

0-754754

На правах рукописи



Иванов Александр Владимирович

МОРФОЛОГИЯ РИСУНКА ЭЛИТР ЖЕСТКОКРЫЛЫХ,
НА ПРИМЕРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ARHODIUS* ILL.
(COLEOPTERA: SCARABAEIDAE: ARHODIINI)
ФАУНЫ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

03.00.08 - зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск - 2006

Работа выполнена на кафедре зоологии Уральского государственного университета им. А.М. Горького

Научный руководитель доктор биологических наук,
профессор Новоженев Юрий Иванович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор Островерхова Г.П.

кандидат биологических наук
Михайлов Юрий Евгеньевич

Ведущая организация Казанский государственный университет
им. В.И. Ульянова-Ленина

Защита состоится "16" февраля 2006 г. в 14 часов на заседании
диссертационного совета Д 212.267.09 при Томском государственном
университете по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Томского
государственного университета.

Автореферат разослан "13" января 2006 г.



Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук



Кулижский С.П.

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. Одной из основных задач биологии является разработка общих подходов к описанию структуры биологического разнообразия и определение понятий, в которых такие описания будут адекватно отражать наши представления о его характере. Всякое явление с необходимостью, так или иначе, структурировано. Полное описание явления зависит от того, в какой мере охарактеризованы уровни его составляющие и насколько верно выявлены отношения между уровнями. Подобного рода основание составляет любое проявление биологического разнообразия.

Внешнее проявление биологического разнообразия, а именно, таксономическое разнообразие и фенотипическая изменчивость – самый обширный аспект приложения сил большинства биологов. Представители отряда Coleoptera являют собой один из наиболее многочисленных таксонов среди всех насекомых по количеству видов и разнообразию форм. Кроме того, жесткокрылые населяют фактически все ландшафтные зоны. В силу этого, представители данного отряда очень часто используются в качестве модельных групп при оценке общего уровня разнообразия отдельных хорон, так и биоты в целом.

Большое количество видов, широкий спектр внутривидовой изменчивости выступают причиной сложной диагностики многих групп этих насекомых. В первую очередь данный тезис связан с морфологией покровов, а именно скульптурой и рисунком элитр. Установление характера видового (а также таксонов более высокого ранга) рисунка дает более полное представление о виде и значительно расширяет методы диагностики (Филиппов, 1961). Оно же, благодаря строгой закономерности рисунка дает возможность проверять правильность определения видов и отнесения их к высшим группам. Установление спектров изменчивости, выявление направлений, в которых происходит формирование определенных структур (становление рисунка, жилкования), уточнение ареалов и определения центров формирования таксонов позволяет избежать повторного описания таксонов различного уровня. Кроме того, многие исследователи, занимающиеся изучением жесткокрылых с хорошо развитым рисунком элитр, при определении вида обычно используют не строение различных частей тела, а только рисунок.

Представители рода *Aphodius* Ill. распространены фактически во всех зоогеографических областях. К данному таксону принадлежит около 1000 описанных видов (Николаев, 1987). Жуки данного рода обладают узкоспециализированными морфологическими структурами. Кроме того, для афодиев характерна высокая степень изменчивости рисунка элитр, что в отдельных случаях затрудняет видовую диагностику.

Цели и задачи исследования. Целью работы является выяснение путей становления рисунка элитр представителей рода *Aphodius* III. При этом были поставлены следующие задачи:

1. Изучить строение элитр жесткокрылых.
2. Установить архетипы строения рисунков элитр уровня подродов.
3. Выявить общий план строения и установить основные тенденции в становлении рисунка.
4. Провести зоогеографический анализ представителей рода *Aphodius* III. в пределах Бореальной области и Области Древнего Средиземья и выявить взаимосвязь между типами ареалов и распределением архетипов рисунка.

Научная новизна и практическая значимость. Впервые проведено исследование структуры элитр представителей рода *Aphodius* III. Выявлены элементы, слагающие рисунок надкрыльев и проведена их типизация. Посредством типологии установлены архетипические отношения в структуре элитр разных таксономических рангов. Детально рассмотрены пути становления рисунка элитр. Проведен зоогеографический анализ представителей рода *Aphodius* III.

Полученные, в ходе проведенных исследований, данные могут служить некоторым основанием для выявления биоразнообразия на разных структурных уровнях. Вносят некоторую ясность при идентификации биологических объектов. Кроме того, тематика исследования служит основанием для выполнения курсовых и дипломных работ на биологическом факультете Уральского государственного университета и чтения спецкурса для студентов кафедр.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Рисунок элитр выступает структурной компонентой последних. Его становление сопряжено с характером элементов рисунка и строением надкрыльев.
2. Для представителей рода *Aphodius* III. характерны специфические выражения архетипов рисунка; некоторые из них обладают рефрен-зависимостью.
3. Специфическое строения скульптуры надкрыльев определяет пути развития рисунка. В случае вторичной модификации скульптуры элитр, посредством образования дополнительных структур, развитие рисунка идет в сторону усиления связи рисунка с элитрами.
4. Одним из центров формообразования представителей рода *Aphodius* III. выступает Область Древнего Средиземья. Для данного хорона от-

мечено 13 уникальных подродов рода *Aphodius* Ill., тогда как в Бореальной области таковые отсутствуют. Отдельные архетипы рисунка элитр жесткокрылых обладают определенным географическим распространением в пределах Области Древнего Средиземья и Бореальной области. Принимая во внимание данное положение становится возможным выявление вероятных центров формирования архетипов и путей их дальнейшего расселения.

