



Check for updates

<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-1-349-364><https://www.zoobank.org/References/B39FCA58-D229-4C5C-984C-3E59CF8EFE5C>

УДК 595.76; 574.2; 59.018

Морфотипы ксилофильных жесткокрылых (Insecta, Coleoptera): зависимость формы тела от его размеров

В. В. Бичевой^{1, 2✉}, А. А. Орехова¹¹ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, 119234, г. Москва, Россия² Институт дезинфектологии ФБУН «ФНЦГ им. Ф. Ф. Эрисмана» Роспотребнадзора, Научный проезд, д. 18, 117246, г. Москва, Россия

Сведения об авторах

Бичевой Владислав Витальевич
E-mail: vladislav.bychevoy@gmail.com
SPIN-код: 6409-5881
Scopus Author ID: 57443152100
ResearcherID: GSI-0685-2022
ORCID: 0009-0007-9260-3405

Орехова Анастасия Александровна
E-mail: a.orekhova@mail.ru
ResearcherID: OXC-1640-2025
ORCID: 0009-0009-2527-5143

Права: © Авторы (2026). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. В работе исследуется связь между размером и формой тела у ксилофильных жесткокрылых (Coleoptera), обитающих под корой и в древесине. Методом морфометрического анализа 76 экземпляров 22 видов из 10 семейств рассчитаны индексы сагиттальной уплощенности, дорсовентральной удлиненности, поперечной выпуклости и сферичности. Выявлены три основных морфотипа: вытянуто-уплощенные, удлиненно-цилиндрические и округлые формы. Установлена достоверная корреляция между размером тела и его сферичностью: миниатюризация сопровождается увеличением индекса сферичности. Полученные данные свидетельствуют о том, что комбинация малого размера и шаровидной формы может представлять собой морфологическую адаптацию к жизни в узких, трехмерно-ограниченных субстратах. Кластерный и корреляционный анализы подтверждают, что наблюдаемые изменения формы тела, вероятно, несут адаптивный и конвергентный характер у неродственных групп жуков.

Ключевые слова: ксилофилы, ксилофаги, мицетофаги, морфология, экология, экологическая ниша

Morphotypes of xylophilous beetles (Insecta, Coleoptera): Dependence of body shape on body size

V. V. Bichevoy^{1, 2✉}, A. A. Orekhova¹¹ Lomonosov Moscow State University, Structure 12, 1 Leninskie Gory, 119234, Moscow Russia² Institute of Disinfectology, Federal Scientific Center of Hygiene named after F. F. Erisman, 18 Nauchnyy proezd, 117246, Moscow, Russia

Authors

Vladislav V. Bichevoy
E-mail: vladislav.bychevoy@gmail.com
SPIN: 6409-5881
Scopus Author ID: 57443152100
ResearcherID: GSI-0685-2022
ORCID: 0009-0007-9260-3405

Anastasia A. Orekhova
E-mail: a.orekhova@mail.ru
ResearcherID: OXC-1640-2025
ORCID: 0009-0009-2527-5143

Copyright: © The Authors (2026). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. The study examines the relationship between body size and body shape in xylophilous beetles (Coleoptera) inhabiting subcortical and woody environments. Morphometric analysis conducted on 76 specimens belonging to 22 species from 10 families calculated indices of sagittal flattening, dorsoventral elongation, transverse convexity, and sphericity. The study identified three main morphotypes: elongated-flattened, elongated-cylindrical, and rounded forms. A significant correlation was found between body size and sphericity: miniaturization is accompanied by an increase in the sphericity index. These findings suggest that the combination of small body size and spherical body shape may represent a morphological adaptation for life in narrow, three-dimensionally constrained substrates. Cluster and correlation analyses support the interpretation that the observed changes in body shape are likely adaptive and convergent across phylogenetically distant beetle groups.

Keywords: xylophilous, xylophagous, mycetophages, morphology, ecology, ecological niche

Введение

Ксилофильные жесткокрылые представляют собой многочисленную и систематически разнообразную группу лесных насекомых (Володченко, Сажнев 2023). К ним относятся виды, способствующие усыханию древесины; виды, разрушающие мертвую древесину; виды — утилизаторы древесных остатков и ксилотрофных грибов; а также энтомофаги, участвующие в регуляции численности стволовых вредителей (Мамонтов 2009). Жизнь под корой и в древесине мертвых деревьев ограничивает возможные варианты размеров и формы тела этих экологических групп ксилофильных жуков.

О. Л. Крыжановский и А. Н. Рейхардт (Крыжановский, Рейхардт 1976) выделили две морфологические группы ксилофильных карапузиков (Histeridae): первая — уплощенные в дорсовентральном направлении, обитающие под корой деревьев; вторая группа — с телом цилиндрической формы, обитающие в ходах насекомых-ксилофагов. Также авторы выделяют третью группу, которая, по их мнению, не относится к истинным ксилофилам, поскольку их внешний облик в большей степени соответствует другим экологическим группам жуков-карапузиков (мицетофаги, детритофилы, мирмекофилы, иногда нидиколы); виды третьей группы имеют в основном овальную или шаровидную форму тела.

Анализ морфологии ксилофильных жуков-карапузиков на примере рода *Hololepta* показал, что наиболее эволюционно продвинутые группы видов внутри рода имеют тенденцию к дорсовентральному сплющиванию тела (Бичевой 2024). Согласно другому исследованию по морфометрии жуков-карапузиков, неспециализированные виды характеризуются промежуточными значениями морфометрических индексов по сравнению с ксилофильными и псаммофильными (обитателями песков) видами (Бичевой 2021).

К. Дезендер (Desender, Maelfait 1989) в своей работе показал, что существует по-

ложительная корреляция между степенью дорсовентрального сплющивания тела у прибрежных жужелиц (Carabidae) и литофильностью вида. Поскольку все рассмотренные им литофильные виды принадлежат к разным под родам рода *Bembidion*, он заключил, что уплощенная форма тела имеет важное адаптивное значение для этих жуков и, по-видимому, развивалась независимо от филогенетических связей.

В своей работе Ю. Дзёки и М. Кон (Johki, Kon 1987) показали, что, несмотря на близкую форму тела исследованных представителей семейства Passalidae, высота тела жуков заметно отличается. Такие вариации тесно связаны с местообитанием видов: особи с уплощенной формой (например, *Leptaulax* spp.) живут непосредственно под корой мертвых деревьев, в то время как особи с выпуклой формой (например, *Taeniocerus* spp. и *Aceraius* spp.) роют туннели в сердцевине древесины или в обломках гнилой древесины либо делают проходы на стыке между бревном и землей. Авторы также утверждают, что сплющивание формы тела жуков — адаптация к жизни в трещинах, которая конвергентно возникает и у других семейств жесткокрылых, таких как Carabidae и Cucujidae.

И. Х. Шарова (Шарова 1981) разработала классификацию жизненных форм жужелиц (Carabidae), связывая их внешнее строение (форму тела, ног, головы) с типом питания, способом передвижения и обитания в определенном ярусе.

Ряд исследований демонстрирует (Шарова 1981; Кашцев 1999), что в разных группах жуков независимо была выявлена прямая связь между формой их тела и средой обитания. Было установлено, что виды, занимающие сходные микробиотопы, характеризуются и близкой формой тела. Эти изменения формы, как показывают данные, возникают конвергентно на разных таксономических уровнях — от подрода до семейства.

Таким образом, для изучения связи между формой тела и средой обитания в настоящей работе проводится анализ

Таблица 1
Морфометрические параметры исследованных видов ксилофильных жуков (виды жуков, у которых не удалось измерить параметр, отмечены «—»)

Table 1
Morphometric parameters of the studied xylophilous beetle species. Beetle species for which a given parameter could not be measured are marked with a dash (—)

