площадки. У видов номинативного подсемейства (рис. 4, 6, 8) всегда прервана связь склеротированных участков с наружной частью анального тергита только по линиям “с” и “d”. У видов подсемейства *Omorginae* ни одна из линий эндоскелетной фигуры не доходит до линии, отграничивающей площадку снаружи, а сами линии остаются развитыми лишь в виде небольших фрагментов (рис. 7). Таким образом, площадка становится сплошной, анальное отверстие находится практически в центре площадки, но это не “мешает” лопастям площадки “сворачиваться” вокруг анального отверстия таким же образом, как и у видов номинативного подсемейства. Если дальнейшая эволюция эндоскелетной фигуры на анальной площадке номинативного подсемейства *Trogidae* пойдет по пути дальнейшего сокращения линий “a”, “d” и “e”, то этот процесс может привести к образованию анальной площадки из 3 лопастей, внутри которых отсутствует эндоскелетная фигура. Таким образом могла образоваться анальная площадка, характерная для большинства родов *Bolboceratidae* (рис. 16-17), а в семействе *Scarabaeidae* у триб *Eupariini* и *Psammodiini* подсемейства *Aphodiinae* (рис. 24-25).

Семейство *Geotrupidae*. Строение эндоскелетной фигуры на анальной площадке известных видов этого семейства (рис. 13-19) позволяет легко идентифицировать представителей всех рецентных подсемейств. Для семейства в целом характерна редукция ветви “b”, которая (в отличие от видов *Trogidae*) никогда не бывает соединена с бороздкой, ограничивающей площадку снаружи. Следы соединения, которое, вероятно, было у “вида-основателя” семейства хорошо заметны только у рода *Tyrphaeus* Leach. (рис. 12). Как и у видов *Trogidae*, ветвь “e” также никогда не соединяется с наружной бороздкой, но у представителей подсемейства *Taurocerastinae* следы соединения либо этой ветви, либо еще одной ветви “g” сохранились на бороздке, ограничивающей анальную площадку снизу (рис. 9-10). Особенно хорошо следы этой ветви заметны у *Taurocerastes patagonicus* Philippi (рис. 9). [Каких-либо следов ветви “g” у видов *Trogidae* обнаружить не удалось – там эта ветвь отсутствует совершенно.] Очень сильно линии эндоскелетной фигуры редуцированы у видов монотипичного подсемейства *Lethrinae* (рис. 11). Для этого подсемейства характерна редукция ветви “f”, которая проявляется у отдельных родов внутри других подсемейств (смотри рис. 10 и 15).

Из трибы Chromogeotrupini описана личинка единственного вида *Typhaeus typhoeus* (Linnaeus). Она очень хорошо отличается от всех других представителей подсемейства, но, к сожалению, до тех пор, пока неизвестны личинки других родов, невозможно судить, насколько этот уникальный признак для трибы в целом. Строение фигуры на анальных площадках всех других известных родов Geotrupini показывают очень большую близость с фигурой, развитой у родов американской трибы Ceratotruperini (Howden, 1955; 1967; Ritcher 1966; Ritcher & Duff, 1971). Но внутри номинативной трибы подсемейства заметно отличается от других ее представителей личинка рода *Ceratophyus* Fischer von Waldheim. В связи с этим фактом можно поставить вопрос о правомерности включения *Ceratophyus* в состав номинативной трибы семейства. Для всех известных личинок рода (Ritcher & Duff, 1971; Николаев, 1975; Lumaret, 1984) характерна начавшаяся редукция ветви “d” – признак уникальный для семейства в целом.

Интересный признак, характеризующий одну из групп видов номинативного подрода (возможно весь номинативный подрод *Geotrupes*) – это ветвь “f”, прерванная близ нижнего края анальной площадки (рис. 15). Подобным образом эндоскелетная фигура “устроена” у *Geotrupes stercorarius* (Linnaeus), *G. spiniger* (Marshall), *G. jakowlewi* Semenov, *G. mutator* (Marshall), *G. baicalicus* Reitter (Гиляров, 1964; Николаев, 1980; Verdú, Galante, Lumaret & Cabrero-Sañudo, 2004). У видов других родов номинативной трибы подсемейства: *Anoplotrupes* Jekel, *Thorectes* Mulsant, *Trypocoprins* Motschulsky ветвь “f” достигает нижнего края анальной площадки и соединяется с бороздкой, ограничивающей эту площадку (Гиляров, 1964; Paulian & Lumaret, 1974; Verdú, Galante, Lumaret & Cabrero-Sañudo, 2004).

Семейство Bolboceratidae. Анальная площадка личинок всех родов семейства устроена очень просто, без следов эндоскелетной фигуры внутри лопастей. Для большинства родов характерна трехлопастная анальная площадка, подобная изображенной на рис. 16-17 (Ritcher, 1966; Howden, 1985; Verdú, Galante & Lumaret, 1998; Николаев, 2002). Эволюция анальной площадки Bolboceratidae (рис. 16-19) идет двумя путями. У личинок рода *Eucanthus* Westwood лопасти площадки подогнуты к анальному отверстию (рис. 18), примерно так же, как это происходит у современных Trogidae (рис. 5). [Возможно, плезиоморфное состояние признака – площадка, которая могла более или менее легко сворачиваться и разворачиваться, а апоморфия – постоянно “сомкнутая”.] У видов рода *Odonteus* Samouelle площадка редуцируется до двух небольших полосок сверху и снизу анального отверстия (рис. 19). Дальнейшая редукция площадки может привести к строению тергита, характерному для видов семейств Hybosoridae s. lato (с включением Ceratocanthinae в ранге подсемейства) и Glaphyridae. Признаки личинок Hybosoridae и Glaphyridae даны по работам: Медведев, 1952; Ritcher, 1966; Costa, Vanin & Casari-Chen, 1988; Grebennikov, Ballerio & Scholtz, 2002). [У личинок всех этих таксонов на анальном тергите каких либо следов анальной площадки не обнаружено, а анальное отверстие развито в виде поперечной щели, как у видов рода *Odonteus*.] Возможно, у личинок подсемейств Rutelinae и Dynastinae семейства Scarabaeidae сначала редуцировались только нижние лопасти, а верхняя – оставалась (рис. 2). [Анальное отверстие у видов этих групп развито в виде поперечной щели.]