Апробация работы. Результаты работы по теме диссертации были представлены: на конференциях «Современные проблемы экологии, микробиологии и иммунологии», 1999 г. (Пермь), «Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии», 1999 г. (Екатеринбург), «Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на севере, 1999 г. (Сыктывкар), «Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии», 2001 г. (Екатеринбург).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 7 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка цитируемой литературы. Работа изложена на 157 страницах машинописного текста, включает 88 рисунков, 6 таблиц и приложения, в том числе систематический список представителей рода *Aphodius* Ill. Список литературы содержит 64 источника, в том числе 13 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения структуры элитр

В главе проанализирована литература, посвященная различным аспектам изучения морфологии элитр и рисунка (Schelford, 1913; Рихтер, 1935; Шванвич, 1955; Филиппов, 1961; Пономаренко, 1969; Креславский, 1975, 1977; Новоженев, 1978, 1982, 1997; Dellacasa, 1983; Николаев, 1987; Михайлов, 1999; Фролов, 2002), а также распространения изучаемой группы животных (Семенов-Тянь-Шанский, 1955; Медведев, 1965; Яблоков-Хнзоян, 1967; Проценко, 1968; Никритин, 1973; Николаев, 1984, 1987; Кабаков и др., 1996; Крыжановский, 2002; Фролов, 2001, 2002).

Глава 2. Материал и методы

Материалом для работы послужили исследования, проводившиеся автором с 1990 по 2004 гг. в различных частях Южного Зауралья, Южного и Среднего Урала, Северного и Восточного Казахстана (Пески Кызылкум,

Ивановский хребет, хребет Тарбагатай, хребет Сарым-Сакты, Саур, Зайсанская котловина), Западного Саяна, Красноярского края, республики Хакасия, республики Тыва (Алашское нагорье, хребет Восточный Таннуола). При сборе материала использовались стандартные методики выборки из перегноя, навоза, нор грызунов и из-под трупов. Помимо собственных сборов были обработаны материалы Сибирского Зоологического музея ИСЭЖ СО РАН (г. Новосибирск), кафедры зоологии Курганского государственного университета, Зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН, частной коллекции Зиновьева Е.В., Зинченко В.К., Меляха Ф.В., Козлова В.А. Благодаря помощи коллег был проанализирован материал с территории Кавказа, европейской части России, Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока. Кроме того, в работе использовалась вся доступная литература, в которой имеется упоминание о представителях рода *Aphodius* III.

Всего было собрано и проанализировано свыше 8 тысяч экземпляров жесткокрылых и сделано 140 препаратов гениталиев.

Идентификация объектов проводилось при помощи распространенных дихотомических ключей. В большинстве случаев для достоверного определения жуков изготавливались препараты гениталиев и эпифаринкса самцов и самок. Предварительная обработка препаратов элитр представляла собой просветление их посредством мацерации в 10% растворе гидроксида натрия. При детальном анализе жилкования, надкрылья для просветления помещались в раствор метилбензоата. Большинство оригинальных рисунков выполнено при помощи бинокулярного микроскопа МБС-10. Основным методом фиксирования исследуемых структур элитр было выбрано графическое отображение.

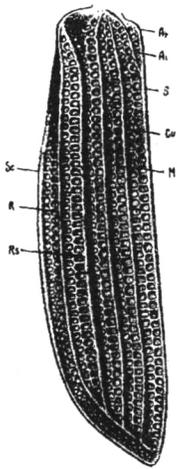
Установление сходства таксонов относительно ареалов производилось при помощи стандартного индекса Чекановского-Сьеренсена.

Глава 3. Рисунок – как элемент структуры надкрылья

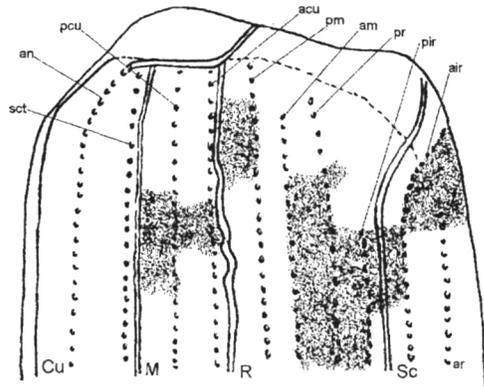
Рисунок представляет собой соподчиненную структуру со скульптурой элитр и местом локализации меланина.