Семейство	Вид	№	Количество экземпляров (n)	Длина тела, мм (a)	Высота тела, мм (b)	Ширина тела, мм (c)	Индекс уплощенности (y = a/b)	Индекс выпуклости (z = c/b)	Индекс удлиненности (x = a/c)	Индекс сферичности (S)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Cerylonidae	<i>Cerylon fagi</i> Brisout de Barneville, 1867	1	1	1,9	0,6	0,9	3,2	1,5	2,1	0,6
	<i>Cerylon histeroides</i> (Fabricius, 1792)	2	10	2,2 ± 0,05	0,6 ± 0,03	0,9 ± 0,03	4,0 ± 0,2	1,7 ± 0,13	2,4 ± 0,08	0,6
Curculionidae	<i>Ips typographus</i> (Linnaeus, 1758)	3	5	4,8 ± 0,08	1,8 ± 0,06	1,8 ± 0,06	2,7 ± 0,06	1,0 ± 0,04	2,7 ± 0,09	0,6
	<i>Crypturgus hispidulus</i> Thomson, 1870	4	3	1,2 ± 0,0	0,4 ± 0,0	0,5 ± 0,04	3,0 ± 0,0	1,2 ± 0,1	2,6 ± 0,2	0,6
Histeridae	<i>Acritus minutus</i> (Herbst, 1791)	5	2	1,0 ± 0,16	0,5 ± 0,0	0,7 ± 0,0	1,9 ± 0,3	1,4 ± 0,0	1,4 ± 0,25	0,8
	<i>Platylomalus kabakovi</i> Kryzhanovskij, 1976	6	1	2,4	0,7	1,5	3,4	2,1	1,6	0,6
	<i>Platysoma lineare</i> Erichson, 1834	7	10	3,2 ± 0,06	1,2 ± 0,03	1,6 ± 0,04	2,8 ± 0,04	1,3 ± 0,04	2,1 ± 0,03	0,6
	<i>Plegaderus vulneratus</i> (Panzer, 1797)	8	2	1,4 ± 0,0	0,6 ± 0,0	0,9 ± 0,0	2,3 ± 0,0	1,5 ± 0,0	1,6 ± 0,0	0,7
	<i>Eurosomides minor</i> (Rossi, 1792)	9	3	4,2	1,3 ± 0,17	2,3 ± 0,21	2,5	1,8 ± 0,1	1,6	0,6
Laemophloeidae	<i>Cryptolestes ferrugineus</i> (Stephens, 1831)	10	3	2,0 ± 0,04	0,3 ± 0,04	0,7 ± 0,04	6,0 ± 0,64	2,3 ± 0,26	2,7 ± 0,12	0,5
Monotomidae	<i>Rhizophagus dispar</i> (Paykull, 1800)	11	3	2,8 ± 0,12	0,6 ± 0,06	0,9 ± 0,1	4,8 ± 0,26	1,5 ± 0,1	3,3 ± 0,17	—
	<i>Rhizophagus ? ferrugineus</i> (Paykull, 1800)	12	2	2,2 ± 0,16	0,5 ± 0,0	—	4,3 ± 0,3	—	—	—

Таблица 1. Окончание

Table 1. End

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Silvanidae	<i>Silvanus bidentatus</i> (Fabricius, 1792)	13	2	2,7±0,07	0,5±0,0	0,8±0,1	5,3±0,1	1,6±0,2	3,4±0,35	0,5
	<i>Dendrophagus crenatus</i> (Paykull, 1799)	14	1	5,5	0,7	1,5	7,9	2,1	3,7	
Staphylinidae	<i>Sepedophilus bipunctatus</i> (Gravenhorst, 1802)	15	2	5,4±0,16	1,0±0,0	0,7±0,1	5,4±0,16	0,7±0,1	7,8±0,9	0,4
	<i>Sepedophilus</i> sp.	16	3	4,4±0,39	0,9±0,16	1,4	5,2±0,67	2,0	3,0	0,5
	<i>Phloeopora</i> sp.	17	1	5,2	0,7	—	7,4	—	—	—
	<i>Scaphisoma</i> sp.	18	8	1,9±0,05	0,9±0,03	—	2,2±0,04	—	—	—
	<i>Scaphidium quadrimaculatum</i> Olivier, 1790	19	4	5,2±0,34	2,4±0,09	2,0	2,2±0,07	0,9	2,5	0,6
Tenebrionidae	<i>Corticeus linearis</i> (Fabricius, 1790)	20	5	2,3±0,06	0,6±0,04	0,6	3,7±0,15	1,0	3,8	0,5
Trogossitidae	<i>Nemozoma elongatum</i> (Linnaeus, 1761)	21	2	3,0±0,07	0,7± 0,0	0,7±0,1	4,2±0,1	1,0±0,1	4,3±0,7	0,5
Zopheridae	<i>Bitoma crenata</i> (Fabricius, 1775)	22	3	2,8±0,18	0,6±0,1	0,9±0,06	4,9±0,29	1,7±0,1	3,0±0,09	0,5

представителей 10 семейств 22 видов ксилофильных жуков.

Цель нашего исследования — выявить взаимосвязь между размером и формой тела ксилофильных жуков.

Материалы и методы

Материал. В ходе исследования были проанализированы показатели формы тела 76 экземпляров жуков, относящихся к 22 видам из 10 семейств. Подробный список исследованных видов и их количество указаны в таблице 1. Основная часть исследованного материала (59 экземпляров) была собрана вторым автором настоящей работы близ территории Звенигородской биологической станции 23–26 июня 2025 г. (Московская обл., Одинцовский городской округ, 55°41'00" с. ш., 36°43'00" в. д).

Материал хранится на кафедре энтомологии МГУ им. М. В. Ломоносова, жуки семейства Histeridae — в личной коллекции первого автора. Остальная часть материала (17 экземпляров) была взята из личной коллекции первого автора.

Для определения жуков были использованы литературные источники и интернет-ресурсы.

Литературные источники. Определитель Н. Б. Никитского (Никитский 1980); «Определитель насекомых Европейской части СССР» под редакцией Г. Я. Бей-Биенко (Арнольди и др. 1950; Алексеев и др. 1965). Для жуков семейства Histeridae использовался определитель О. Л. Крыжановского и А. Н. Рейхардта (Крыжановский, Рейхардт 1976), для короедов (Scolytinae) был использован определитель Старка (Старк

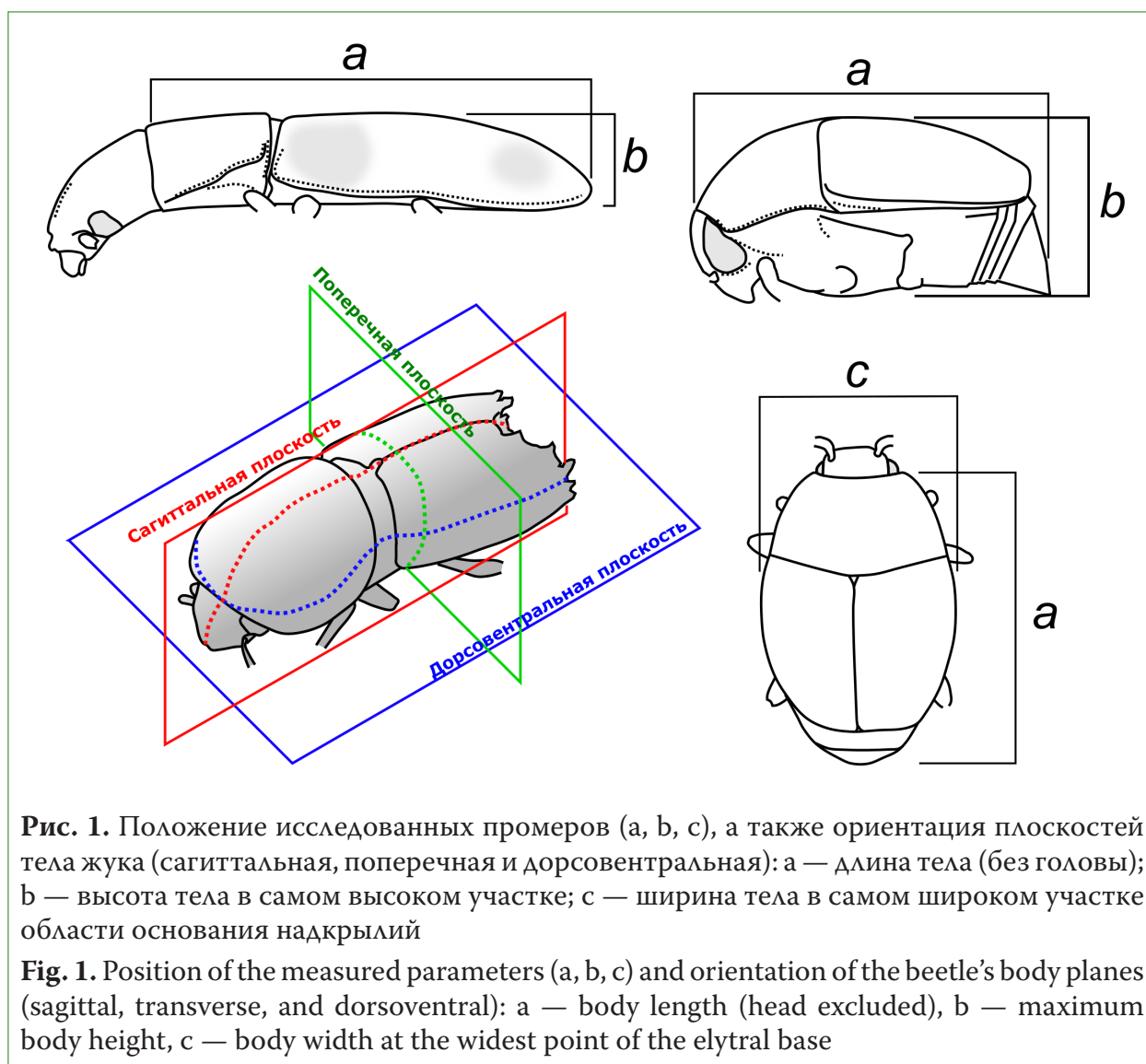


Рис. 1. Положение исследованных промеров (a, b, c), а также ориентация плоскостей тела жука (сагиттальная, поперечная и дорсовентральная): a — длина тела (без головы); b — высота тела в самом высоком участке; c — ширина тела в самом широком участке области основания надкрылий

Fig. 1. Position of the measured parameters (a, b, c) and orientation of the beetle's body planes (sagittal, transverse, and dorsoventral): a — body length (head excluded), b — maximum body height, c — body width at the widest point of the elytral base

1952). Также привлекались данные из работы М. Н. Самкова и В. В. Белова (Самков, Белов 1988) по жесткокрылым, собранным на территории биостанции.

