

УДК 595.765:576.2

© 1998 г. Г.Ю.ЛЮБАРСКИЙ

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ PHALACRIDAE

Phalacridae – слабо изученная группа мелких (1,5 – 4 мм) жуков, распространенных во всех зоогеографических областях. Имаго *Phalacridae* питаются пыльцой цветов, входя в обширную экологическую группу палинофагов. Личинки развиваются в завязях тех растений, на которых встречаются имаго.

Функциональная морфология *Phalacridae* не изучена. Не установлена связь признаков, выделяемых в диагностике родов и видов, с адаптивными задачами, решаемыми в рамках этих таксонов, не изучено мерономическое строение и система жизненных форм группы. Чтобы выяснить эти вопросы, необходимо вникнуть в биологию семейства.

Крупные поедатели пыльцы и нектара, вроде *Alleculidae* и бронзовок, питаются преимущественно на крупных цветках, на которых для них достаточно места. Сев на лепестки цветка, жук выедает его генеративные органы. Мелкие жуки, в частности, *Phalacridae*, часто питаются на более мелких цветках. Однако на крупных цветках они выбирают иной способ питания, чем крупные палинофаги. Из-за мелких размеров жук с лепестка не дотягивается до пыльников и для нормального питания должен сесть непосредственно на тычинки.

Сев на поверхность, образованную совокупностью пыльников или на лепесток, жук начинает питаться. Пыльцевые зерна заключены в прочную оболочку, поэтому чтобы их отрывать и разгрызть, жук должен приложить довольно значительные усилия. Для приложения этих усилий необходима прочная фиксация тела на цветке и отсутствие деформаций тела. Способ фиксации мы рассмотрим чуть позже, а сейчас остановимся на передаче фиксирующего усилия от точки фиксации к точке приложения силы – ротовому аппарату.

Основной проблемой при этом является избежание затрат энергии на деформацию структур тела и повреждения внутренних органов в связи с деформацией, то есть создание жесткой, недеформируемой пластины, обеспечивающей возможность передачи фиксирующего усилия между ротовым аппаратом и зацепом задних ног.

Сидя на цветке, жук цепляется за тычинки коготками на лапках. При питании, то есть отрыве и разгрызании пыльцевого зерна, возникает сила, препятствующая отделению частицы пищи (рис. 1), направленная вперед и вниз. Компенсировать составляющую этой силы, направленную вперед, должны задние лапки, которые крепко вцепляются в тычинки или другие органы цветка и удерживают тело жука неподвижным, а составляющую, направленную вниз, компенсирует сила реакции опоры.

Когда жук прочно фиксируется и пытается оторвать пыльник, возникает сила, деформирующая (растягивающая) тело. Основными точками приложения этой силы будет голова с ротовыми органами и задние лапки, фиксирующие тело на цветке. После отрыва пыльцевого зерна возникает отдача, равная по силе прежнему растяжению тела. Эта отдача приводит к резкому прижиманию головы и переднегруди к остальным частям тела, относительно неподвижным. Происходит удар заднего края переднегруди о передний край средне- и заднегруди и сжатие этих структур. Для компенсации таких нагрузок полезно иметь специализированную морфоструктуру (рис. 2).

Усилие от коготков и шпор задних голеней передается по задней голени на бедро. Бедро у *Phalacridae* мощные, с сильными мускулами, способными удерживать бедро в согнутом положении, передавая при этом силу на задние тазики. Задние тазики сильно поперечные и неподвижно соединены с заднегрудью. Таким образом, нагрузка с ноги передается заднегруди. Ширина тазиков позволяет передавать эту нагрузку всей задней поверхности заднегруди равномерно.

Заднегрудь *Phalacridae* продолжается вперед выступом, который часто разделяет средние тазики и плотно смыкается с выступом переднегруди, разделяющим передние тазики (рис. 2, 4). При таком способе сочленения передне- и заднегруди усилие с задних лапок через элементы ног и заднегрудь передается на переднегрудь через переднегрудной выступ. Выступ этот очень мощный, толстый, расширяющийся к нижней поверхности, как перевернутый рельс. По этому выступу усилие передается не на всю переднегрудь, что могло бы затруднить

движение передних тазиков и передних ног в целом, а непосредственно в переднюю часть переднегруди, к претулье, откуда усилие достигает основания мандибул. Происходит это потому, что выступ переднегруди начинается у самого основания переднегруди, проходит над средней её частью, затем между передними тазиками, причем выше, чем расположены тазиковые впадины, и обычно заходит на передние тазиковые впадины, где и контактирует с выступом заднегруди.