3.1. Морфология надкрыльев

В данном разделе на основании литературных (Schelford, 1913; Рихтер, 1935) и собственных данных установлено морфологическое строение первой пары крыльев жесткокрылых. Рассмотрены различные варианты жилкования элитр. Приведена типология дорзального слоя элитр и жилкования от примитивного до специализированных (рис. 1). Показано, что эволюция надкрыльев жуков векторизована двумя основными направлени-



А



Б

Рис. 1. А. Прimitивный тип: Жилкование элитры *Otma stanley Newm.* (по: Рухмер, 1935). Б. Специализированный тип: Жилкование элитры *Aphodius melanostictus W. Schm.*

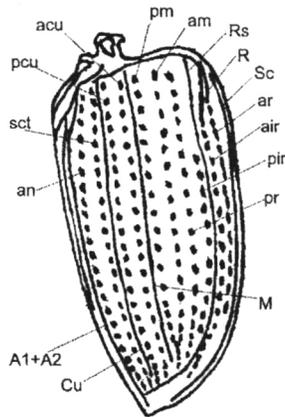


Рис. 2. Ряды ячеек у *Aphodius (Eupleurus) subterraneus (L.)*

ями (Рихтер, 1935). Первое направление связано с укреплением элитр и определяется как усложнение, второе направление происходит благодаря облегчению и рассматривается как упрощение. Усложнение подкрепляется увеличением числа точечных бороздок и продольных промежуточных жилок. Увеличением числа точечных бороздок можно объяснить усиление элитр, а именно увеличением числа колумелл, входящих в точечные бороздки. Упрощение (облегчение) связано с облегчением всего хитинового покрова жуков. Происходит замена вторичных жилок мелкой или крупной, более или менее равномерной сетью жилок. Точечных бороздок на верхней стороне надкрыльев не наблюдается, а нижняя сторона содержит в своем составе сеть жилок между более толстыми главными стволами, включающими трахеи. Следующий этап заключается в постепенной замене основных стволов сплошной сетью жилок, с округлыми ячейками, при этом трахеи идут по этой неправильной сети, с чем связана чрезвычайная изменчивость из локализации.

Жилкование элитр, в свою очередь, специфично для отдельных таксономических групп жесткокрылых.

Расположение жилок на надкрыльях у представителей рода *Aphodius* III. довольно однообразно (рис. 2). Некоторые отличия в структуре последних проявляются на уровне подродов. Примером может служить модификация структуры элитр близкого рода *Heptaulacus* (ряд авторов рассматривают данный таксон подчиненным роду *Aphodius*), у которого бороздки расширяются, а междурядья сужаются и килевидно выступают. Близкое строение элитр можно наблюдать у представителей подрода *Trichonotulus*, *Eupleurus* (рис. 2). Также для представителей некоторых подродов характерно опущение надкрыльев (*Bodilus* pars., etc.).

3.2. Морфология рисунка

Рисунок элитр представляет собой пигментированные участки, тогда как основной фон изначально светлый. В морфологии рисунка элитр центральными понятиями являются стабильные и нестабильные элементы рисунка. Пятно является основным компонентом рисунка, которое характеризуется интенсивностью окраски. Пятна, в свою очередь подразделяются на простые и сложные. Простые состоят из одного исходного пятна, сложные – из нескольких (рис. 3). Важная особенность пятен – образование перемычек. Основная закономерность в этом случае заключается в том, что пятно может соединяться только с определенными пятнами-партнерами. Этот процесс может иметь и обратное направление. Так развитие рисунка у отдельных видов происходит за счет исчезновения пятен, перевязей и

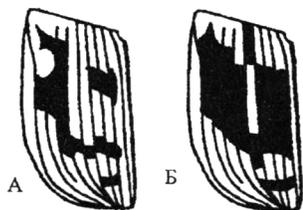


Рис. 3. А. (*Ch.*) *hahni* Rtt. А. Пятна в 3,4 промежутках свободные. Б. Пятна в 3,4 промежутках слились.

распада соединений между пятнами. Стабильными являются элементы, которые при редукции рисунка, претерпевают некоторые изменения, но полностью не исчезают. Такого рода элементы могут быть обнаружены, в большей степени, в рисунках представленных отдельными пятнами (архетип рисунка представителей подрода *Chilothorax* Motsch. – пятна в 3-4 междурядьях). Следует отметить, что стабильные элементы характерны и для относительно нестабильных рисунков. Другой важной особенностью стабильных элементов выступает то, что их можно рассматривать как вероятные центры образования рисунка (архетип рисунка представителей подродов *Melinopterus* Rtt., *Melaphodius* Rtt.). Нестабильные элементы при редукции рисунка исчезают. Дальнейшие способы интерпретации элементов рисунка необходимо рассматривать в двух направлениях. Во-первых, в определении исходного типа или типов рисунка. Исходному типу должна соответствовать композиция, обнимающая все известные варианты рисунка. Осуществить данную операцию крайне сложно, а порой и невозможно. После того как «исходный тип» рисунка обозначен приступают к составлению морфологических рядов, отражающих трансформацию рисунка.

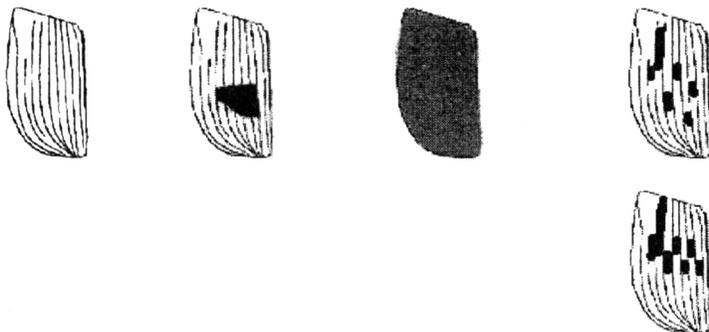
Во-вторых, из имеющихся и мыслимых вариантов рисунка составляется обобщенный образ, который можно подвергать операциям типологического анализа.