Семейство Lucanidae. “Модификацией” версии “исчезновения” трехлопастной площадки путем ее сворачивания к анальному отверстию является строение анального тергита видов гребенчатоусых жуков (семейство Lucanidae), у которых постепенно редуцируется именно верхняя лопасть, а преимущественное развитие получают 2 нижние. Анальное отверстие при этом становится похожим на вертикальную щель (рис. 20-23). Округлые пятна более плотных участков хитина, развитые на нижних лопастях, возможно, аутапоморфия, характеризующая ряд “продвинутых” групп семейства.

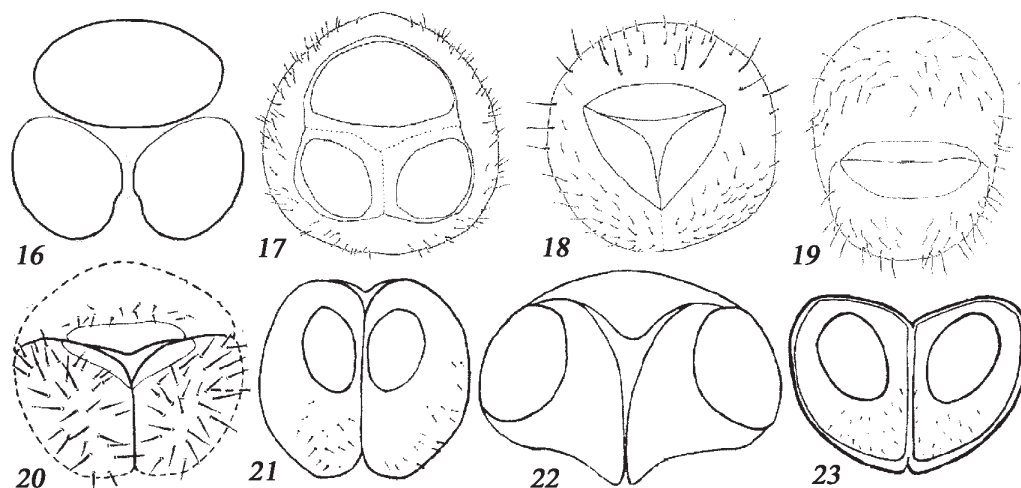


Рис. 16-23. Анальный тергит личинок Bolboceratidae (16-19) и Lucanidae (20-23): 16 - *Eubalbitus radaszkowskii* (Solsky); 17 - *Bolbelasmus bocchus* (Erichson); 18 - *Eucanthus lazarus* (Fabricius); 19 - *Odonteus armiger* (Scopoli); 20 - *Ceruchus piceus* Weber (Syndesinae: Ceruchini); 21 - *Synodendron rugosum* Mannerheim (Syndesinae: Sinodendrini); 22 - *Platycerus oregonensis* Westwood (Lucaninae: Platycerini); 23 - *Lucanus mazama* (LeConte) (Lucaninae: Lucanini). 20 - *Ceruchus piceus* Weber (Syndesinae: Ceruchini); 21 - *Synodendron rugosum* Mannerheim (Syndesinae: Sinodendrini); 22 - *Platycerus oregonensis* Westwood (Lucaninae: Platycerini); 23 - *Lucanus mazama* (LeConte) (Lucaninae: Lucanini). [По: Ritche, 1966; Николаев, 2002; Verdú et al., 2004].

Семейство Scarabaeidae (подсемейство Aphodiinae). В данной работе подсемейство Aphodiinae рассматривается как один из соподчиненных таксонов в составе семейства Scarabaeidae и принимается практически в том объеме, в котором его рассматривают в двух крупнейших сводках последнего времени (Ratcliffe, Jameson & Smith, 2002; Scholtz & Grebennikov 2005) – с включением в его состав на правах триб не только Aegialiini, но также и Aulonospemini, и Chironini, что принимается далеко не всеми авторами. Изучение личинок трех вышеназванных групп (Ritche, 1966; Cambefort, 1987; Paulian & Lumaret, 1975a; Huchet & Lumaret, 2002.) подтверждает правомерность этой точки зрения. Анальная площадка личинок всех родов подсемейства Aphodiinae устроена очень просто – она не более чем трехлопастная, без следов эндоскелетной фигуры внутри лопастей. Характерная для “примитивных” таксонов Aphodiinae трехлопастная площадка, превращается в двулопастную за счет слияния нижних лопастей. У ряда родов еще можно проследить место слияния нижних лопастей (рис. 27), но конечным результатом является двулопастная площадка, на нижней лопасти которой совершенно отсутствуют такие следы (рис. 26). Такая площадка характерна для Aulonospemini (Cambefort, 1987) и большинства видов Aegialiini (Stebnicka, 1977). Слияния всех трех лопастей в одну площадку, как это происходит у Omorginae (рис. 8) и ряда триб Scarabaeinae (рис. 30-31), в подсемействе Aphodiinae не описано. Трехлопастная площадка (рис. 24-25) характерна для видов триб Eurariini и Psammodiini (Ritche, 1966; Verdú & Galante, 1999). У известных личинок других триб площадка двулопастная (рис. 26-29). Лишь у немногих личинок Aegialiini на середине бороздки, ограничивающей нижнюю часть анальной площадки, наблюдаются выступы на месте слияния лопастей (Ritche, 1966: рис. 75). К сожалению, из иллюстраций, приводимых при описании личинки Chironini (Huchet & Lumaret, 2002), неясно были ли нижние лопасти анальной площадки разделены полностью или лишь частично (но очень глубоко).