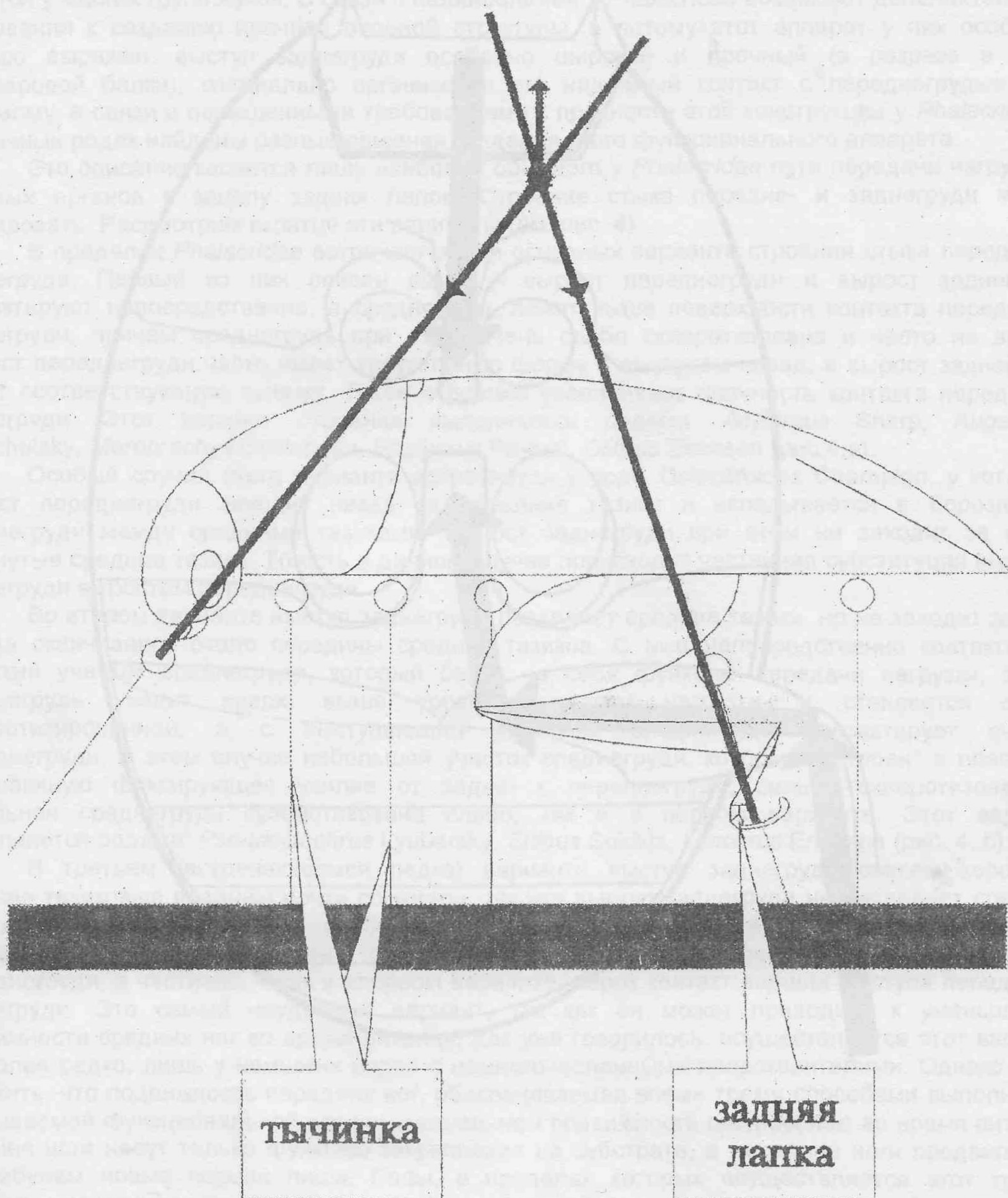


Рис.1. Схема сил, действующих на жука при отрыве пыльцевого зерна

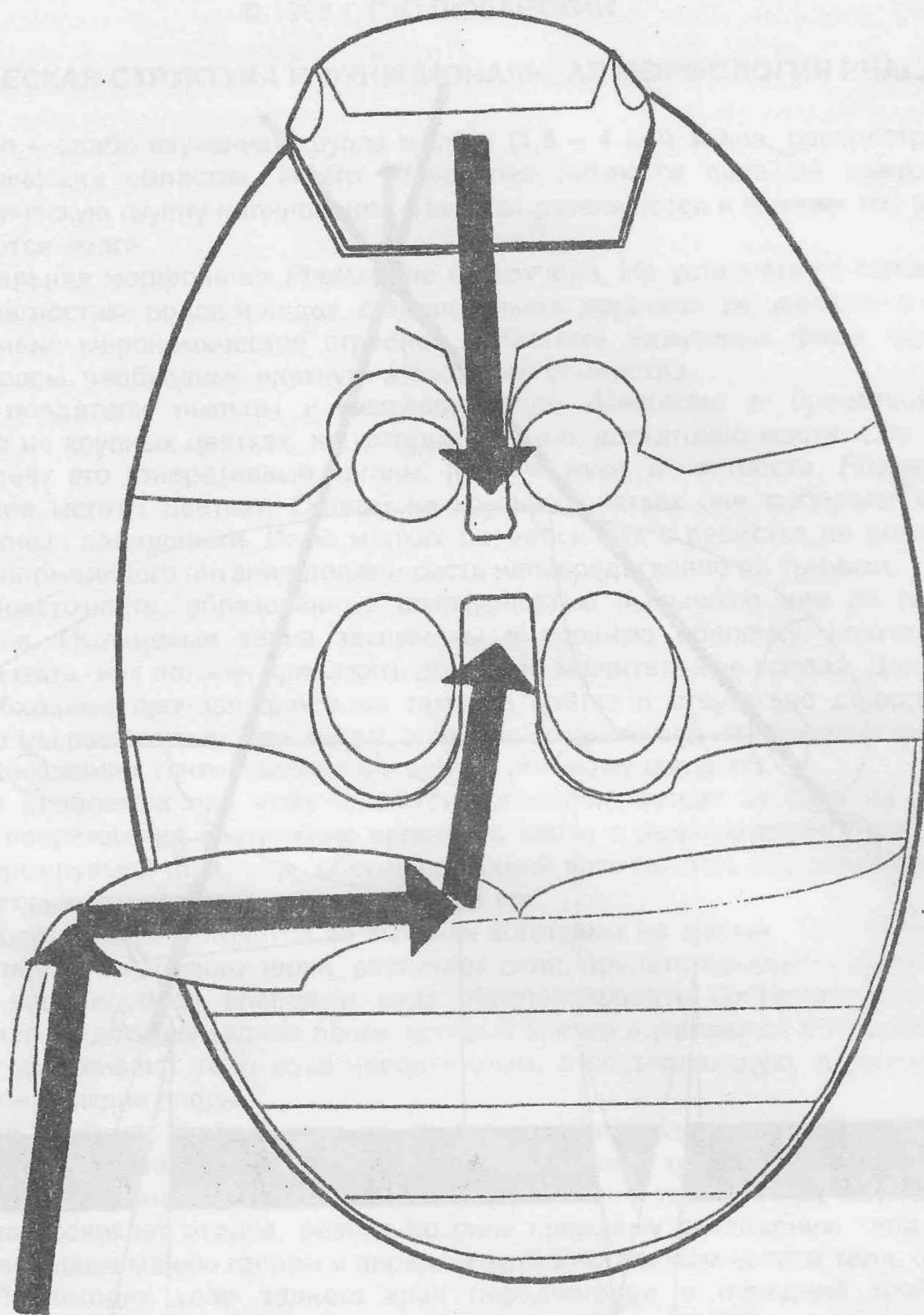


Рис.2. Схема нижней стороны жука из семейства *Phalacridae*, на которой видно расположение линий передачи напряжений

Таким образом, по всей нижней поверхности тела жука проходит мощная сильно хитинизированная пластина (рис. 3), принимающая на себя нагрузки, возникающие при отрыве и разгрызании пищи. Поскольку жуку необходимо сохранять подвижность передних и средних ног, нагрузку следует передавать, минуя по возможности передние и средние тазики. Это и достигается с помощью описанных выростов передне- и заднегруди, которые располагаются над плоскостью, в которой крепятся передние и средние тазики. Конечно, такая жесткая структура полезна не только при питании пылью. Необходимость создания жесткой опорной пластины возникает и для защиты от всевозможных повреждений, и в такой функции она имеется у многих групп жуков. В связи с палинофагией у *Phalacridae* возникают дополнительные требования к созданию прочной опорной структуры, и потому этот аппарат у них особенно хорошо выражен: выступ заднегруди особенно широкий и прочный (в разрезе в виде двутавровой балки), специально организован его надежный контакт с переднегрудью. Повидимому, в связи с повышенными требованиями к прочности этой конструкции у *Phalacridae* в различных родах найдены разные решения создания этого функционального аппарата.

Это описание касается лишь наиболее обычного у *Phalacridae* пути передачи нагрузки с ротовых органов к зацепу задних лапок. Строение стыка передне- и заднегруди может варьировать. Рассмотрим вкратце эти варианты (см. рис. 4).

В пределах *Phalacridae* встречается три основных варианта строения стыка передне- и заднегруди. Первый из них описан выше — вырост переднегруди и вырост заднегруди контактируют непосредственно, а среднегрудь лежит выше поверхности контакта передне- и заднегруди, причем среднегрудь при этом очень слабо склеротизована и часто не видна. Вырост переднегруди часто имеет треугольную форму с выступом назад, а вырост заднегруди имеет соответствующую выемку. Такое строение увеличивает прочность контакта передне- и заднегруди. Этот вариант строения выполняется родами: *Acylomus* Sharp, *Augasmus* Motschulsky, *Merobrachys* Guillebeau, *Phalacrus* Paykull, *Olibrus* Erichson (рис. 4, а).