Глава 4. Основные типы рисунка элитр у представителей рода *Aphodius* Ш.

Обсуждается применение типологии для формализации комплекса структур составляющих рисунок. Типологический анализ представляет собой особую форму классификации, в которой объекты группируются по их сходству с образцом (Шаталкин, 2002). Основными понятиями, которыми оперирует типология, выступают: таксономия, гомологизация и мерономия. Эти понятия взаимодополняемы и имеют обратную связь (Мейен, 1978). В ходе таксономического анализа производится процедура распределения

Таблица 1
Совокупность меронов рисунка подрода *Acrossus Muls.*

Без рисунка	Вытесняющий основной фон		Мозаичный
	Расплывчатое пятно	Полное вытеснение фона	В виде отдельных пятен



объектов на группы, посредством уже известных признаков рассматриваемых объектов. Кроме того, таксономическая процедура характеризуется итеративностью. Гомологизация представляет собой процедуру расчленения объектов, выявление их признаков и классификацию частей (меронов). Мерономия – объединение меронов в архетип.

4.1. Процедуры типологии. Понятие архетипа

Последовательно соблюдая процедуры типологии (таксономия, гомологизация, мерономия), становится возможным выведение архетипа. В первом приближении под архетипом понимают план строения каких-либо структур или целого организма рассматриваемого таксона. В более широком смысле архетип представляет собой наиболее полное описание явления. По правилам формальной логики установление любого понятия базируется на трех операциях-характеристиках:

1. Указание всех объектов, входящих в исследуемое понятие – экстенсионал (объем). Кроме того, объем определяет отношения объектов изучаемого множества с объектами другого множества, объемы которых не идентичны.
2. Определение совокупности свойств, по которым сходны все объекты рассматриваемой группы – интенционал (содержание).

3. Описание совокупности признаков, по которым объекты различаются (разных объемов) – дифференциальный диагноз.

Принимая во внимание выше сказанное, архетип есть содержание понятия, и находится в подчиненном отношении к таксону (объему понятия). Иными словами, объем – род *Aphodius*, а совокупность обобщенных признаков составляющих данный таксон есть содержание в данном случае, обобщенный рисунок. Гомологизация элементов рисунка позволяет в конечном итоге выделить мероны (классы признаков). Например, в подроде *Acrossus* Muls. мероны распределяются на 4 класса (табл. 1). Совокупность меронов может уже составить архетип, в данном случае рисунка определенного подрода.

4.2. Мероно-архетипические отношения рисунка уровня вида, подрода рода *Aphodius* Ill.

Приводятся обобщенные образы рисунков разных таксономических рангов. Выявлено 16 типов рисунков элитр, составляющих архетип рода (в круглых скобках приводится кодировка меронов):

I. Без рисунка – надкрылья лишены меланиновых участков (O).

II. Вытесняющий основной фон

1. Кроме вершины – фон заметен только на вершине (A);
2. Кроме основания и вершины – фон заметен на основании и вершине (B);
3. Полное вытеснение фона (C);
4. Кроме основания – фон заметен только на основании (D);
5. Расплывчатое пятно – пигментированный участок, большей частью в центре элитр (E);
6. Затемнение краевых междурядьев – расположенных рядом с костальным и анальным полями (F);
7. Околощитковое пространство (G);
8. В виде одной перевязи (H);
9. В виде двух перевязей (I);
10. В виде перевязи и затемненной вершины (K);
11. Фон развит в виде одного просвета (L);
12. Фон развит в виде двух просветов (M);
13. Соединение в соседних междурядьях (N);
14. Соединение в номинальном междурядье (P);
15. Мозаичный - рисунок представлен отдельными пятнами (R).

Наиболее распространенная комбинация меронов, характерная для большинства изученных подродов – крайние варианты, а именно, отсутствие рисунка и полное вытеснение рисунком фона (меланизация). Отдель-

ные таксоны могут быть качественно отличны, как по совокупности меронов, так и по уникальности. В данном случае, достаточно редко встречающийся мерон (рисунок представлен перевязью и затемненной вершиной) характерен только для двух подродов (*Eudolus*, *Phalacronotus*). Эти таксоны рассматриваются как близкие и по другим признакам (морфологическим, географическим). С другой стороны, мерон или совокупность меронов может встречаться у значительного числа таксонов (рефрен-зависимость), а у некоторых быть уникальной.

4.3. Распределение «типичных» рисунков элитр уровня подрода на общем поле рисунка надкрыльев рода

Типичный рисунок представляет собой общий признак, противопоставляемый его частным состояниям, изменяющимся при переходе от одной группы видов у другой. Например, для представителей подрода *Acrossus* типичным рисунком будет «распыльчатое пятно». Таким образом, типологическая характеристика, задаваемая через общий признак, должна определять внутригрупповую изменчивость по другим признакам. Более того, общий признак устойчиво сохраняется у таксонов группы при одновременной изменчивости этих таксонов по другим признакам.

Глава 5. Вероятные тенденции в становлении рисунка элитр представителей рода *Aphodius* Ill.