Подсемейство Scarabaeinae s. str. Не более чем двулопастная анальная площадка сохранилась у личинок номинативного подсемейства Scarabaeidae (рис. 28-31). Несмотря на то, что, в отличие от видов Trogidae и Geotrupidae, анальная площадка личинок Scarabaeinae устроена проще, практически всегда внутри площадки обнаруживаются “остатки” эндоскелетной фигуры (рис. 28-31). У родов триб Scarabaeini, Canthonini, Sisyphini, Onthophagini и у многих родов Coprini площадка двулопастная (рис. 28-29); у Onitini и Oniticellini – сплошная (рис. 30-31). Поскольку анальный тергит многих живых личинок Scarabaeinae s. lato бывает сильно сморщенным, таким же он остается и при фиксации. Поэтому фигура из сильнее склеротированных участков плохо просматривается даже у живого экземпляра, а на фиксированных личинках это сделать еще труднее. Вероятно, именно из-за этого на рисунках, приводимых при описании личинок, зачастую очень трудно понять, где изображены части эндоскелетной фигуры, а где просто морщинки. (Смотри, например, описание и рисунки личинки *Phanaeus daphnis* Harold в работе: Edmonds & Halffter, 1972). Возможно, на строение этой структуры до сих пор обращается недостаточное внимание еще и потому, что форма тела личинки, строение усика и ротовых органов дают “хорошие признаки” для идентификации родов (Edmonds & Halffter, 1978).

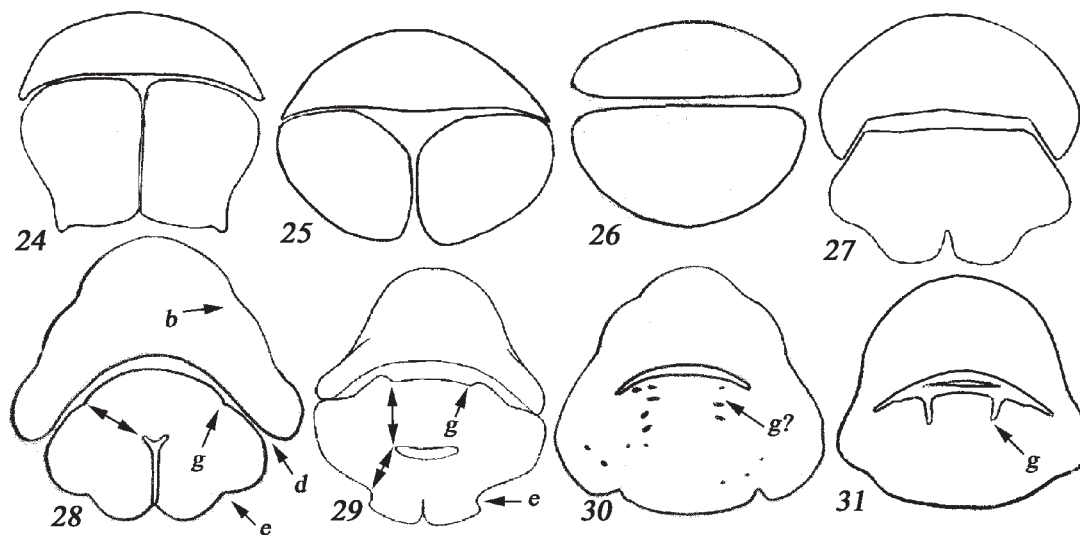


Рис. 24-31. Анальная площадка личинок Scarabaeidae (24-27 – Aphodiinae; 28-31 – Scarabaeinae): 24 - *Ataenius falli* Hinton, 25 - *Psammodyus oregonensis* Cartwright, 26 - *Aegialia abdita* (Nikritin), 27 - *Aphodius fimetarius* (Linnaeus), 28 - *Copris lunaris* (Linnaeus), 29 - *Cantochilum histeroides* (Harold), 30 - *Cheironitis eumenes* (Gebler), 31 - *Euoniticellus fulvus* (Goeze). [По: Matthews, 1963; Ritcher, 1966; Николаев, 1980; Николаев, Шиленков, 1982 и оригинал.]