Особый случай этого варианта встречается у рода *Ochrolitoides* Champion, у которого вырост переднегруди заходит назад за передние тазики и вкладывается в борозду на среднегрудь между средними тазиками. Вырост заднегруди при этом не заходит за почти сомкнутые средние тазики. То есть в данном случае происходит частичная субституция выроста заднегруди выростом переднегруди.

Во втором варианте выступ заднегруди разделяет средние тазики, но не заходит за них, иногда оканчиваясь около середины средних тазиков. С ним непосредственно контактирует короткий участок среднегруди, который берет на себя функцию передачи нагрузки, затем среднегрудь уходит вверх, выше уровня передачи нагрузки, и становится слабо склеротизированной, а с выступающим участком среднегруди контактирует выступ переднегруди. В этом случае небольшой участок среднегруди, который "встроен" в пластину, передающую фиксирующее усилие от задне- к переднегрудь, сильно склеротизован, а остальная среднегрудь склеротизована слабо, как и в первом варианте. Этот вариант выполняется родами: *Pseudolitochrus* Lyubarsky, *Stilbus* Seidlitz, *Litochrus* Erichson (рис. 4, б).

В третьем (встречающемся редко) варианте выступ заднегруди совсем короткий, средние тазиковые впадины почти сомкнуты, так что выступ заднегруди не разделяет средние тазики. Среднегрудь обычно слабо склеротизована. Нагрузка в этом случае частично передается через мощный кант, охватывающий средние тазиковые впадины, к выступу переднегруди, а частично, — как и в первом варианте, через контакт вершин выступа передне- и заднегруди. Это самый неудобный вариант, так как он может приводить к уменьшению подвижности средних ног во время питания. Как уже говорилось, осуществляется этот вариант наиболее редко, лишь у немногих родов с немногочисленными представителями. Однако надо заметить, что подвижность передних ног, обеспечиваемая всеми тремя способами выполнения описываемой функциональной задачи, важнее, чем подвижность средних ног: во время питания средние ноги несут только функцию закрепления на субстрате, а передние ноги продвигают к мандибулам новые порции пищи. Роды, в пределах которых осуществляется этот третий вариант, распространены преимущественно в Ориентальном регионе, так что наблюдать их в природе не было возможности. Можно предположить, что они питаются несколько иным образом, чем прочие роды, так что обычное для подавляющего большинства *Phalacridae* устройство заднегруди у них несколько видоизменяется. Надо заметить, что роды, выполняющие этот вариант, относятся к самому крупному в семействе размерному классу: *Grouvelleus* Guillebeau, *Lititarsus* Champion.