Тенденции в становлении рисунка элитр можно объединить в два основных направления. Во-первых, «обособление» рисунка от структуры элитр. Во-вторых, «усиление» связи между рисунком и поверхностью надкрыльев. Первый случай морфологически можно охарактеризовать изменением расположения жилкования элитр, то есть, редукцией вторичных жилок и слиянием основных между собой, при этом формируется единый синус, в котором располагаются трахеи. В этом случае поверхность надкрыльев гладкая, без каких-либо заметных возвышений. Рисунок в подобном случае представлен или мелкими различного количества пятнами, или продольными полосами, или поперечными перевязями.

Во втором случае, когда происходит «усиление» связи рисунка со структурой элитр, поверхность последних претерпевает некоторые трансформации, следствием которых является неоднородность площади надкрыльев.

Важным аспектом в формировании рисунка, выступает локализация пигмента. Данное явление, как нам представляется, оказывает должное влияние на путь трансформации рисунка. Так, например, рисунок листоедов первоначально жестко связан со структурой элитр (Креславский, 1977).

Этому свидетельством служит строение надкрыльев многочисленных таксонов, имеющих неоднородную структуру. У *Chrysolina exanthematica* Wied. (Chrysomelidae) поверхность элитр несет выпуклые бугорки и на большей части ареала имеет темную окраску. В отдельных частях ареала встречаются особи, у которых на надкрыльях имеется светлая краевая кайма. В случае, когда кайма захватывает отдельные бугорки, то последние остаются темными. Другой пример, когда поверхность элитр морщинистая как у *Stolas lacordairei* Boh. (Chrysomelidae). В этом случае ослабление пигментации приводит к трансформации рисунка, в результате чего он представлен многочисленными неправильной формы мелкими пятнами. Посредством анатомирования надкрыльев у некоторых представителей семейства Chrysomelidae нами было установлено, что пигмент локализован в дорзальном слое элитр. Это, на наш взгляд, и определяет тот факт, что рисунок элитр листоедов (как впрочем, и у Coccinellidae) жестко связан с поверхностью элитр.

1 тенденция. Дестабилизация элементов рисунка.

Данная тенденция объясняется наличием нестабильных вариантов рисунков, которые автономизировались в силу утраты структурной основы или стабильных элементов рисунка (представители подрода *Chilothorax*). На наш взгляд, «обособление» рисунка (который *sensu lato* представлен пигментом) от структуры элитр невозможно, так как он (рисунок), в свою очередь, есть компонент структуры последней. «Обособлению» же, если это слово применимо при рассмотрении данного явления, подвергается не элемент рисунка, а качество элемента рисунка. С другой стороны, «нестабильность рисунка» можно рассматривать как результат двух разнонаправленных процессов, а именно, становление (свидетельствующее об относительной рецентности рисунка) и редукция рисунка.

Нам представляется возможным, при рассмотрении указанной выше тенденции, говорить об утрате жесткой сопряженности между элементами ядра рисунка и его периферией, при редукции рисунка. Или же вновь возникающей корреляцией – при становлении рисунка.

2 тенденция. Стабилизация элементов рисунка.

Обозначенная тенденция характерна для трансформированной поверхности элитр (наличие складок, бугорков, чешуек, щетинок, волосков и т.д.). Предполагается, что такого рода образования, с одной стороны, препятствуют распределению пигмента на площади элитр, с другой, ограничивают пути распространения пигмента.

Такой тип развития рисунка элитр характерен для представителей рода *Heptaulacus*, близкого в систематическом отношении к представите-

лям рода *Aphodius*. В данном случае стабилизация элементов рисунка элитр осуществляется вторичными килевидными возвышениями и щетинками. Кроме того, стабилизация рисунка определяется и отсутствием лабильных элементов (представители подрода *Eupleurus*). Вероятно, явление «меронов нулевой модальности» также выступает подтверждением данного тезиса (представители подрода *Erytus*). Рассмотренный выше пример, характеризующий рисунок элитр *Ch. exenthematica*, определяется положениями об относительно стабильных и относительно не стабильных элементах. Стабильность и не стабильность, в данном случае подкрепляется лишь временными рамками. Тот момент времени, в который отдельный фенотип или комплекс фенотипов был зафиксирован, в той или иной мере определяет реально возможное придание тем или иным признакам характерного статуса. Математически возможно представить теоретически мыслимое множество признаков и их комбинаций.

На наш взгляд, при расшифровке тенденций преобразования рисунков надкрыльев, мы имеем дело с изменчивостью, как результатом процесса преобразования, то есть с вариантами структур, отвечающими конкретному временному промежутку. Это, в свою очередь, накладывает некоторые ограничения на употребление терминов, которые способны охарактеризовать и конкретизировать изучаемое явление.

Глава 6. Географическое распространение представителей рода *Aphodius* III. в Области Древнего Средиземья, Бореальной области. Зависимость между архетипами рисунка и типом ареала.