Заслуживают упоминания некоторые особенности строения эндоскелетной фигуры (точнее, ее остатков) на анальной площадке у видов подсемейства Scarabaeinae, характерные только для этой группы. Ветвь “f”, обозначая место соединения нижних лопастей площадки, часто сохраняется в нижней лопасти двулопастной анальной площадки в трибах Scarabaeini, Coprini и Canthonini но она всегда прервана со стороны ануса (рис. 28). Иногда эта ветвь может быть прервана также и снизу (не соединена с бороздкой, ограничивающей площадку снизу) и сохраняться в виде бороздки только в центральной части нижней лопасти, например у *Scarabaeus radama* Fairmaire (Paulian & Lumaret, 1975b:

рис. 48). В верхней (ближней к анусу) части ветви “f” у видов Scarabaeini и некоторых Coprini наблюдаются остатки ветви “e” (рис. 28), причем интересно заметить, что они всегда направлены в сторону ветви “g”. Иногда (например, у *Sceliager hippias* Westwood) концы ветви “e” приближаются к ветви “g” очень близко (Forgie, Grebennikov & Scholtz, 2002: рис. 78). У видов Canthonini (рис. 29) ветвь “e” сохраняется в виде поперечной полоски с концами, направленными в сторону ветви “g” (рис. 28). Выступы с боковых сторон бороздки, ограничивающей анальную площадку снизу (рис. 28e), возможно, являются следами существовавшего когда-то слияния ветви “e” с бороздкой, ограничивающей площадку. Выступы бороздки в этом месте всегда хорошо заметны (рис. 28-31), а иногда, например у *Synapsis tmolus* (Fischer von Walheim) они очень глубоко вдаются внутрь нижней лопасти анальной площадки. Ветвь “g” (или ее остатки) очень хорошо заметны у многих видов трибы Oniticellini (рис. 31).

Таким образом, анальные площадки видов Scarabaeidae (особенно подсемейства Scarabaeinae) показывают очень большое сходство строения этой структуры с видами Trogidae и особенно Geotrupidae. Эти три таксона, по моему мнению, составляют одну филетическую линию в надсемействе. (Они не могут быть сочленами одной филетической линии только в случае, если этот признак является апоморфией для надсемейства в целом.)

Подсемейства Rutelinae, Dynastinae и Cetoniinae s. lato. Как уже упоминалось выше, на анальном тергите личинок у представителей двух первых подсемейств развиты структуры, которые, возможно, являются “остатками” эндоскелетной фигуры, развитой на верхней лопасти трехлопастной площадки (рис. 2). У видов Cetoniinae эта фигура редуцируется полностью и не удается обнаружить никаких ее следов.

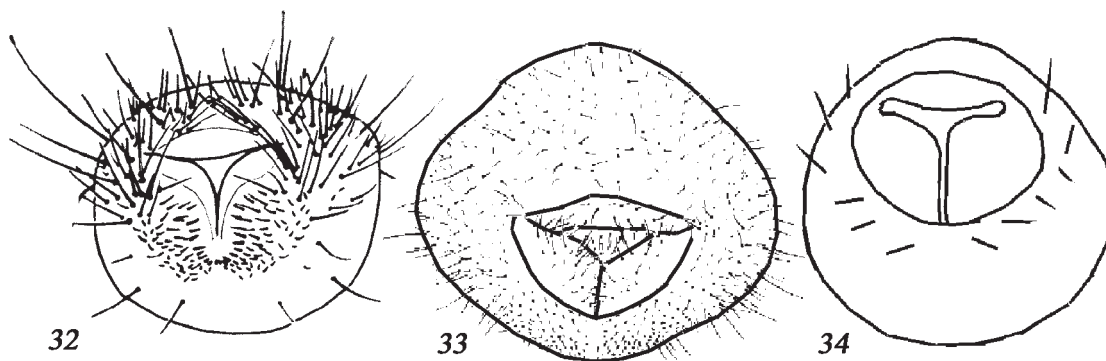


Рис. 32-34. Анальный тергит личинок Scarabaeidae (32-33) и Passalidae (34): 32 - *Hybalus rotroi* Petrovitz (Orphninae), 33 - *Promacrus bimucronatus* (Pallas) (Euchirinae), 34 - *Passalus plicatus* Percheron. [По: Paulian & Lumaret, 1982; Costa, Vanin & Casari-Chen, 1988; Lumaret & Tauzin, 1992.]

Подсемейства Orphninae, Euchirinae и Melolonthinae. Площадка на анальном тергите личинок у представителей этих подсемейств (рис. 32-33), возможно, сворачивается к анальному отверстию, подобно тому, как это происходит у видов семейства Pleocomidae (рис. 1), Trogidae (рис. 3-5) или Passalidae (рис. 34). Анальное отверстие (рис. 32-33) при этом становится трехлучевым и остается таким у большинства таксонов, за исключением всех представителей трибы Melolonthini, у родов которой процесс преобразования трехлучевого анального отверстия в поперечную щель, скорее всего, происходит как аутапоморфия.

Возможно, сходство в строении анальных площадок Pleocomidae (рис. 1), Orphninae (рис. 32) и ряда пластинчатоусых жуков групп pleurosticti (рис. 33) является синапоморфией –

то есть отражает родство этих таксонов, а не является лишь результатом аналогично протекающего процесса в нескольких филетических линиях надсемейства (то есть аутопоморфиями для Pleocomidae и таксонов, включаемых ныне в Scarabaeidae).

В целом, строение анальной площадки у видов семейства Scarabaeidae показывает возможность относительно давнего времени разделения семейства на два кладона. В один входят Aphodiinae и Scarabaeinae; в другой - все другие подсемейств, включаемых в настоящее время в состав Scarabaeidae. Анализ данных ДНК, приводимый в работе Ф. Окампо и Д. Хэкса (Ocampo & Hawks, 2006) показывает бóльшую близость подсемейств Orphninae, Euchirinae и Melolonthinae к семействам Glaphyridae, Ochodaeidae и Hybosoridae, чем к подсемействам Aphodiinae и Scarabaeinae. На мой взгляд это убедительное свидетельство полифилии семейства Scarabaeidae в принимаемом ныне объеме (Scholtz & Grebennikov, 2005; Löbl & Smetana, 2006).