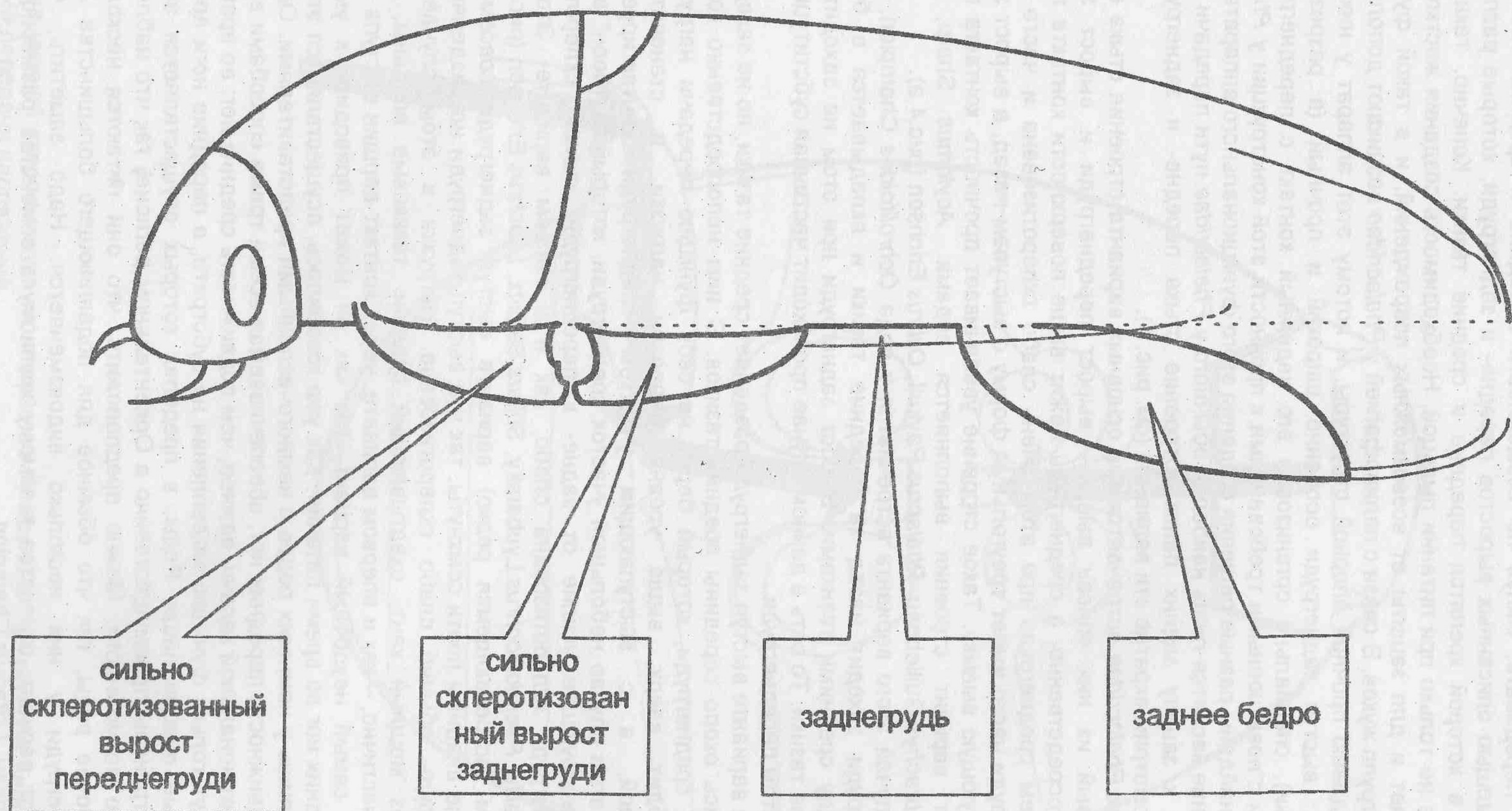


Рис.3. Схема строения груди *Phalacridae* в сагиттальном разрезе

В результате нижняя поверхность жука в рамках решения данной функциональной задачи представляет собой жесткую пластину, передающую фиксирующие усилия между ротовыми органами и задними ногами. Входящие в этот набор элементов морфологические структуры наиболее сильно хитинизированы. Например, среднегрудь в первом варианте вся слабо хитинизирована, а во втором хитинизирован сильно только тот ее участок, который замещает выступ заднегруды в этой роли в первом варианте (рис. 4, б). Как и в других случаях (Любарский, 1994), альтернативные варианты решения адаптивной задачи дают признаки таксонов одного уровня (Любарский, 1991), в данном случае – признаки родов. При анализе признаков *Phalacridae* обнаруживается, что видовые признаки затрагивают в основном мелкие детали строения верхней поверхности тела (пунктировка, окраска, шагренировка и т. д.) и гениталий, а признаки родов связаны почти исключительно с нижней поверхностью тела (устройством стыка передне- и заднегруды) и строением задних лапок.

Итак, мы рассмотрели передачу фиксирующего усилия с задних лапок до головы. Теперь мы можем вернуться к устройству задних лапок, которые должны прочно закрепиться на цветке для компенсации силы, направленной вперед и отрывающей жука от субстрата. Варианты строения задних лапок, обнаруженные у *Phalacridae*, являются различными морфологическими решениями функциональной задачи.