Приводится типология ареалов рассмотренных таксонов (рис. 5); анализируются отношения между таксонами (рис. 4). Итогом зоогеографического исследования стало распределение подродов (включая виды) по следующим зоохоронам: Бореальная область, в состав которой входят в ранге подобластей Гиперборейская, Европейско-Канадская, Скифская (Степная); Область Древнего Средиземья (Гесперийская, Европейская горно-лесная, Сахаро-Гобийская подобласти). Приводятся данные по количеству эндемичных таксонов. На основании зоогеографического анализа предполагаются центры расселения и автохтонного формообразования. Наиболее богата уникальными таксонами (в том числе надвидового ранга) Область Древнего Средиземья (Гесперийская подобласть). В данном хороне встречается 4 эндемичных подрода (*Anomius*, *Alacoderus*, *Megatelus*, *Mecynodes*) и порядка 60 видов-эндемиков, среди которых имеются выходцы из Афротропической области. Территория Гесперийской подобласти, вероятно, служила аре-

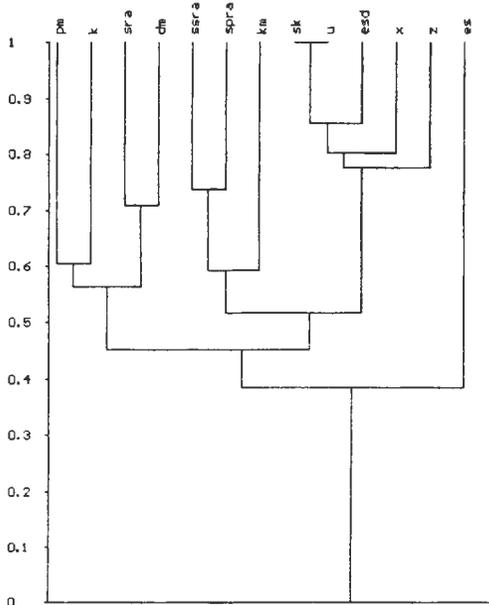


Рис. 4. Анализ сходства ареалов по количеству рассмотренных подродов (индекс Чекановского-Сьеренсена). Примечание: полное название типов ареалов приведены в тексте.

ной для автохтонного формообразования. Также уникальна по числу эндемиков и Сахаро-Гобийская подобласть. На энтомофауну этого хорона непосредственное влияние оказала близость фаун Гесперийской подобласти и Восточноазиатской области.

Для представителей рода *Aphodius* Ill. приводятся следующие типы ареалов: pm – понто-средиземноморский; es – европейско-сибирский; ssra – средиземноморско-среднеазиатский; sra – средиземноморско-среднеазиатский; k – кавказский; sra – среднеазиатский; km – казахстанско-монгольский; dm – даурско-монгольский; u – средиземноморско-среднеазиатско-казахстанско-монгольский; x – казахстанско-даурско-монгольский; z – кавказско-среднеазиатско-даурско-монгольский; esd – европейско-сибирско-среднеазиатско-даурско-монгольский.

Относительно ареалов распространения подроды объединяются следующим образом:

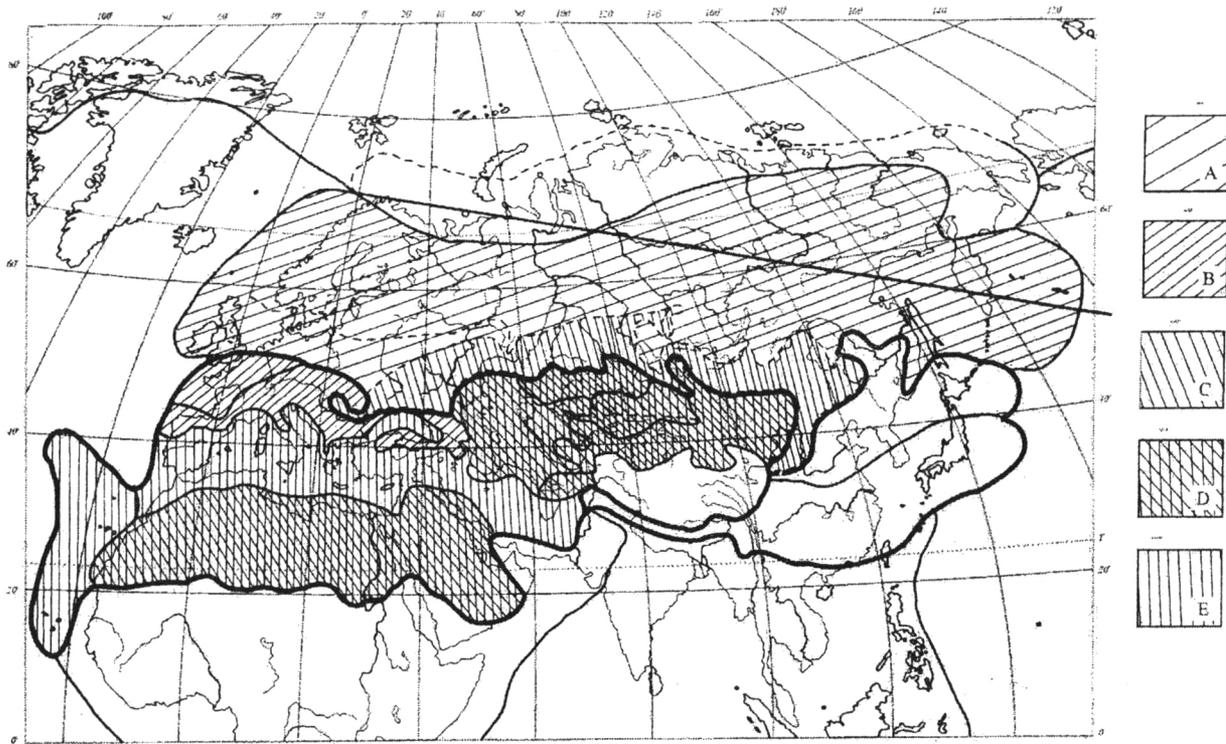


Рис. 5. Схема зоогеографического деления Палеарктики:

A – Европейско-Канадская подобласть; *B* – Европейская горно-лесная подобласть; *C* – Скифская подобласть; *D* – Сахаро-Гобийская подобласть; *E* – Гесперийская подобласть.