Эти факты позволяют поставить вопрос о выделении из состава Scarabaeidae нового семейства, оставив в составе Scarabaeidae лишь номинативное подсемейство и все группы, рассмотренные выше как представители Aphodiinae. Наиболее близкими группами семейства Scarabaeidae в “оставшемся” объеме являются, по моему мнению, семейства Geotrupidae и Trogidae. Сейчас я считаю одинаково “правомерными” системы, в которых группы (Geotrupidae и Trogidae) либо входили на правах соподчиненных таксонов в одно семейство (Scarabaeidae s. lato), либо наиболее дробную систему, которая принята в настоящее время (Scholtz & Grebennikov, 2005; Löbl & Smetana, 2006).

Семейство Ochodaeidae. До сих пор была известна единственная личинка этого семейства (Carlson & Ritcher, 1974). Строение анального тергита личинки *Pseudochodaeus estriatus* (Schaeffer) показывает, что трехлучевая анальная площадка, вероятно, сомкнулась вокруг анального отверстия (рис. 35). Нижние лопасти площадки выглядят значительно более крупными, чем верхняя лопасть – то есть в этом семействе наблюдаются те же тенденции, что и у гребенчатоусых жуков (семейство Lucanidae) (смотри рис. 22).

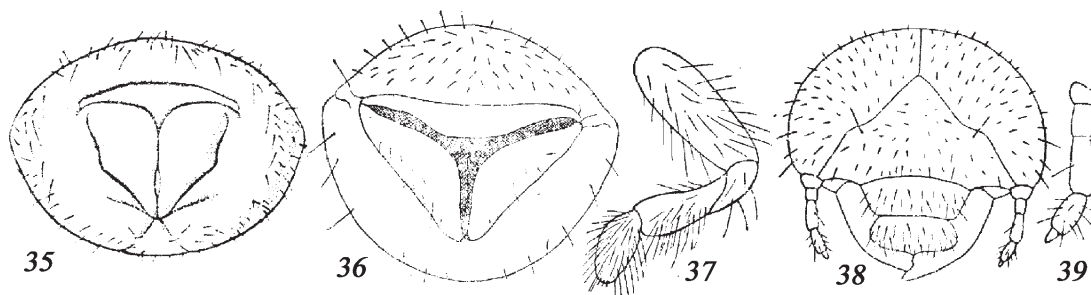


Рис. 35-39. Особенности строения личинок Ochodaeidae (35-36 анальный тергит; 37 - передняя нога; 38 – голова; 39 - усик): 35 - *Pseudochodaeus estriatus* (Schaeffer), 36-39 - *Ochodaeus chrysomeloides* (Schrank). [По: Медведев, 1952; Carlson & Ritcher, 1974.]

Анализ личинки, ошибочно описанной С.И. Медведевым (1952) как *Trox sabulosus* (Linnaeus), позволяет идентифицировать ее как представителя семейства Ochodaeidae (рис. 37-39). В европейской части России, откуда происходят материалы, встречаются виды двух родов семейства: *Codocera* Eschscholtz и *Ochodaeus* Dejan. Более вероятно, что личинка является представителем типового вида рода - *Ochodaeus chrysomeloides* (Schrank), который в Европе далее других видов Ochodaeidae проникает на север.

Монотипичный североамериканский род *Pseudochodaeus* Carlson & Ritcher отнесен к подсемейству Chaetocanthinae Sholtz (in Scholtz, d'Hotman, Evans & Nel, 1988). Поскольку личинки относятся к разным подсемействам Ochodaeidae, считаю возможным повторить приведенные при описании личинки типового рода семейства рисунки (рис. 37-39) и отметить некоторые особенности, по которым отличаются личинки подсемейств. Верхняя лопасть анальной площадки личинки Ochodaeinae практически не отличается от боковых лопастей, что можно считать плезиоморфным состоянием признака. На лапках передних ног отсутствует коготок - апоморфное состояние признака.

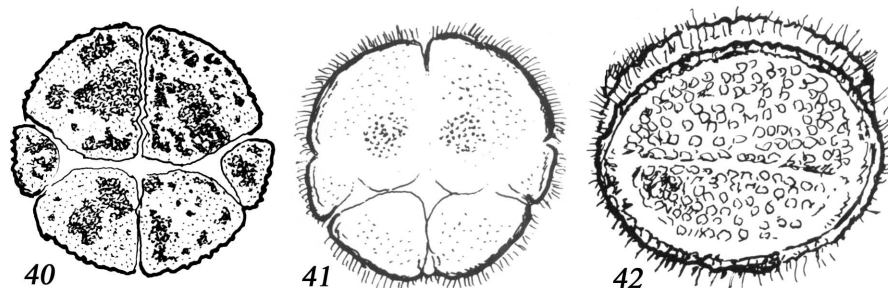


Рис. 40-42. Особенности строения вершины анального сегмента личинок жужелиц подсемейства Paussinae. [По: Luna de Carvalho, 1991.]