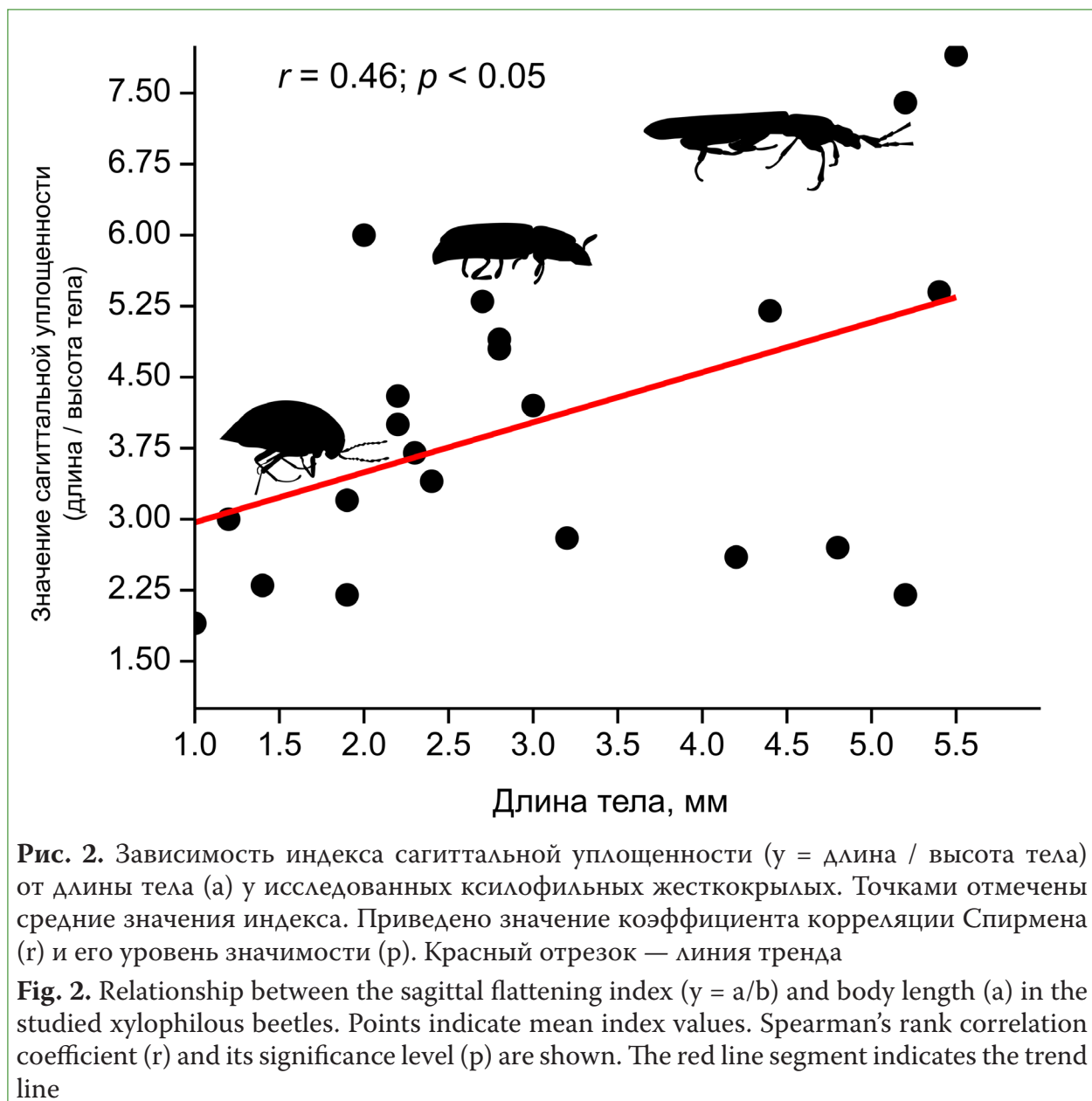
Интернет-ресурсы. Для сравнительного анализа жуков использовались следующие онлайн-ресурсы и базы данных: сайт Зоологического института РАН (ЗИН), «Жуки Московской области», Global Biodiversity Information Facility (GBIF), iNaturalist.

Сбор материала. Материал собирали вручную из-под коры деревьев. Мелких насекомых фиксировали в 96%-ном этаноле в микропробирках, крупных — парами этилацетата в пластиковых контейнерах.

Оценка стадии разложения деревьев. В ходе работы были обследованы поваленные деревья, с которых удаляли кору и проводили сбор имаго жесткокры-

лых. Было осмотрено 31 дерево, относящееся к таким видам растений, как липа (*Tilia cordata*), береза (*Betula pendula*), сосна (*Pinus sylvestris*), ель (*Picea abies*), дуб (*Quercus robur*). Для оценки степени разложения древесины использовали упрощенную шкалу П. В. Гордиенко (Гордиенко 1979): стадия 1 — древесина с плотной корой и древесина такая же плотная, но с видимыми признаками деструкции; стадия 2 — верхний слой древесины мягкий, кора местами отпала; стадия 3 — разложение проникает на значительную глубину и остается лишь форма ствола, кора местами отпала, на поверхности обычно хорошо развиты синузии мхов и лишайников.

Оборудование и методы измерений. Фотографирование жуков проводили с помощью цифровой камеры OmniVision



OV13B10, установленной на окуляр микроскопа Dagong SZM7045T-B1. Разрешение изображений 480×1040 пикселей. Все экземпляры фотографировали в дорсальной и латеральной проекциях при одинаковом освещении. Жуков располагали на горизонтальной поверхности для стандартизации позиции. Измерения трех линейных морфометрических показателей тела (a , b , c) жесткокрылых выполняли в программе ImageJ 1.53e. Для калибровки измерений использовали эталонный объект-микрометр, сфотографированный в том же масштабе. Измерения проводили оба автора независимо друг от друга, после чего результаты сверяли для исключения субъективной ошибки.

Анализ данных и визуализация. Полученные морфометрические данные вносили в таблицу Google Sheets. Статистический анализ проводили с использованием программ Past 4.01 (Hammer et al. 2001) и R (The R Project... 2025). Трехмерные эллипсоиды на иллюстрациях, форма которых соответствует обобщенной форме тела жуков, были созданы в программе Cinema 4D R25 на основе значений их морфологических индексов (x , y , z).

Поскольку распределение данных отличалось от нормального, для оценки корреляции применяли непараметрический метод Спирмена. Для кластерного анализа данных, представленных средними значе-

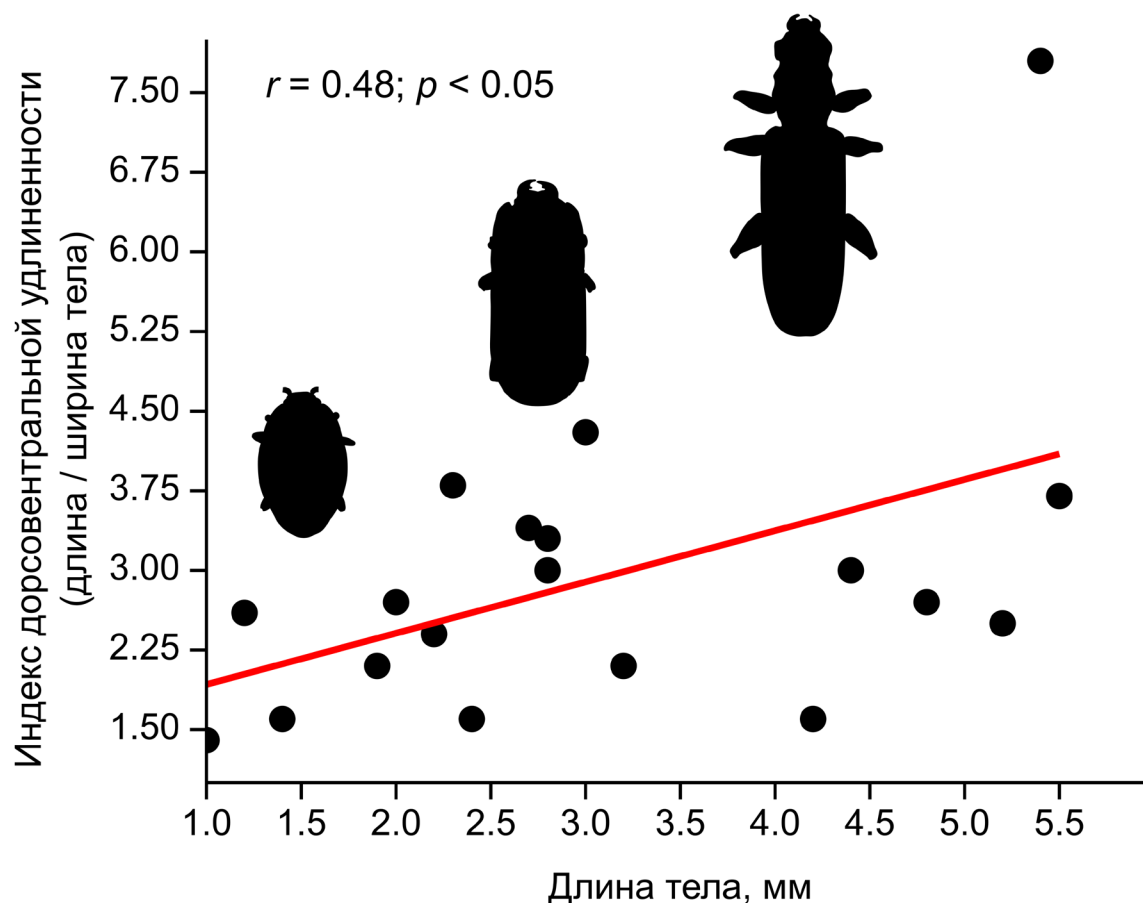


Рис. 3. Диаграмма, отражающая связь между длиной тела и значением дорсовентральной удлинённости исследованных жуков. Точками отмечены средние значения индекса. Приведено значение коэффициента корреляции Спирмена (r) и его уровень значимости (p). Красный отрезок — линия тренда