- 1 группа. Ареал включает Средиземноморье, Кавказ, Среднюю Азию, Манголию;
- 2 группа. Средиземноморье, Средняя и Передняя Азия;
- 3 группа. Включает таксоны, населяющие большинство хоронов Палеарктики.

Существует определенная закономерность в проявлении того или иного архетипа рисунка в зависимости от типа ареала. Для Европейско-сибирских видов характерны, в большей степени, два крайних проявления развития рисунка – стерезис, полное вытеснение фона, расплывчатое пятно. Понто-средиземноморские – полное вытеснение фона, мозаичный, стерезис. Среднеазиатские – в большей степени представлен стерезис (за счет псаммофильных форм), затемнение краевых междурядьев, отчасти полное вытеснение фона. Даурско-монгольские – стерезис, затемнение краевых междурядьев, мозаичный. Средиземноморско-среднеазиатские – стерезис, полное вытеснение фона. Кавказские – полное вытеснение фона, мозаичный. Казахстанско-монгольские – полное вытеснение фона, стерезис. Средиземноморско-среднеазиатские – стерезис, просветы фона остаются в основании и на вершине элитр, только на основании, пятна соединены в соседних междурядьях. В данном случае все перечисленные архетипы рисунков распределены равномерно у различных таксонов. Средиземноморско-среднеазиатско-казахстанско-монгольские – стерезис. Казахстанско-даурско-монгольские – полное вытеснение фона, соединение в перевязи в соседних и номинальном междурядье, мозаичный. Кавказско-среднеазиатско-даурско-монгольские – затемнение краевых междурядьев. Европейско-сибирско-среднеазиатско-даурско-монгольские – затемнение краевых междурядьев. Таксоны, распространенные широко обладают, как правило, либо крайними вариантами проявления меронов (стерезис, полное вытеснение фона, либо позиционными центростремительными изменениями меронов. Эта же тенденция характерна и для узколокальных форм (большинство псаммофильных организмов). Архетип рисунка горных форм, в основном представлен крайним вариантом – полное вытеснение фона. Неустойчивый тип рисунка, к примеру, (комбинационный – мозаичный, вытесняющий основной фон, стерезис) характерен для подродов и групп видов с понто-средиземноморским (рис. 6, подрод *Neagolius*) и даурско-монгольскими типами ареалов (рис. 7, группа видов *grafi*).

Можно предположить, что комбинационное, мозаичное состояние архетипа рисунка, у представителей рода *Aphodius*, является примитивным, неустойчивым. Каким образом идет дальнейшее преобразование

Архетип рисунка элитр подрода *Neagolius* Koshantschikov, 1912.

Вытесняющий основной фон	Мозаичный		
Полное вытеснение фона	Слияние в соседних межд-ях	Слияние в номинальном межд-е	В виде отдельных пятен

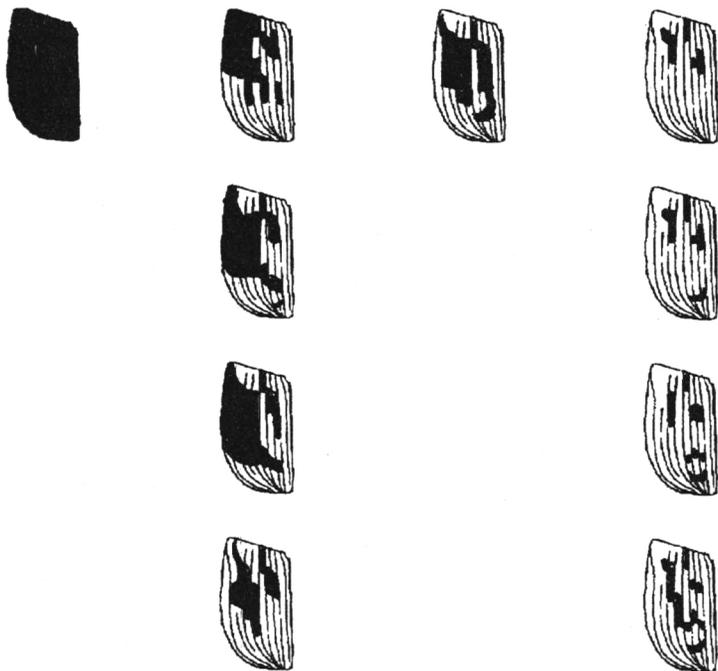


Рис. 6. Схема архетипов рисунка элитр подрода *Neagolius*

Группа видов *grafi*

Мозаичный		
соединение в соседних междурядьях	соединение в номинальном междурядье	в виде отдельных пятен
		