В заключение считаю интересным обратить внимание на поразительное сходство в строении анальной площадки у личинок ряда таксонов надсемейства пластинчатоусых жуков и у личинок жужелиц подсемейства Paussinae (подотряд Aderphaga: семейство Carabidae) (рис. 40-43). На основании только этого сходства, безусловно, нельзя делать вывод о родственных отношениях между таксонами, но, возможно, этот факт поможет понять сколь “экзотический” образ жизни мог вести “вид-основатель” надсемейства Scarabaeoidea.

Выводы. Строение анального стернита личинок Scarabaeoidea может использоваться как один из диагностических признаков для выявления родственных отношений между таксонами надсемейства. Для “вида-основателя” надсемейства Scarabaeoidea была характерна трехлучевая анальная площадка. Проверить правильность одной из гипотез о степени сложности строения анальной площадки у “вида-основателя” надсемейства Scarabaeoidea можно с помощью данных анализа ДНК представителей большинства семейств пластинчатоусых жуков. Если построенная на основании этих данных кладограмма в значительной степени повторит кладограмму, приведенную в работе К. Шольца и С. Чауна (Scholtz & Chown, 1995), то это будет аргументом в пользу сложного строения анальной площадки уже у “вида-основателя” надсемейства и подтверждением правильности основных данных полученных этими авторами. Если же кладограмма покажет большую близость семейств со сложно устроенной площадкой (семейства Trogidae и Geotrupidae) с подсемейством Scarabaeinae (возможно, также и с Aphodiinae) семейства Scarabaeidae, то филогения надсемейства должна быть радикально пересмотрена. Близость именно этих таксонов получена в результате анализа ряда признаков надсемейства, проведенных мною ранее (смотри кладограмму в работе: Николаев, 1995).

Если в системе надсемейства выделять более 3-4 филетических линий в ранге семейств (то есть рассматривать в статусе семейств Bolboceratidae, Geotrupidae, Trogidae, Hybosoridae, Ochodidae и Glaphyridae), из состава собственно Scarabaeidae должны быть выделены несколько подсемейств, которые рассмотрены ниже как представители самостоятельного семейства. Согласно правилам зоологической номенклатуры это семейство должно называться Cetoniidae (Николаев, 2007).

В составе Scarabaeidae s. str. должны быть “оставлены” только виды подсемейства Scarabaeinae и Aphodiinae. В состав семейства должны быть также включены трибы Aulonocnemini, Aegialiini и Chironini. Ранг последних трех таксонов должен быть уточнен (являются ли они группами равного ранга с Aphodiini, Eupariini и Psammodiini, или должны входить в состав Aphodiinae на правах триб).

Систематическое положение подсемейств Dynatorpodinae (с трибой Thinorycterini) и Eremazinae остается неясным. Первые два таксона я сближал с семейством Hybosoridae (Николаев, 1999). Возможно, эти группы следует рассматривать как 2-3 самостоятельных семейства. Ниже приводятся диагнозы семейств.

Семейство Scarabaeidae Latreille, 1802

Состав: только группы, включаемые ныне в состав подсемейств Scarabaeinae и Aphodiinae, а также таксоны Aulonocnemini, Aegialiini и Chironini, которые либо включаются в состав Aphodiinae (Scholtz & Grebennikov, 2005), либо рассматривается в ранге подсемейств Scarabaeidae (Löbl & Smetana, 2006).

Диагноз: усики не более чем 9-члениковые с 3-члениковой булавой; все дыхальца брюшка находятся на мембране между тергитами и стернитами; крылья с двойной радиальной жилкой в дистальной части; на анальном тергите личинки развита анальная площадка, ограниченная склеротированной бороздкой.

Семейство Cetoniidae Leach, 1815

Состав: все группы, включаемые ныне в состав подсемейств: Aclopiinae, Allidiostomatinae, Cetoniinae (включая Valgini), Dynastinae, Euchirinae, Melolonthinae (включая Hopliinae, Sericinae, Pachydeminae, которые, на мой взгляд, заслуживают статуса подсемейств) Orphninae, Pachypodinae и Rutelinae, (Scholtz & Grebennikov, 2005; Löbl & Smetana, 2006).

Диагноз: число члеников усика может достигать 10; число члеников булавы усика часто превышает 3; все дыхальца брюшка лишь очень редко расположены на мембране между тергитами и стернитами, чаще всего несколько последних пар дыхалец смещаются на стернит; радиальная жилка в дистальной части крыла одинарная; анальный тергит личинки без анальной площадки.

Литература

Гиляров М.С., 1964. Определитель обитающих в почве личинок насекомых. Наука. М.: 1-920.

Медведев С.И., 1952. Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР. *Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом Академии наук СССР.* 47: 1-344.

Медведев С.И., Николаев Г.В., 1972. Описание преимагинальных стадий жуков родов *Trox* F. и *Lethrus* Scop. (Coleoptera: Lamellicornia) и заметки об их биологии - *Энтомолог. обзор.* 51: 617-624

Николаев Г.В., 1972. Описание личинок двух видов пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae). *Тр. КазНИИЗР, Алма-Ата,* 11: 28-30.

Николаев Г.В., 1975. Описание личинки жука *Ceratophyus polyceros* (Pall.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Энтомолог. обзор.* 54 (3): 606-608.

Николаев Г.В., 1980. Описание личинок трех видов пластинчатоусых (Coleoptera, Scarabaeidae) из Казахстана. *Насекомые Казахстана: Труды Ин-та зоолог. АН КазССР. Алма-Ата,* 39: 113-115.