Fig. 3. Relationship between body length and the dorsoventral flattening index in the studied xylophilous beetles. Points indicate mean index values. Spearman's rank correlation coefficient (r) and its significance level (p) are shown. The red line segment indicates the trend line

ниями исследованных индексов (табл. 1), был использован агломеративный метод UPGMA и евклидово расстояние. Для оценки корректности выбора метода кластеризации применялся коэффициент копенетической корреляции (Cophenetic Correlation Coefficient), расчет которого реализован в программе Past.

Размер выборки. Число исследованных экземпляров варьировало между видами (табл. 1) в силу их доступности в природе и в коллекционном материале. Поэтому при интерпретации результатов основное внимание уделялось общим трендам, выявляемым методами корреляционного и

многомерного анализа по всему массиву данных.

Принятые в работе обозначения плоскостей тела и расчет показателей формы. В ходе работы были измерены следующие морфометрические параметры:

а — длина тела от переднего края переднеспинки до вершины надкрылий или брюшка. Длина головы в измерения не включалась, поскольку у представителей части семейств (например, Curculionidae и Histeridae) голова обладает способностью вытягиваться или подгибаться. Поскольку у некоторых стафилинид (Staphylinidae) брюшко может вытягиваться, при расправ-

Таблица 2

Результаты статистик проверки на нормальное распределение морфометрических показателей

Table 2

Results of normality tests for morphometric parameters

Переменная	Тест	Статистики	p-значение	Тип распределения данных
Длина тела	Шапиро — Уилк	$W \approx 0,89$	$p < 0,05$	Не нормальное
	Колмогоров — Смирнов (p Лиллиефорса)	$D \approx 0,17$	$P = 0,12$	
Высота тела	Шапиро — Уилк	$W \approx 0,71$	$p < 0,05$	Не нормальное
	Колмогоров — Смирнов (p Лиллиефорса)	$D \approx 0,29$	$p < 0,01$	
Ширина тела	Шапиро — Уилк	$W \approx 0,87$	$p < 0,05$	Не нормальное
	Колмогоров — Смирнов (p Лиллиефорса)	$D \approx 0,32$	$p < 0,01$	

лении материала мы стремились придать ему позицию, характерную для живых насекомых;

b — высота тела в самой высокой точке;

c — ширина тела в области наибольшей ширины надкрылий.

Для количественной оценки формы тела ксилофильных жуков в трехмерном пространстве были рассчитаны следующие показатели (рис. 1).

Индексы формы тела:

$x = (a) \text{ Длина тела (мм)} / (c) \text{ Ширина тела (мм)}$ — индекс дорсовентральной удлиненности;

$y = (a) \text{ Длина тела (мм)} / (b) \text{ Высота тела (мм)}$ — индекс сагиттальной уплощенности;

$z = (c) \text{ Ширина тела (мм)} / (b) \text{ Высота тела (мм)}$ — индекс поперечной выпуклости.

$$S(\text{Sphericity index}) = \frac{1 + \frac{b}{a} + \frac{c}{a}}{3} \text{ — индекс сферичности.}$$

Результаты

Исследованные показатели размеров тела жуков имеют ненормальное распределение (табл. 2).

Сагиттальная уплощенность (рис. 2). Жуки, имеющие больший размер тела относительно более мелких жуков, обладают более вытянутой и низкой формой. Об этом свидетельствует положительная кор-

реляция между размером тела и значением уплощенности ($r = 0,46; p < 0,05$).

Дорсовентральная удлиненность (рис. 3). Кроме того, у исследованных видов было обнаружено, что жуки меньшего размера обладают меньшей относительной шириной. Это подтверждается положительной корреляцией между размером тела и значением дорсовентральной удлиненности ($r = 0,48; p < 0,05$).

Поперечная выпуклость (рис. 4). Между размером тела и значением поперечной сплюсненности обнаружена слабая отрицательная корреляция, которая, однако, не является статистически значимой ($r = -0,16; p = 0,50$).

Связь формы тела жуков со стадией разложения древесины (рис. 5). В ходе исследования сбор ксилофильных жесткокрылых осуществляли с бревен, находящихся на разных стадиях разложения.

Статистически значимых различий между 1 и 2 группой разложения древесины по значениям уплощенности тела жуков не выявлено ($U = 9,5; p = 0,858$). Величина эффекта была малой ($A = 0,452$). Статистически значимых различий между 1 и 3 группой разложения древесины по значениям уплощенности тела жуков не выявлено ($U = 39; p = 0,475$). Величина эффекта была малой ($A = 0,398$), что указывает на слабую и нестабильную разницу между группами.

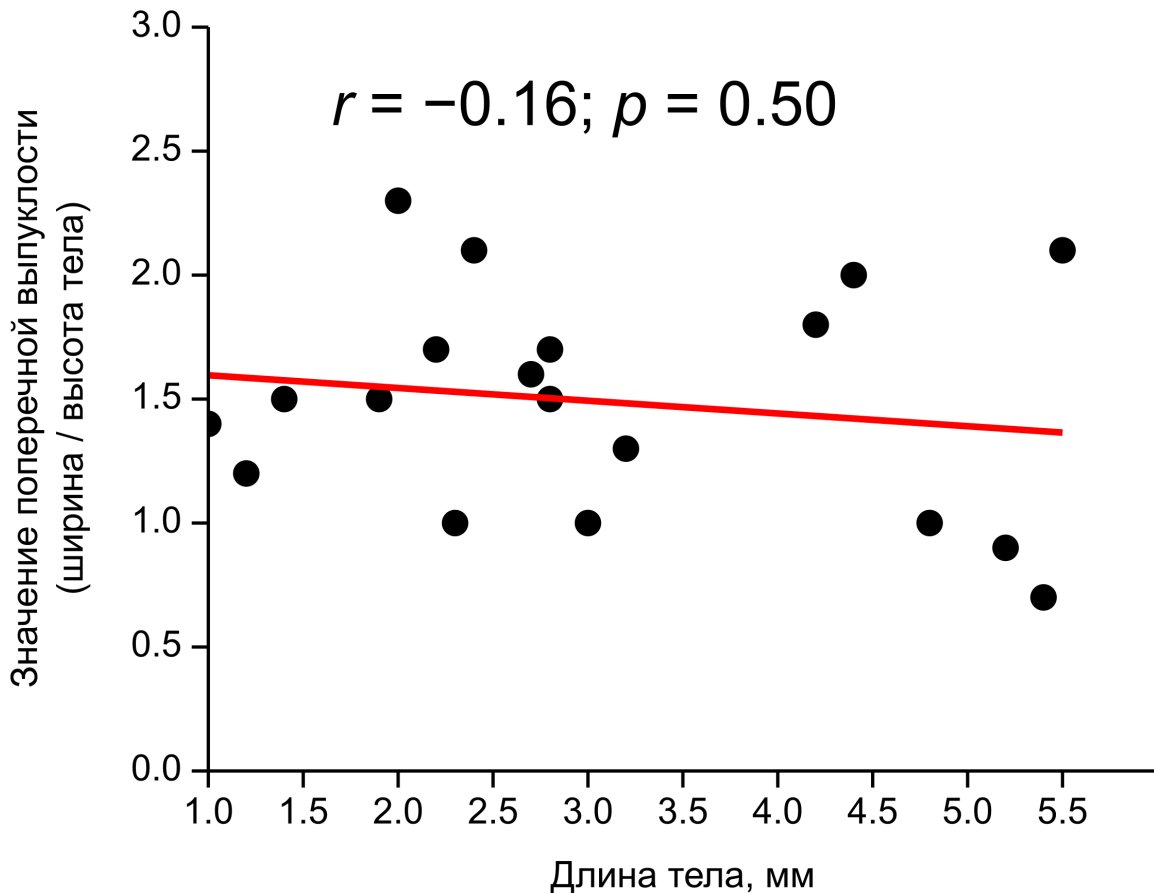


Рис. 4. Диаграмма, отражающая связь между длиной тела и значением поперечной выпуклости исследованных жуков. Точками отмечены средние значения индекса. Приведено значение коэффициента корреляции Спирмена (r) и его уровень значимости (p). Красный отрезок — линия тренда

Fig. 4. Relationship between body length and the transverse convexity index in the studied xylophilous beetles. Points indicate mean index values. Spearman's rank correlation coefficient (r) and its significance level (p) are shown. The red line segment indicates the trend line

На основании наших данных, мы не обнаружили значимой связи между значением сагиттальной уплощенности и стадией разложения древесины. Однако из-за небольшого объема выборки слабую связь между этими параметрами мы не исключаем.