Коготки задних лапок и шпоры задних голеней способствуют закреплению на колеблющейся поверхности пыльников. При этом, поскольку каждая отдельная тычинка в качестве опоры ненадежна, поскольку она гнется и пружинит (не говоря о колебаниях всего цветка, вызванных ветром и движениями насекомого), то более надежная опора создается захватом нескольких тычинок. Для этого необходимо удлинение задних лапок. Впрочем, прочная фиксация возможна и на плоском субстрате, если таковой имеется – листках обертки соцветия, поверхности пестиков и т. д. В этом случае удлиненные задние лапки помогают жуку дотянуться до элемента цветка, на котором возможна надежная фиксация тела.

Удлинение лапок нужно различным группам жуков по самым разным причинам. Достаточно вспомнить бегательные ноги, в которых все членики лапки пропорционально удлинены. Однако в различных группах жуков удлинение лапки происходит различными путями. Так, у секции *Heteromera*, включающей более 50 семейств жуков, задние лапки удлинняются чаще всего за счет увеличения длины 1-го членика задних лапок. В секции *Heteromera* у многих семейств с самой различной экологией (*Mycetophagidae*, *Tetratomidae*, *Melandryidae*, *Cephaloidae*, *Pythidae*, *Pilipalpidae*, *Tschaliidae*, *Monommidae*, *Aderidae*, *Lagriidae*, *Rhipiphoridae*, *Alleculidae*, *Mordellidae*...) часто присутствует этот признак. Среди этих жуков большинство связано с гнилой древесиной и древесными грибами, но есть и антофаги, палинофаги (некоторые *Aderidae*, *Alleculidae*, *Mordellidae*), некрофаги, хищники и т.д. То есть для *Heteromera* достаточно обычно удлинение задних (а часто также и передних и средних) лапок за счет первого членика.

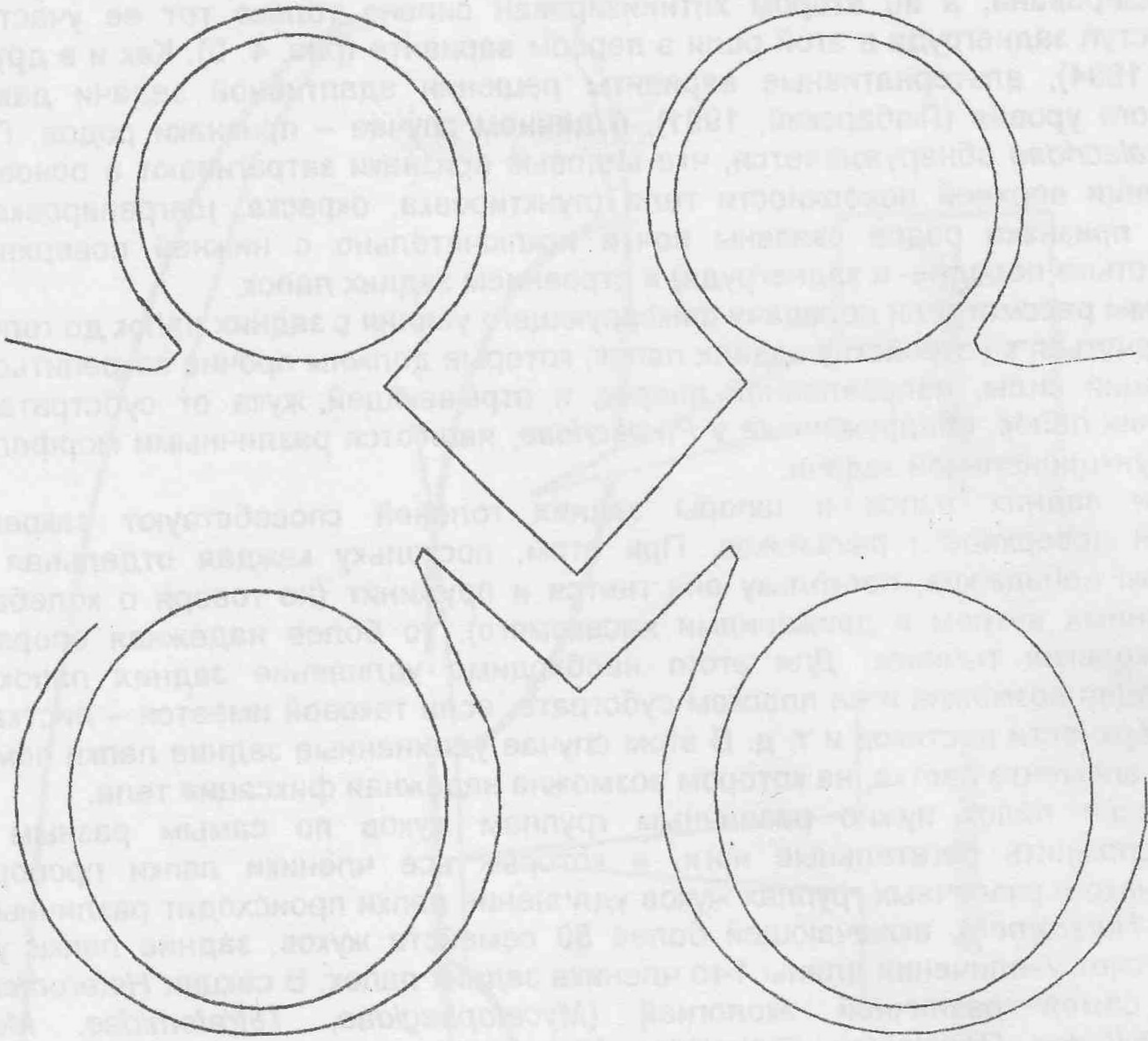
Зато у *Clavicornia*, секции, включающей более 30 (а по некоторым оценкам более 50) семейств жуков подотряда *Polyphaga*, этот признак (удлинение лапок за счет первого членика) значительно более редок. У *Clavicornia* в большинстве семейств удлинение лапок происходит за счет пятого (или в случае четырехчлениковых задних лапок – за счет четвертого, вершинного членика), несущего коготки. Удлинение лапки за счет первого членика встречается значительно реже, чем среди *Heteromera*. Таково устройство лапок у *Throscidae*, иногда у *Dermestidae*, *Eucnemidae* и у многих *Phalacridae*. При этом надо отметить, что *Throscidae* – палинофаги, имаго *Dermestidae* также часто встречаются на цветах. Однако среди палинофагов – *Nitidulidae* (некоторые *Epuraea*, *Meligethes*) удлинение задних лапок достигается за счет пятого членика. *Kateretidae* также имеют задние лапки с удлиненным пятым члеником. *Syturidae* также являются антофилами, их личинки развиваются в завязи покрытосеменных. У них удлинение происходит за счет пятого членика.