Николаев Г.В., 1995. Материалы к систематике подсемейства Ochodaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Зоол. журн.* 74 (8): 72-82.

Николаев, 1999. Материалы к систематике пластинчатоусых жуков подсемейства Hybosorinae (Coleoptera, Scarabaeidae) с выделением новой трибы для четырех монотипичных родов из Южной Америки и описанием новых таксонов из нижнего мела Забайкалья. *Tethys Entomological Res.* 1: 173-182.

Николаев Г.В., 2002. Описание личинки рода *Eubolbitus* Reitter (Coleoptera, Scarabaeidae, Bolboceratinae). *Евразийский энтомологический журнал.* 1(2): 207-209.

Николаев Г.В., 2007. Мезозойский этап эволюции пластинчатоусых (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea). Алматы: 1-222.

Николаев Г.В., Шиленьков В.Г., 1982. Описание личинки *Aegialia* (Psammoporus) abdita (Nikr.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Насекомые Монголии. Л., 8:* 290-293.

Baraud J., 1985. Coleopteres Scarabaeoidea, Faune du Nord de l'Afrique, du Maroc au Sinai. *Encyclopedie Entomologique*, 46. Lechevalier, Paris. P. 1-651.

Baker C. W., 1968. Larval taxonomy of the Trogidae in North America with notes on biologies and life histories (Coleoptera: Scarabaeidae). *United States National Museum Bulletin* 279: 79.

Baraud J., 1985. Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique du Maroc au Sinai. *Encyclopédie Entomologique* 46. Éditions Lechevalier. Paris: 1-651.

Balthasar V., 1963. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region, I. Allgemeiner Teil; systematischer Teil: Scarabaeinae, Coprinae. - *Prag:* 1-391.

Cambefort Y., 1987. Insectes Coléoptères Aulonocnemidae. - *Faune de Madagascar* 69: 1-87.

Costa C., Vanin, S.A. & Casari-Chen S.A., 1988. Larvas de Coleoptera do Brasil. *Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo:* 1-282.

Edmonds, W.D. & Halffter G., 1972. A taxonomic and biological study of the immature stages of some New World Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *An. Esc. nac. Cienc. biol., Mex.* 19: 85-122.

Edmonds, W.D. & Halffter G., 1978. Taxonomic review of immature dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology*, 3: 307-331.

Forgie S.A., Grebennikov V.V. & Scholtz C.H., 2002. Revision of *Sceliages* Westwood, a millipede-eating genus of southern African dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Invertebrate Systematics*, 16: 931-955.

Grebennikov V.V., Ballerio A. & Scholtz C.H., 2002. Larva and pupa of *Cyphopisthes descarpentrii* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Ceratocanthidae) and their phylogenetic implications. - *Australian Journal of Entomology* 41: 367-374.

Howden H.F., 1955. Biology and taxonomy of North American beetles of the subfamily Geotrupinae with revisions of the genera *Bolbocerosoma*, *Eucanthus*, *Geotrupes* and *Pelotrupes* (Scarabaeidae). *Proceedings of the United States Natural Museum* 104: 151-319.

Howden H.F., 1967. Mexican Geotrupinae: a new species of *Geotrupes* and description of the larva of *Ceratotrupes* (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist* 99: 1003-1007.

Howden H.F., 1985. A revision of the Australian beetle genera *Bolboleaus* Howden, Cooper, *Blackbolbus* Howden, Cooper, and *Bolborhachium* Boucomont (Scarabaeidae: Geotrupinae). *Australian Journal of Zoology (Suppl. Ser)* 111: 1-179.

Howden H.F. & Peck S.B., 1982. Larval and adult characters of *Frickius* Germain, its relationship to the Geotrupini, and a phylogeny of some major taxa in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *Canadian Journal of Zoology* 60 (11): 2713-2724.

Howden H.F. & Peck S.B., 1987. Adult habits, larval morphology, and phylogenetic placement of *Taurocerastes patagonicus* Philippi (Scarabaeidae: Geotrupinae). *Canadian Journal of Zoology* 65: 329-332.

Howden H.F. & Ritcher P.O., 1952. Biology of *Deltotilum gibbosum* (Fab.) with description of the larva. *The Coleopterists Bulletin* 6 (4): 53-57.

Huchet, J.-B., 2000. Scission du genre *Chiron* Mac Leay, 1819 et description de deux nouveaux genres de la famille des Chironidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). - *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 36 (1): 3-28.

Huchet J.-B. & Lumaret J.-P., 2002. The larva of *Chiron senegalensis* Hope, Westwood, 1845 and comments on relationships with other Scarabaeoidea (Coleoptera: Chironidae). *European Journal of Entomology* 99 (3): 363-372.

Lumaret J.-P., 1984. Description de la larve de *Ceratophyus hoffmannseggii* Fairmaire et position taxonomique du genre (Coleoptera: Geotrupidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 20: 283-289.

Lumaret J.-P. & Tazuin P., 1992. Le genre *Propomacrus* Newman, 1837. Données biologiques et morphologie larvaire (Coleoptera: Scarabaeoidea: Euchiridae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)* 9: 173-180.

Jameson M.L. & Ratcliffe B.C., 2002. Series Scarabaeiformis Crowson 1960 (=Lamellicornia), Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802, Introduction. *CRC Press, Boca Raton, American Beetles, V(2):* 1-5.