Также для проверки связи между значениями индекса сферичности (S) и типом питания жуков был проведен дисперсионный анализ (ANOVA). Статистически значимых различий между группами не выявлено ($F = 0,208$; $p = 0,889$). Подтверждая этот результат, байесовский фактор (0,112) также свидетельствует в пользу отсутствия различий между средними значениями.

Связь между размером и значением индекса шаровидности исследованных

ксилофильных жуков (рис. 6). Полученные результаты, представленные в виде диаграмм (рис. 1–4, 6) и дендрограммы (рис. 5), не выявили четкого разделения исследованных видов ксилофильных жуков на дискретные размерные классы. Однако анализ демонстрирует устойчивую аллометрическую тенденцию: с увеличением размеров тела форма жуков становится более вытянутой и дорсовентрально сплюсненной, тогда как у более мелких видов преобладает шаровидная форма тела. На основании представленной диаграммы можно сделать вывод о связи размеров и формы тела жуков с их микробиотопом под корой. Анализ неплоских видов подсемейств Scolytinae и Scaphidiinae показал,

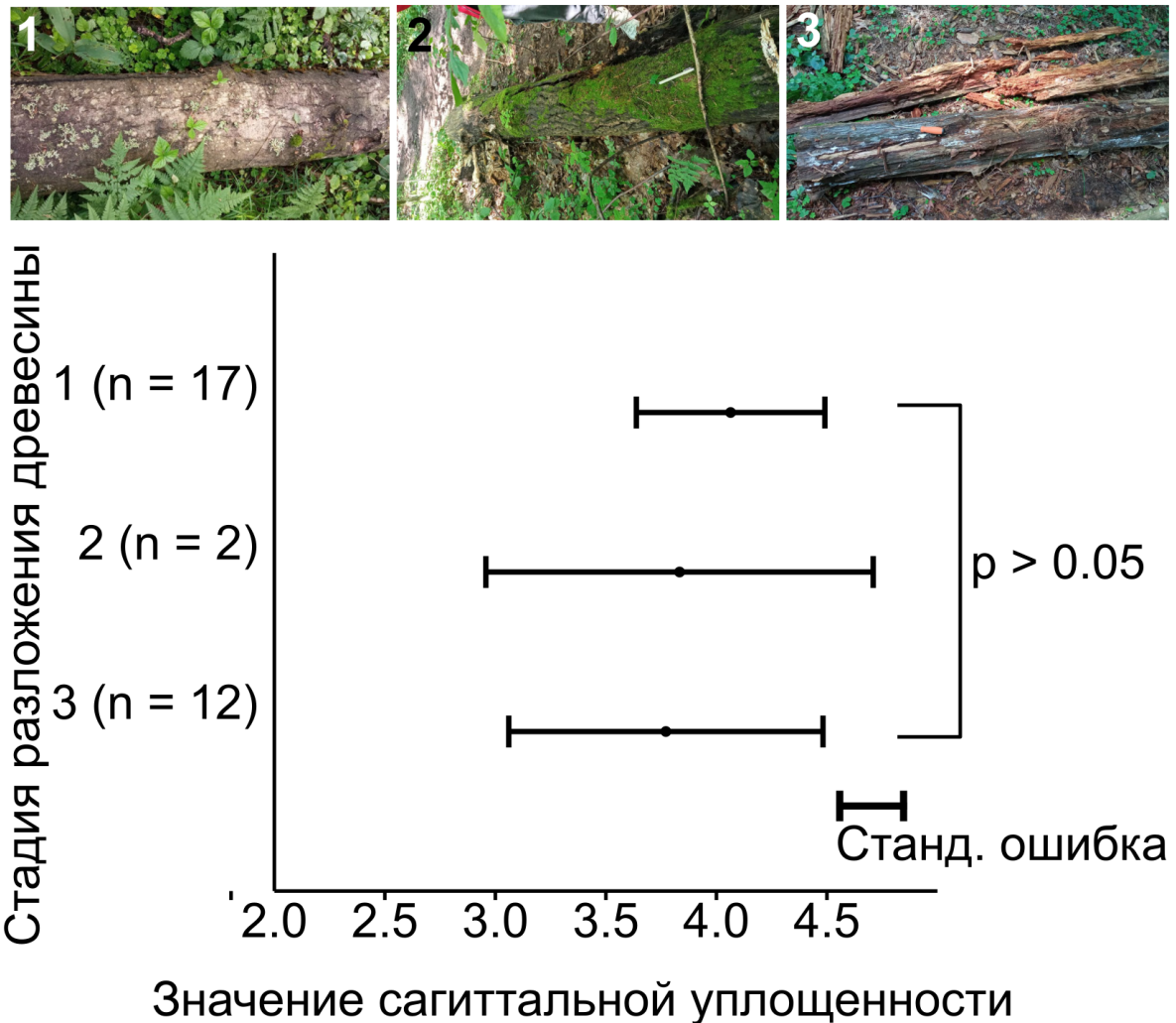


Рис. 5. Значение сагиттальной уплощенности жуков и стадии разложения деревьев, на которых они были собраны. Уровень значимости отличий между средними значениями (p) при использовании U-критерия Манна — Уитни; n — число анализируемых экземпляров жуков; 1, 2 и 3 — стадии разложения древесины

Fig. 5. Sagittal flattening index in relation to wood decomposition stages. The significance level (p) for differences between mean values was determined using the Mann–Whitney U test; n indicates the number of beetle specimens analyzed. Numbers 1, 2, and 3 denote the stages of wood decomposition

что у них отсутствует дорсовентральное уплощение, но наблюдается изометрическое уменьшение размеров тела в разных размерных классах. Этот тип миниатюризации, вероятно, связан с обитанием в узких пространствах: например, в ходах под корой или в порах плодовых тел ксилофильных грибов, где компактная, но не плоская форма оказывается адаптивно выгодной.

Согласно данным современных филогенетических реконструкций (Beutel et

al. 2024), семейства Silvanidae и Histeridae значительно удалены друг от друга в системе отряда жесткокрылых. Это свидетельствует в пользу конвергентного характера дорсовентрального уплощения тела, которое, вероятно, возникало независимо в нескольких эволюционных линиях ксилофильных жуков.

Кластерный анализ. Кластерный анализ позволил выделить три основных морфотипа, в целом соответствующих классификации, предложенной О. Л. Крыжанов-

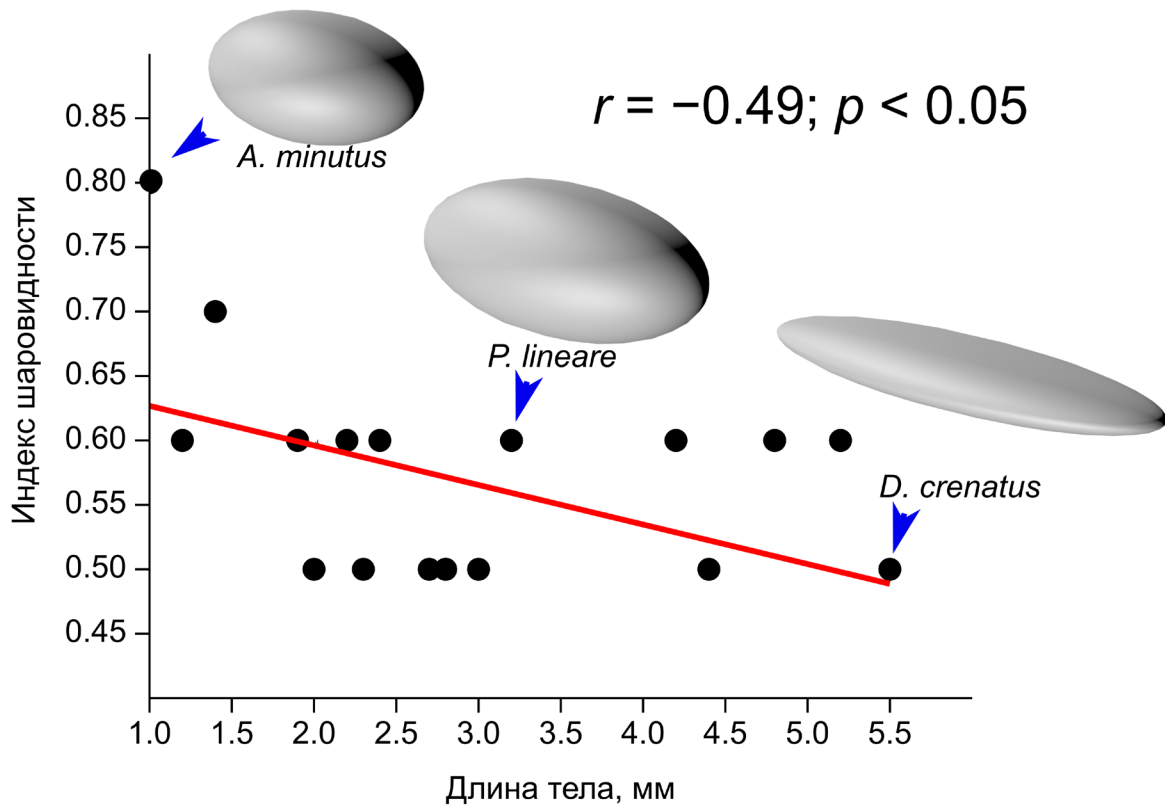


Рис. 6. Диаграмма, отражающая связь между длиной тела и значением индекса шаровидности исследованных жуков. Точками отмечены средние значения индекса. Приведено значение коэффициента корреляции Спирмена (r) и его уровень значимости (p). Красный отрезок — линия тренда. Показаны трехмерные эллипсоиды, схематически представляющие форму тела отмеченных жуков (стрелки)