То есть среди *Clavicornia* (как палинофагов, так и групп другой специализации) обычным является удлинение задних лапок за счет пятого членика. Гораздо реже встречается удлинение за счет первого членика задних лапок. При этом удлинение за счет первого членика наиболее обычно именно среди мелких специализированных палинофагов.

С механической точки зрения все равно, какой членик лапки удлиннен – первый или второй, так как лапка насекомого может двигаться только как единое целое. В отдельных члениках лапки нет собственных мышц. Единственная мышца лапки крепится у вершины голени и в последнем, обычно пятом членике лапки, около коготков. При сокращении этой мышцы вершина лапки, состоящая из коротких члеников, подгибается, образуя подобие крюка или "кошки". Этот крюк может зацепить группу тычинок и удерживать жука во время питания относительно устойчиво. Если размер палинофага увеличивается, то он переходит к иному

способу посадки – на лепестки, и проблема устойчивости захвата на цветке для него практически исчезает.

А



Б

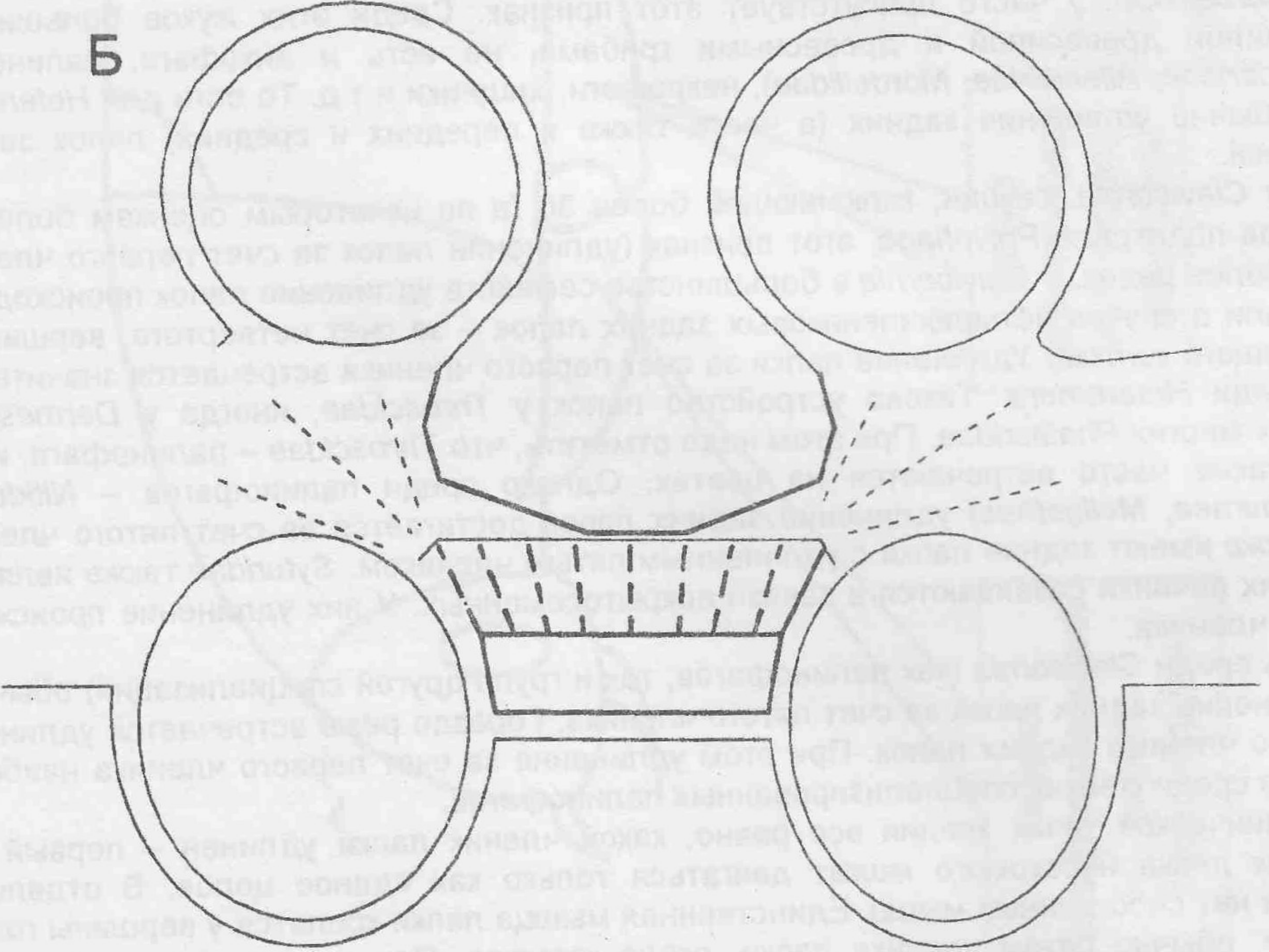


Рис.4. Функциональная морфология *Phalacridae*: схема вариантов строения стыка передне- и заднегруди