		
		
		

incertae sedis

Без рисунка	Мозаичный	
	соединение в соседних междурядьях	в виде отдельных пятен
		
		
		

Рис. 7. Схемы архетипов рисунка элитр подрода *Chilothorax*: *grafi*, *incertae sedis*

этого обобщенного типа рисунка иллюстрирует схема слияния пятен в соседних междурядьях и в номинальном междурядье. На данной схеме представлены реально существующие морфотипы рисунка. Для неустойчивого мозаичного состояния архетипа рисунка характерны определенные пути перехода к иным состояниям. С одной стороны, это слияние многочисленных более мелких пятен в крупное туманное пятно, полное вытеснение основного фона, с другой стороны, стерезис – редукция рисунка. Соображение о примитивности мозаичного рисунка у представителей рода *Aphodius* подкрепляется распространением таксонов, которые обладают этим типом рисунка. Так, таксоны с понто-средиземноморским, казахстанско-даурско-монгольским и среднеазиатским типами ареалов. Указанные ареалы охватывают территории, на которых происходило автохтонное формообразование и на эти же территории происходило вселение представителей из более древних областей (Афротропической и Восточноазиатской).

ВЫВОДЫ

1. Историческое развитие структуры надкрыльев жесткокрылых шло в сторону модификации исходного типа. Для элитр представителей рода *Aphodius* Ill. характерно облегчение кутикулы и связанная с этим редукция двух стволос трахей. Образование четко выраженной упорядоченной пунктировки, представленной десятью видоизмененными рядами ячеек – точечными бороздками, характерной только для представителей данного рода.
2. Обобщенный образ рисунка (архетип) специфичен для подродов и состоит из уникальных классов признаков – меронов.
3. Становление рисунка надкрыльев идет в строго определенных направлениях – в сторону усиления и ослабления связи рисунка со скульптурой элитр и определяется строением элитр и зон меланизации. Для представителей рода *Aphodius* Ill. предпочтительными оказываются оба указанных направления.
4. Наибольшее число таксонов отмечено для Области Древнего Средиземья, что вызвано историческим вселением ряда групп из Афротропической и Индо-Малайской области. Кроме этого, на территории ряда хоронов происходило автохтонное формообразование и расселение в граничащие территории. Кроме этого, на территории ряда хоронов происходило автохтонное формообразование и расселение в граничащие территории. Комбинационное, мозаичное состояние архетипа рисунка, у представителей рода *Aphodius*, является примитивным, неустойчивым и в большей мере выражено у таксонов с понто-медитерранским, казахстанско-даурско-монгольским и среднеазиатским типами ареалов. Таксоны, распространенные широко обладают, как правило, либо крайними вариантами проявления меронов (стерезис, полное вытеснение фона), либо позиционными центростремительными изменениями меронов. Эта же тенденция характерна и для узлокальных форм (большинство псаммофильных организмов).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ
ДИССЕРТАЦИИ:

1. Иванов А.В. Некоторые сведения к фауне пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) – обитателей нор грызунов в Южном Зауралье // Успехи энтомологии на Урале. – Екатеринбург, 1997. С. 62-63.
2. Иванов А.В. Сезонные группы пластинчатоусых и гребенчатоусых жуков (Coleoptera: Scarabaeidae; Lucanidae) Южного Зауралья // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Курган, 1998. С. 158-161.
3. Иванов А.В. Материалы к изучению изменчивости рисунка надкрылий *Aphodius distinctus* Mueller (Coleoptera, Scarabaeidae) // Современные проблемы экологии, микробиологии и иммунологии: Тезисы докладов региональной конференции молодых ученых (18-20 января 1999 г.). Пермь, 1999. С. 32-33.
4. Иванов А.В. Изучение строения рисунка надкрыльев жесткокрылых на примере представителей трех видов подрода *Chilothorax* Motsch. Рода *Aphodius* Ill (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiini) // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: Сборник трудов конференции молодых ученых-экологов Уральского региона (29 марта – 3 апреля 1999г.).- Екатеринбург, 1999. С. 74-75.
5. Иванов А.В. Фенетический подход к формализации изменчивости элементов рисунка надкрыльев *Aphodius (Chilothorax) melanostictus* W. Schm. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Биоразнообразии наземных и почвенных беспозвоночных на севере: Тезисы докладов Международной конференции (15-17 сентября 1999 г.).- Сыктывкар, 1999. С. 81-82.
6. Ivanov A.V. Beitrage zur Kenntnis der Nidikolenkafer (Coleoptera: Histeridae, Scarabaeidae) der Region Sud- und Sudostural // Russian Entomol. J. 2000, 9(2). С.143-147.
7. Frolov A.V., Ivanov A.V. 2001. On the larval morphology of *Aphodius borealis* Gyllenhal and *A. corvinus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae) // Annales Zoologici, Vol. 51, No. 3, p. 113-116.

Подписано в печать 10.01.2006 г. Формат 60x84 1/16
Усл. печ. л. 1,0. Бумага «Гознак» Тираж 100 экз. Заказ №1

Отпечатано в типографии ООО «ИРА УТК»
620219, г. Екатеринбург, ул. К. Либкнехта, 42. Тел. (343) 350-97-24