Fig. 6. Relationship between body length and the sphericity index value in the studied xylophilous beetles. Points indicate mean index values. Spearman's rank correlation coefficient (r) and its significance level (p) are shown. The red line segment indicates the trend line. Three-dimensional ellipsoids schematically representing the body shape of the highlighted beetles (indicated by arrows) are shown

ским и А. Н. Рейхардтом (Крыжановский, Рейхардт 1976):

Группа 1 ($S = 0,4-0,5$). Вытянутые и дорсовентрально сплюснутые формы (желтый цвет на дендрограмме).

Группа 2 ($S = 0,5$). Удлиненно-цилиндрическая форма тела (голубой цвет).

Группа 3 ($S = 0,6-0,8$). Овальная или близкая к округлой форма тела (зеленый цвет).

Невысокие значения статистической поддержки в узлах дендрограммы указывают на то, что границы между этими группами не являются жесткими, а переходы между морфотипами носят постепенный характер. Тем не менее сама возможность

такой кластеризации подтверждает существование общих направлений морфологической адаптации у ксилофильных жуков, связанных с освоением различных микробиотопов (узкие полости под корой, ходы в древесине, поры грибов).

Также был использован анализ главных компонент (PCA) (рис. 8). Главная компонента 1 описывает 73,8 % дисперсии, ГК 2 — 25,6 %. Наибольший вклад в дисперсию компоненты 1 внесло значение индекса сагиттальной уплощенности (0,76), а наибольший вклад в дисперсию компоненты 2 внесло значение индекса дорсовентральной удлиненности (−0,70) (табл. 3).

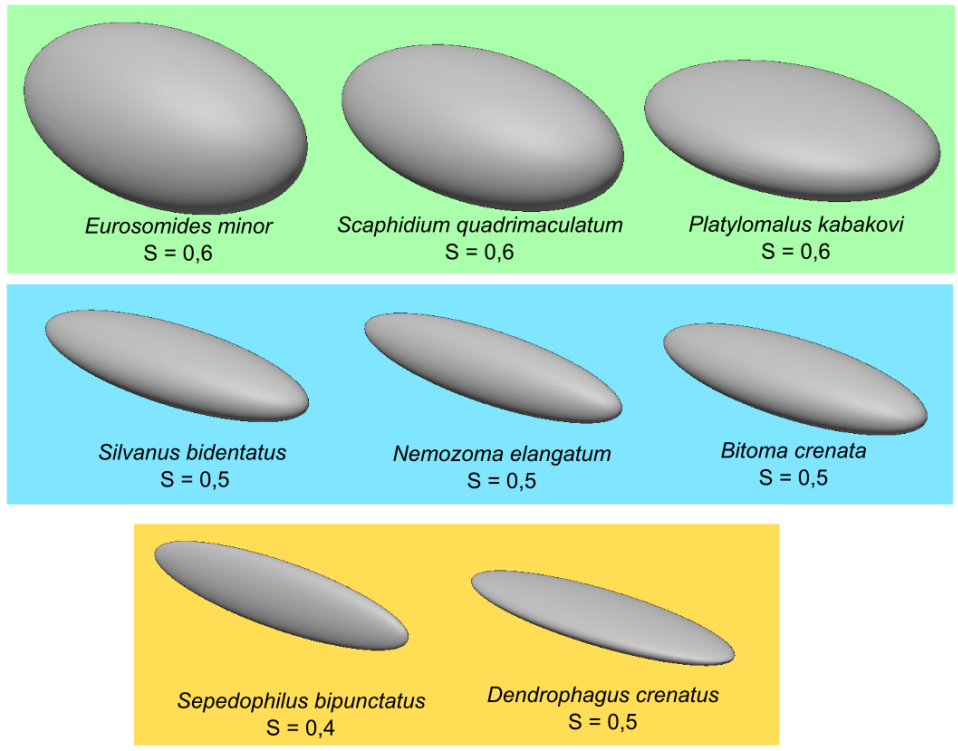
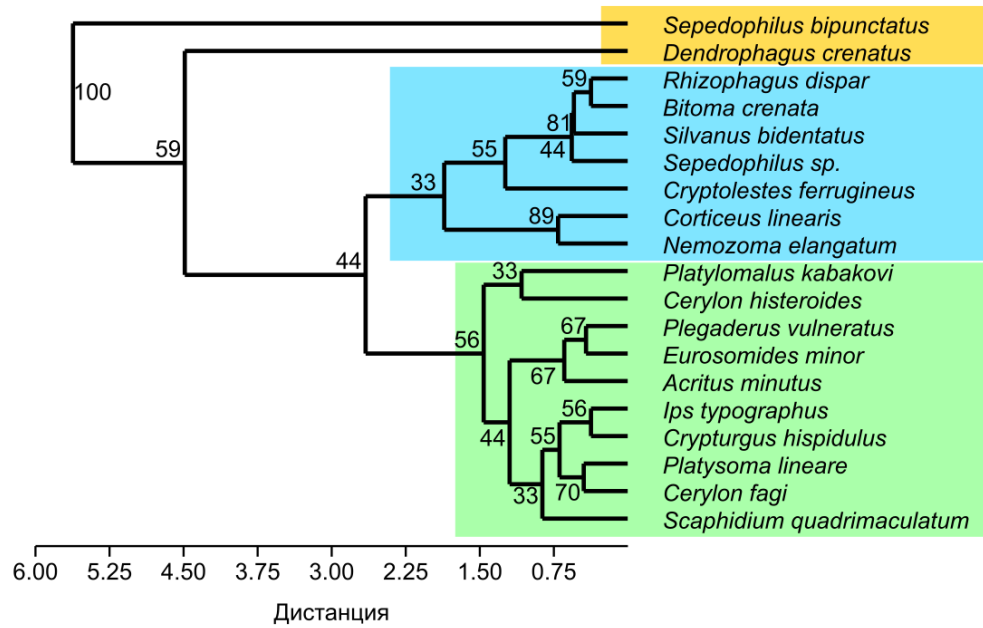


Рис. 7. Дендрограмма, построенная по значениям трех индексов формы тела (x, y, z) исследованных жуков. Узлы дендрограммы снабжены значениями бутстрэп-поддержки (N = 10000). Цветом выделены наиболее обособленные группы. Показаны трехмерные эллипсоиды, схематически представляющие форму тела жуков из этих групп, с указанием соответствующих значений индекса сферичности (S)

Fig. 7. Dendrogram based on the values of three body shape indices (x, y, z) of the studied xylophilous beetles. Nodes are labelled with bootstrap support values (N = 10,000). The most distinct groups are colour-coded. Three-dimensional ellipsoids schematically representing the body shapes of beetles from these groups are shown, with the corresponding sphericity index values (S) indicated