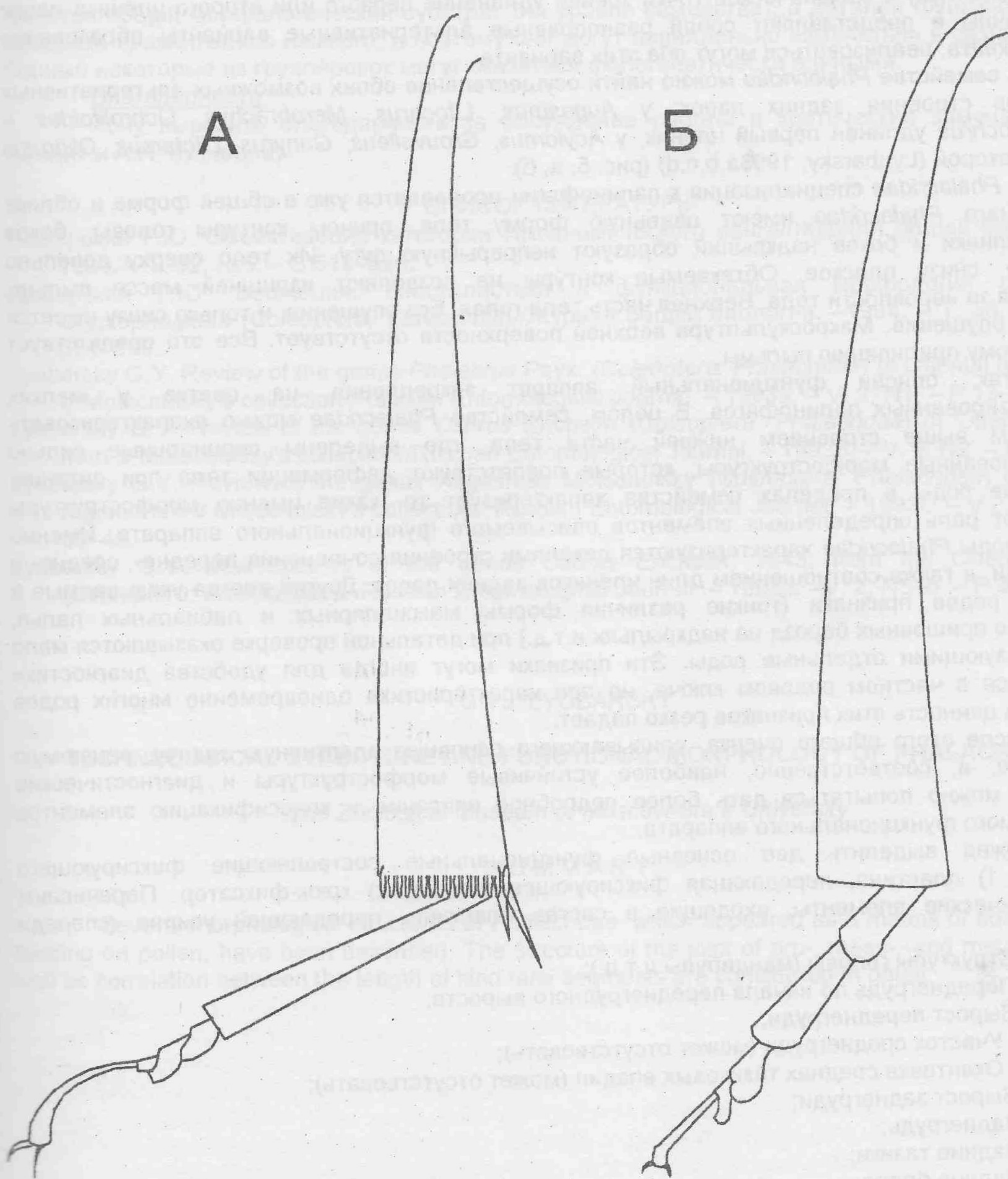


Рис.5. Схема строения задних лапок *Phalacridae*: А – *Augasmus*; Б - *Olibrus*

Итак, можно сформулировать гипотезу, что мелкие палинофаги часто обзаводятся специальным механизмом захвата тычиночных нитей, – удлиняют задние лапки, а более крупные палинофаги переходят к захвату соцветия целиком, или держатся за стебель и окружающие листья и не нуждаются в специальных механизмах закрепления, кроме обычных коготков.

Поскольку с механической точки зрения удлинение первого или второго членика лапки равнозначны и представляют собой равноправные альтернативные варианты образования крюка-захвата, реализоваться могут оба этих варианта.

В семействе *Phalacridae* можно найти осуществление обоих возможных альтернативных вариантов строения задних лапок: у *Augasmus*, *Litochrus*, *Merobrachys*, *Ochrolitoides* и *Pseudolitochrus* удлинен первый членик, у *Acylomus*, *Grouvelleus*, *Ganyrus*, *Litotarsus*, *Olibrus*, и *Stilbus* – второй (Lyubarsky, 1993a,b,c,d) (рис. 5, а, б).