Löbl I. & Smetana A. (ed.), 2006. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. *Stenstrup, Apollo Books, 3: 1-690.*

Luna de Carvalho L., 1991. Revisão do estudo das larvas de Carabídeos Paussinae e de subfamílias afins (Coleoptera: Adaphaga). *Elytron. 5: 287-310.*

Matthews E.G., 1963. Description of the larva and pupa of *Cantochilum histeroides* (Harold) with notes on its biology (Coleoptera: Scarabaeidae). *Coleopterists' Bulletin, 17: 110-116.*

Ocampo F.C. & Ballerio A., 2006. 4. Catalog of the subfamilies Anaidinae, Ceratocanthinae, Hybosorinae, Liparochrinae, and Pachyplectrinae (Coleoptera: Scarabaeoidea). In Ocampo F.C. Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Bull. Univ. Nebraska State Mus. V(19): 178-209.*

Ocampo F.C. & Hawks D.C., 2006. 2. Molecular phylogenetics and systematic placement of the family Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea). In Ocampo F.C. Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Bull. Univ. Nebraska State Mus. 19: 7-12.*

Paulian R. & Baraud J., 1982. Lucanoidea et Scarabaeoidea. *Faune des Coléoptères de France, II. Éditions Lechevalier, Paris: 1-477.*

Paulian R. & Lumaret J.-P., 1974. Les larves des Coléoptères Scarabaeidae: 3. Le sous-genre *Thorectes* des *Geotrupes*. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.) 10: 963-968.*

Paulian R. & Lumaret J.-P., 1975a. Les larves des Scarabaeidae: 4. Le genre *Aulonocnemis* Schaufuss (Coleoptera). *Bulletin de la Société entomologique de France 79: 233-240.*

Paulian R. & Lumaret J.-P., 1975b. Les larves des Scarabaeidae: 5. Les genres *Scarabaeus* Linnaeus et *Sisyphus* Latreille [Col.]. *Bulletin de la Société entomologique de France 80: 53-75.*

Ratcliffe B.C., Jameson M.L. & Smith A.B.T., 2002. Scarabaeidae Latreille 1802, chapter 34. *American Beetles, CRC Press, Boca Raton. 2: 39-81.*

Ritcher P.O., 1966. White grubs and their allies. A study of North American Scarabaeoid larvae. *Corvallis, Oregon. Studies in entomology. 4: 1-219.*

Ritcher P.O. & Duff R., 1971. A description of the larva of *Ceratophyus gopherinus* Cartwright with a revised key to the larvae of North American Geotrupini and notes on the biology. *The Pan-Pacific Entomologist 47: 158-163.*

Scholtz C.H. & Browne J., 1996. Polyphyly in the Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea): a case for a new family. *Jour. Nat. History. 30: 597-614.*

Scholtz C.H., Browne J. & Kukalová-Peck J., 1994. Glaresidae, archaeopteryx of the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 19: 259-277.

Scholtz C.H. & Chown S.L., 1995. The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. *Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa. I:* 355-374

Scholtz C. & Grebennikov V.V., 2005. 12. Scarabaeiformia. *Handbook of Zoology V. IV Arthropoda: Insecta. Part 38. Coleoptera, Beetles. 1: Morphology and Systematics. Berlin New York:* 345-425.

Scholtz C.H., D'Hotman D., Evans A.V. & Nel A., 1988. Phylogeny and systematics of the Ochodaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). - *Journ. ent. Soc. South Afr.* 51 (2): 207-240.

Scholtz, C.H., D'Hotman D. & Nel A., 1987. Glaresidae, a new family of Scarabaeoidea (Coleoptera) to accommodate the genus *Glaresis* Erichson. *Systematic Entomology* 12: 343-354.

Stebnicka Z. 1977. A revision of the World species of the tribe Aegialiini (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *Acta Zool. Cracov.* 22(11): 398-505.

Verdú J.R. & Galante E., 1999. Larvae of *Ataenius* (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae): generic characteristics and species description. *European Journal of Entomology* 96: 57-68.

Verdú J.R., Galante E. & Lumaret J.-P., 1998. Description de la larve de *Bolbelasmus bocchus* (Erichson) et position systématique du genre (Coleoptera: Geotrupidae: Bolboceratinae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 34: 245-251.

Verdú J.R., Galante E., Lumaret J.-P. & Cabrero-Sañudo F.J., 2004. Phylogenetic analysis of Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) based on larvae. *Systematic Entomol. Fr. (N.S.)*, 29: 509-523.

Summary

Nikolajev G. V. The tendencies in change of larval anal tergite in the Scarabaeoidea (Coleoptera).

The structures of larval anal tergite of Scarabaeoidea were studied. On the base of their's characters is established that family Scarabaeidae is a polyphyletic group. The subfamilies Aclopininae, Allidiostomatinae, Cetoniinae, Dynastinae, Euchirinae, Melolonthinae (including Hopliinae, Sericinae, Pachydeminae, wich, in my opinion, merits the subfamily rank), Orphninae, Pachypodinae and Rutelinae are considered as separate family Cetoniidae Leach, 1815. Diagnosis of this family is given. Cetoniidae is probably close related to Pleocomidae.

A larvae of the *Ochodaeus chrysomeloides* (Schrank) is identified.

Резюме

Николаев Г.В. Тақтамқатты Қоқыздар (Coleoptera, Scarabaeoidea) дернқілдерінің анальды тергиттерінің Қзгеруі.

Scarabaeoidea дернқілдерінің анальды тергиттерінің Қзгеруі зерттелген, осы сипаттамалар нқижесінде Scarabaeidae тққымдасының полифилитикалық тобы болып табылатыны анықталды.