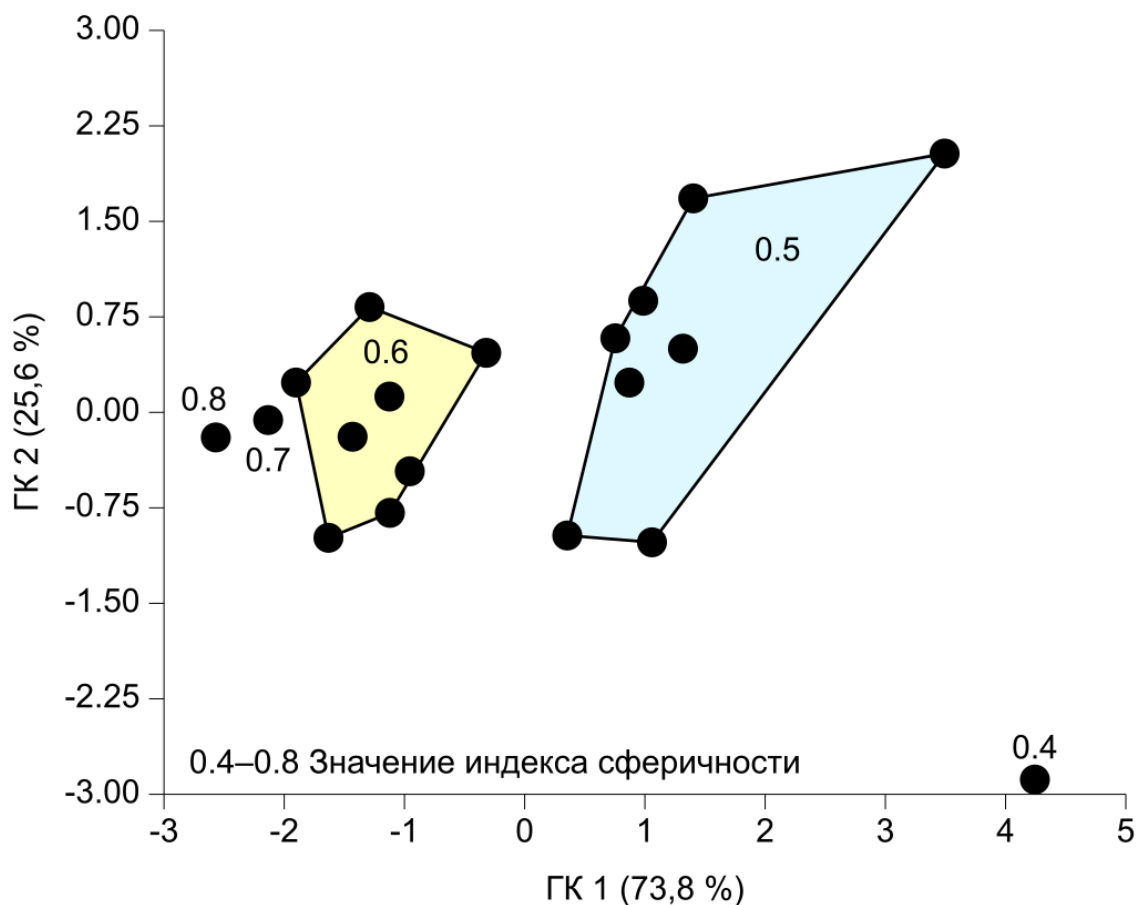


Рис. 8. Диаграмма рассеяния, основанная на значениях первых двух главных компонент (ГК 1 и ГК 2). В скобках рядом с обозначением осей указан процент общей дисперсии, объясняемый каждой компонентой. Анализ выполнен по значениям трех индексов формы тела (x , y , z) исследованных жуков. Цветом выделены два морфотипа, наиболее многочисленные в выборке: группа 1 (желтый, $S = 0,6$), группа 2 (голубой, $S = 0,5$)

Fig. 8. Scatter plot based on the values of the first two principal components (PC1 and PC2). The percentage of total variance explained by each component is indicated in parentheses next to the axis labels. The analysis was performed using the values of three body shape indices (x , y , z) of the studied beetles. The two most abundant morphotypes in the sample are colour-coded: Group 1 (yellow, $S = 0.6$) and Group 2 (blue, $S = 0.5$)

Было обнаружено, что результаты двух типов анализа сопоставимы (рис. 7, 8).

Выводы

Проведенный морфометрический анализ выявил три основных морфотипа ксилофильных жуков (вытянуто-уплощенные, удлинено-цилиндрические и округлые формы), в целом соответствующих ранее предложенной классификации (Крыжановский, Рейхардт 1976). Кластеризация, однако, имеет невысокую статистическую поддержку, что указывает на плавность переходов между формами и возможное

существование континуума морфологических признаков.

Установлена достоверная корреляция между размером тела и его сферичностью: миниатюризация у исследованных видов сопровождается увеличением индекса сферичности (S).

Одними из важных факторов процесса адаптации формы тела к условиям жизни под корой деревьев, вероятно, являются показатели дорсовентральной удлиненности и сагиттальной уплощенности. Наши выводы подтверждаются последним исследованием морфологии и филогении

Таблица 3

Вклад в дисперсию первых трех главных компонент (ГК 1–3) значений морфометрических индексов (x, y, z) исследованных жуков

Table 3

Contribution of morphometric index values (x, y, z) to the variance of the first three principal components (PC 1–3) in the studied beetles

Индекс	ГК 1	ГК 2	ГК 3
Сагиттальная уплощенность	0,76	0,60	-0,26
Дорсовентральная удлиненность	0,65	-0,70	0,29
Поперечная выпуклость	0,01	0,38	0,92

ксилофильного рода *Hololepta* (Histeridae: Hololeptini) (Бичевой 2024), у видов которого в ходе эволюции происходят специализация и уплощение в дорсовентральном направлении вместе с увеличением длины тела.

Классификация и морфотипы. Мы полагаем, что классификация, предложенная Крыжановским и Рейхардтом (Крыжановский, Рейхардт 1976), в действительности разделяет на четкие категории континуум переходных форм. В пределах семейства Histeridae такое разделение может в значительной степени соответствовать филогенетическим группам. Однако, если рассматривать весь комплекс ксилофильных жуков, обитающих под корой, можно наблюдать постепенный переход одного морфотипа в другой, коррелирующий с размером тела. Выявленная тенденция, вероятно, носит адаптивный характер и может являться следствием конвергентной эволюции.

Гипотеза. Основная рабочая гипотеза, согласующаяся с полученными данными, заключается в том, что комбинация малого размера и повышенной сферичности представляет собой морфологическую адаптацию для эффективного проникновения и перемещения в плотных, трехмерно-ограниченных субстратах. При достижении достаточно малых размеров давление отбора, благопри-

ятствующее уплощению, ослабевает, и эволюционное преимущество получает форма, близкая к сферической. Данная форма тела минимизирует механическое сопротивление и может оптимизировать соотношение объема тела и площади его поверхности в специфических условиях микробиотопа.

Благодарности

Мы благодарны А. С. Сажневу (Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН) за ценные замечания по тексту работы, А. А. Бенедиктову (МГУ им. М. В. Ломоносова) за помощь в определении жесткокрылых и за ценные советы и замечания, П. Н. Петрову (МГУ им. М. В. Ломоносова) за ценные советы и замечания, А. Е. Часовской (Москва) за помощь в сборе материала. Также мы благодарим Т. А. Федорову (МГУ им. М. В. Ломоносова) за ценные советы по ходу исследования. Мы признательны И. А. Забалуеву (ЗММУ им. М. В. Ломоносова) и А. В. Тимохову (МГУ им. М. В. Ломоносова) за предоставленный материал.

Финансирование

Исследование выполнено в рамках госзадания МГУ им. М. В. Ломоносова (номер ЦИТиС: 121032300063-3). Авторы заявляют, что данное исследование не получало внешнего финансирования.

Литература

- Алексеев, А. В., Арнольди, Л. В., Гурьева, Е. Л. и др. (сост.). (1965) *Определитель насекомых Европейской части СССР: в 5 т. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые*. М.; Л.: Наука, 668 с.
- Арнольди, К. В., Арнольди, Л. В., Бей-Биенко, Г. Я. и др. (сост.). (1950) *Определитель насекомых, повреждающих деревья и кустарники ползающих насекомых*. М.: Л.: АН СССР, 442 с.

- Бичевой, В. В. (2021) Морфометрия экологических групп жуков-карапузиков (Coleoptera, Histeridae). В кн.: Д. А. Погоньшев (ред.). *XXIII Всероссийская студенческая научно-практическая конференция Нижневартковского государственного университета. Ч. 1. Биология. Экология. География. Безопасность жизнедеятельности*. Нижневартовск: Изд-во Нижневартковского государственного университета, с. 47–54.
- Бичевой, В. В. (2024) Половой аппарат самок видов рода *Hololepta* (Coleoptera, Histeridae, Histerinae, Hololeptini) и его значение для систематики группы. *Зоологический журнал*, т. 103, № 10, с. 30–54. <http://dx.doi.org/10.31857/S0044513424100032>
- Володченко, А. Н., Сажнев, А. С. (2023) Новые находки ксилофильных жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) для Саратовской области. *Амурский зоологический журнал*, т. 15, № 2, с. 469–480. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-2-469-480>
- Гордиенко, П. В. (1979) *Экологические особенности дереворазрушающих грибов в лесных биоценозах среднего Сихотэ-Алиня. Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук*. М., МГУ имени М. В. Ломоносова, 24 с.
- Кашеев, В. А. (1999) Классификация морфоэкологических типов имаго стафилинид. *Tethys Entomological Research*, № 1, с. 157–170.
- Крыжановский, О. Л., Рейхардт, А. Н. (1976) *Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 5. Вып. 4. Жуки надсемейства Histeroidea (семейства Sphaeritidae, Histeridae, Synteliidae)*. Л.: Наука, 435 с.
- Мамонтов, С. Н. (2009) *Ксилофильные жесткокрылые засечного ботанико-географического района Тульской области. Автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук*. М., МГУ имени М. В. Ломоносова, 22 с.
- Никитский, Н. Б. (1980) *Насекомые-хищники короедов и их экология*. М.: Наука, 232 с.
- Самков, М. Н., Белов, В. В. (1988) Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) Звенигородской биостанции МГУ, собранные методом оконных ловушек. В кн.: А. П. Расницын (ред.). *Насекомые Московской области. Проблемы кадастра и охраны*. М.: Наука, с. 55–72.
- Старк, В. Н. (1952) *Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 31. Короеды*. М.; Л.: АН СССР, 462 с.
- Шарова, И. Х. (1981) *Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae)*. М.: Наука, 360 с.
- Beutel, R. G., Xu, C., Jarzembowski, E. et al. (2024) The evolutionary history of Coleoptera (Insecta) in the late Palaeozoic and the Mesozoic. *Systematic Entomology*, vol. 49, no. 3, pp. 355–388. <https://doi.org/10.1111/syen.12623>
- Desender, K., Maelfait, J.-P. (1989) Ecomorphological adaptations of riparian carabid beetles. *L'Institut Royal des Science Naturelles de Belgique*, no. 59, pp. 309–314.
- Hammer, Ø., Harper, D. A., Paul, R. D. (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.
- Johki, Y., Kon, M. (1987) Morpho-ecological analysis on the relationship between habitat and body shape in adult passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University. Series of Biology. New series*, vol. 12, no. 2, pp. 119–128.
- Lawrence, J. F., Stephan, K. (1975) The North American Cerylonidae (Coleoptera: Clavicornia). *Psyche: A Journal of Entomology*, vol. 82, no. 2, pp. 131–166. <https://doi.org/10.1155/1975/16703>
- Smith, S. M., Beaver, R. A., Cognato, A. I. (2020) A monograph of the Xyleborini (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) of the Indochinese Peninsula (except Malaysia) and China. *ZooKeys*, vol. 983, no. 5, pp. 1–442. <https://doi.org/10.3897/zookeys.983.52630>
- The R Project for Statistical Computing*. (2025) [Online]. Available at: <https://www.R-project.org/> (accessed 24.11.2025).
- Thomas, M. C. (2003) The Brontini of the world: A generic review of the tribe (Coleoptera: Silvanidae: Brontinae). *Insecta Mundi*, vol. 17, no. 1–2, pp. 1–31.