У *Phalacridae* специализация к палинофагии проявляется уже в общей форме и облике тела. Имаго *Phalacridae* имеют овальную форму тела, причем контуры головы, боков переднеспинки и боков надкрылий образуют непрерывную дугу. Их тело сверху довольно выпуклое, снизу плоское. Обтекаемые контуры не позволяют излишней массе пыльцы цепляться за неровности тела. Верхняя часть тела голая, без опушения, и только снизу имеется короткое опушение. Макроскульптура верхней поверхности отсутствует. Все это препятствует избыточному прилипанию пыльцы.

Итак, описан функциональный аппарат закрепления на цветке у мелких специализированных палинофагов. В целом, семейство *Phalacridae* можно охарактеризовать описанным выше строением нижней части тела, где выделены специальные сильно хитинизированные морфоструктуры, которые препятствуют деформации тела при питании. Отдельные роды в пределах семейства характеризует то, какие именно морфоструктуры выполняют роль определенных элементов описываемого функционального аппарата. Именно поэтому роды *Phalacridae* характеризуются деталями строения сочленения передне-, средне- и заднегруди, а также соотношением длин члеников задних лапок. Другие иногда указываемые в диагнозе родов признаки (тонкие различия формы максиллярных и лабиальных пальп, количество пришовных борозд на надкрыльях и т.д.) при детальной проверке оказываются мало характеризующими отдельные роды. Эти признаки могут иногда для удобства диагностики указываться в частном родовом ключе, но при характеристике одновременно многих родов семейства ценность этих признаков резко падает.

После этого общего очерка, описывающего основную адаптивную задачу, решаемую *Phalacridae*, и, соответственно, наиболее устойчивые морфоструктуры и диагностические признаки, можно попытаться дать более подробное описание и классификацию элементов описываемого функционального аппарата.

Можно выделить две основные функциональные составляющие фиксирующего аппарата: 1) пластина, передающая фиксирующее усилие, 2) крюк-фиксатор. Перечислим морфологические элементы, входящие в состав пластины, передающей усилие (спереди назад):

1. Структуры головы (мандибулы и т.д.);
2. Переднегрудь до начала переднегрудного выроста;
3. Вырост переднегруди;
- 4а. Участок среднегруди (может отсутствовать);
- 4б. Окантовка средних тазиковых впадин (может отсутствовать);
5. Вырост заднегруди;
6. Заднегрудь;
7. Задние тазики;
8. Задние бедра;
9. Задние голени;
10. Задние лапки с коготками.

В состав крюка-фиксатора входят следующие морфологические элементы:

1. Шпоры и венец шипов на задних голени;
2. Удлиненная часть задних лапок (первый или второй членик);
3. Когтевые членики (четвертый или пятый) с коготками.

Мы можем посмотреть, есть ли подобные устройства у других мелких специализированных палинофагов. Например, среди *Clavicornia* палинофагами являются *Throscidae*. У этого семейства первый членик задних лапок длиннее всех остальных вместе взятых. Мощный выступ переднегруди вкладывается во впадину выступа заднегруди,

проходящего между средними тазиками. На примере тросцид можно видеть устройство фиксирующего аппарата, совершенно аналогичное рассмотренному нами у *Phalacridae*.

В соответствии с функциональным устройством и особенностями питания роды *Phalacridae* объединяются в группы (биоморфы). Мы не можем утверждать, что внутри этих групп роды генеалогически едины – слишком много возможностей для параллелизмов, так как имеется общий морфологический субстрат (на уровне семейства), а деталей функционального аппарата сравнительно немного, и поэтому они могут параллельно изменяться в разных родах. Однако некоторые из группировок могут оказаться филогенетически едиными.

Благодарности

Хочу выразить благодарность за обсуждение работы и критические замечания О.В. Волцит и А.Н. Кузнецову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Любарский Г.Ю. Объективация категории таксономического ранга//Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52, №5. – С.613–626.
- Любарский Г.Ю. Эволюция, биостилистика и функциональная морфология семейства *Cryptophagidae* (Coleoptera, Clavicornia)//Журнал общей биологии. –1994. – Т. 55, №6. – С. 684–699.
- Lyubarsky G.Y. Review of the genus *Phalacrus* Payk. (Coleoptera: *Phalacridae*) of Oriental region from V.Motschulsky's collection//Russian Entomological Journal. – 1993a. – V. 2, N1. – P.13–22.
- Lyubarsky G.Y. Review of the genus *Olibrus* Erichson (Coleoptera: *Phalacridae*) of Oriental region from V.Motschulsky's collection//Russian Entomological Journal. – 1993b. – V. 2, N2. – P.19–24.
- Lyubarsky G.Y. Review of the genus *Augasmus* Motschulsky (Coleoptera: *Phalacridae*) of Oriental region from V.Motschulsky's collection// Russian Entomological Journal. – 1993c. – V.2, N3-4. –P. 35–40.
- Lyubarsky G.Y. New species of the genus *Olibrus* Erichson, 1845, from the Oriental region (Coleoptera: *Phalacridae*)// Russian Entomological Journal. – 1993d. –V. 2, N5–6. – P.39–46.

G.Yu. LYUBARSKY

TECHNOLOGICAL STRUCTURE AND FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF PHALACRIDAE

The Zoological Museum of Moscow State University

SUMMARY

Several morphological structures of *Phalacridae*, which appeared as a means of adaptation for feeding on pollen, have been described. The structure of the joint of pro-, meso-, and metathorax, as well as correlation between the length of hind tarsi segments are considered in detail.