References

- Alekseev, A. V., Arnoldi, L. V., Guryeva, E. L. et al. (comps.). (1965) *Keys to the insects of the European part of the USSR: In 5 vols. Vol. 2. Coleoptera and Strepsiptera*. Moscow; Leningrad: Nauka Publ., 668 p. (in Russian)
- Alekseev, S. K., Perov, V. V. (2016) Bark-gnawing beetles (Coleoptera: Trogossitidae) of the “Ugra” National Park. In: *Nature and history of the Ugra River basin. Iss. 8*. Kaluga: Ugra National Park Publ., pp. 121–125. (In Russian)
- Arnoldi, K. V., Arnoldi, L. V., Bey-Bienko, G. Ya. et al. (comps.). (1950) *Identification guide to insects damaging trees and shrubs of shelterbelts*. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., 442 p. (in Russian)
- Beutel, R. G., Xu, C., Jarzembowski, E. et al. (2024) The evolutionary history of Coleoptera (Insecta) in the late Palaeozoic and the Mesozoic. *Systematic Entomology*, vol. 49, no. 3, pp. 355–388. <https://doi.org/10.1111/syen.12623> (In English)

- Bichevoy, V. V. (2021) Morphometry of ecological groups of beetles (Coleoptera, Histeridae). In: D. A. Pogonyshv (ed.). *XXIII All-Russian student scientific and practical conference of Nizhnevartovsk State University. Pt 1. Biology. Ecology. Geography. Life safety*. Nizhnevartovsk: Nizhnevartovsk State University Publ., pp. 47–54. (In Russian)
- Bichevoy, V. V. (2024) The female reproductive system of the genus *Hololepta* (Coleoptera, Histeridae, Histerinae, Hololeptini) and its significance for the systematics of the group. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 103, no. 10, pp. 30–54. <http://dx.doi.org/10.31857/S0044513424100032> (In Russian)
- Desender, K., Maelfait, J.-P. (1989) Ecomorphological adaptations of riparian carabid beetles. *L'Institut Royal des Science Naturelles de Belgique*, no. 59, pp. 309–314. (In English)
- Gordienko, P. V. (1979) *Ecological features of wood-decaying fungi in forest biocenoses of the middle Sikhote-Alin. Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Moscow, Lomonosov Moscow State University, 24 p. (In Russian)
- Hammer, Ø., Harper, D. A., Paul, R. D. (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, no. 1, pp. 1–9. (In English)
- Johki, Y., Kon, M. (1987) Morpho-ecological analysis on the relationship between habitat and body shape in adult passalid beetles (Coleoptera: Passalidae). *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University. Series of Biology. New series*, vol. 12, no. 2, pp. 119–128. (In English)
- Kastcheev, V. A. (1999) Classification of eco-morphological types of adult staphylinids. *Tethys Entomological Research*, no. 1, pp. 157–170. (In Russian)
- Kirshenblat, Ya. D. (1965) Fam. Staphylinidae — Rove beetles. In: A. V. Alekseev, L. V. Arnoldi, E. L. Guryeva et al. (eds.). *Keys to the insects of the European part of the USSR: In 5 vols. Vol. 2. Coleoptera and Strepsiptera*. Moscow; Leningrad: Nauka Publ., pp. 111–156. (In Russian)
- Krasutsky, B. V. (2023) Shuttle *Scaphidium quadrimaculatum* Olivier, 1790 (Coleoptera, Staphylinidae) — a new species in the fauna of the Chelyabinsk region. *Scientific Notes of V. I. Vernadsky Crimean Federal University. Biology. Chemistry*, vol. 9 (75), no. 4, pp. 104–114. (In Russian)
- Kryzhanovskiy, O. L. (1965) Family Cucujidae — Flat bark beetles. In: A. V. Alekseev, L. V. Arnoldi, E. L. Guryeva et al. (eds.). *Keys to the insects of the European part of the USSR: In 5 vols. Vol. 2. Coleoptera and Strepsiptera*. Moscow; Leningrad: Nauka Publ., pp. 309–313. (In Russian)
- Kryzhanovskiy, O. L. (1989) Family Histeridae — Clown beetles. In: P. A. Lehr (ed.). *Keys to the Insects of the Russian Far East. Vol. 3. Coleoptera, or beetles. Pt 1*. Leningrad: Nauka Publ., pp. 295–310. (In Russian)
- Kryzhanovskiy, O. L., Reichardt, A. N. (1976) *Fauna of the USSR. Coleoptera. Vol. 5. Iss. 4. Beetles of the Superfamily Histeroidea (families Sphaeritidae, Histeridae, Synteliidae)*. Leningrad: Nauka Publ., 435 p. (In Russian)
- Mamontov, S. N. (2009) *Xylophilous beetles of the Zasechny botanical-geographical region of the Tula region. Extended abstract of PhD dissertation (Biology)*. Moscow, Lomonosov Moscow State University, 22 p. (In Russian)
- Nikitsky, N. B. (1980) *Predatory insects of bark beetles and their ecology*. Moscow: Nauka Publ., 232 p. (In Russian)
- Nikitsky, N. B., Semenov, V. B., Dolgin, M. M. (1998) *Xylobiontic, mycetobiontic and scarabaeoid beetles of the Prioksko-Terrasny Biosphere Reserve (with a review of the fauna of these groups in the Moscow Region). Supplement 1 (with remarks on the nomenclature and systematics of some Melandryidae of the world fauna)*. Moscow: Lomonosov Moscow State University Publ., 55 p. (In Russian)
- Samkov, M. N., Belov, V. V. (1988) Beetles (Insecta, Coleoptera) of the Zvenigorod Biological Station of MSU, collected by the window trap method. In: A. P. Rasnitsyn (ed.). *Insects of the Moscow Region. Problems of cadastre and conservation*. Moscow: Nauka Publ., pp. 55–72. (In Russian)
- Sharova, I. Ch. (1981) *Life forms of carabids (Coleoptera, Carabidae)*. Moscow: Nauka Publ., 360 p. (In Russian)
- Stark, V. N. (1952) *Fauna of the USSR. Coleoptera. Vol. 31. Bark beetles*. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ., 462 p. (In Russian)
- The R Project for Statistical Computing*. (2025) [Online]. Available at: <https://www.R-project.org/> (accessed 24.11.2025). (In English)
- Volodchenko, A. N., Sazhnev, A. S. (2023) New records of beetles (Insecta: Coleoptera) for the Saratov Oblast. *Amurian Zoological Journal*, vol. 15, no. 2, pp. 469–480. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-2-469-480> (In Russian)

Для цитирования: Бичевой, В. В., Орехова, А. А. (2026) Морфотипы ксилофильных жесткокрылых (Insecta, Coleoptera): зависимость формы тела от его размеров. *Амурский зоологический журнал*, т. XVIII, № 1, с. 349–364. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-1-349-364>

Получена 23 ноября 2025; прошла рецензирование 6 марта 2026; принята 10 марта 2026.

For citation: Bichevoy, V. V., Orekhova, A. A. (2026) Morphotypes of xylophilous beetles (Insecta, Coleoptera): Dependence of body shape on body size. *Amurian Zoological Journal*, vol. XVIII, no. 1, pp. 349–364. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2026-18-1-349-364>

Received 23 November 2025; reviewed 6 March 2026; accepted 10 March 2026.