

ОСОБЛИВОСТІ ОНТОГЕНЕЗУ ЖУКА-ЧОРНОТІЛКИ PROSODES OBTUSA (FABRICIUS, 1798) (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE)

Л. С. Черней¹, М. І. Ніточко²

¹Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України,
вул. Б. Хмельницького, 15, м. Київ – 30, Україна, 01601.

²Чорноморський біосферний заповідник НАН України,
вул. Лермонтова, 1, м. Гола Пристань Херсонської обл., Україна, 75600.
E-mail: bsbr-nauka@yandex.ru

Протягом однієї генерації *P. obtusa* (Fabricius, 1798) у природі виявлено не менше 4 угруповань личинок цього виду, що відрізняються між собою за морфологією. На основі аналізу вікових змін морфологічних структур личинок доповнені і уточнені визначники роду *Prosodes* Eschscholtz, 1829 і виду *P. obtusa*. Досліджено життєвий цикл *P. obtusa*, вперше виконано описи його яйця і лялечки. Установлено, що: кількість функціонуючих під час линяння личинки трихогенних клітин гіподерми і кількість функціонуючих груп гіподермальних клітин не є сталими для кожного з її віків; під час линяння личинки одночасно з відшаровуванням екзувію функціонують трихогенні клітини гіподерми, формуючи новий волосяний покрив тіла, і тільки пізніше функціонують групи гіподермальних клітин, які утворюють шипи. Установлені трофічні зв'язки личинок *P. obtusa*. Обговорено фактори, що викликають зниження чисельності виду.

Ключові слова: Tenebrionidae, *Prosodes obtusa*, преімагінальні стадії, морфологічні структури, особливості розвитку.

Особенности онтогенеза жука-чернотелки *Prosodes obtusa* (Fabricius, 1798) (Coleoptera, Tenebrionidae). Черней Л. С., Ніточко М. І. На протяжении одной генерации *P. obtusa* (Fabricius, 1798), в природе обнаружено не менее 4 группировок личинок этого вида, отличающихся между собой по морфологии. На основании анализа возрастных изменений морфологических структур личинок *P. obtusa* дополнены и уточнены определители рода *Prosodes* Eschscholtz, 1829 и данного вида. Изучен жизненный цикл *P. obtusa*, впервые описаны его яйцо и куколка. Установлено, что: количество функционирующих во время линьки личинки трихогенных клеток гиподермы и количество функционирующих групп гиподермальных клеточек не постоянно для каждого из ее возрастов; во время линьки личинки одновременно с отслоением экзuvia функционируют трихогенные клетки гиподермы, образующие новый волосной покров тела, и только позже функционируют группы гиподермальных клеточек, образующие шипы. Установлены трофические связи личинок *P. obtusa*. Показаны факторы, вызывающие снижение численности вида.

Ключевые слова: Tenebrionidae, *Prosodes obtusa*, преімагінальные стадии, морфологические структуры, особенности развития.

Features of ontogeny of darkling beetle *Prosodes obtusa* (Fabricius, 1798) (Coleoptera, Tenebrionidae). Cherney L.S., Nitochko M.I. Over one generation of *P. obtusa* (Fabricius, 1798) at least 4 groups of larvae of this species with differing morphology were found in the nature. In this regard, existing identification keys for larvae of darkling beetles (Key ..., 1964, Cherney, 2005, Cherney, Fedorenko, 2006 and others.) are considered as not suitable for the identification of its young larvae, since they are based only on the

characters of individuals of the last larval stage. The identification keys for *Prosodes* Eschscholtz, 1829, including the species *P. obtusa*, were added and modified on the basis of the analysis of age-related changes of morphological structures of larvae of *P. obtusa*. The life cycle of *P. obtusa* and the morphology of its egg and pupa were described at the first time. It is established that the number of trichogenal cells functioning during molting period of larvae and the number of functioning groups of hypodermal cells is not constant for each of its age; during molting period of larvae, trichogenic hypodermal cells are functioning simultaneously with peeling of exuviae, which form a new body hair covering; and the groups of epidermal cells are functioning later that form spikes. It is proved that the larvae of *P. obtusa* are saprophagous. The factors causing the decline of the population of the species were revealed.

Key words: Tenebrionidae, *Prosodes obtusa*, preimaginal stage, morphological structures, peculiarities of development.

Вступ. *Prosodes obtusa* (Fabricius, 1798) – представник нагірно-азіатського роду *Prosodes* Eschscholtz, 1829, що має диз'юнктивний ареал, який охоплює значну територію Казахстану, Середню Азію, Північно-Західний Китай, Північний Іран, Афганістан, північ Індії, а в Європі представлений тільки цим ізольованим видом, що поширений у Південно-Східній Україні, включаючи Крим, Молдову (північний схід) і Південну Росію на схід до Башкирії (Богачев, 1965; Медведєв, 1966; Медведєв, Непесова, 1985; Черней, 2005, Абдурахманов, Набоженко, 2011). Він населяє ґрунти різного типу (Пшеничникова, 1961; Калюжная, 1982; Черней, Ниточко, 2012). В Україні найчастіше зустрічається в передгір'ї Криму та на степових ділянках південних заповідників, де концентрується на цілині. Геофіл. За нашими даними його чисельність на значній території України в останній період значно знизилась, що зумовлене антропоїчними факторами.

У науковій літературі для більшості видів цього роду, як правило, вказані тільки характерні біотопи, а інколи і типи ґрунтів. Скупими є відомості щодо їхньої трофіки, особливо в стадії личинки. Так, в монографії М.Г. Непесової (Непесова, 1980) імаго тільки одного виду цього роду характеризуються як фітофаги і двох видів – як фітодетритофаги. За даними М.Г. Скопіна (Скопин, 1981), імаго і личинки *P. transfuga cariosa* Scopin, 1961 у Південно-Східному Казахстані зустрічаються на посівах і в деревних розсадниках, де завдають шкоди культурній рослинності. Т. Сафаров (Сафаров, 1958) вказує, що з двох видів роду *Prosodes*, імаго яких пошкоджують сільськогосподарські культури в Самаркандській обл., личинки *P. undulata* Kraatz, 1882 живуть

на глибині 20–30 см і трофічно пов'язані з органічними речовинами ґрунту. Що стосується *P. obtusa*, то до останнього часу залишались практично не вивченими особливості його розвитку, зокрема трофічні зв'язки личинок. Хоч в цілому для чорнотілок підтриби Prosodina є дані про те, що їхні личинки живляться підземними частинами рослин (Медведєв, 2001).

До наших досліджень не були відомими яйця і лялечки *P. obtusa*, його личинка 1-го віку та вікові зміни морфологічних структур протягом личинкової стадії. Відомо, що личинки більшості видів жуків-чорнотілок уже з 2-го віку мають сталий набір морфологічних структур, що використовуються в діагностиці. Морфологічні структури личинок частини видів цієї родини можуть змінюватись після кожного наступного линяння (Надворная, 1984). А дослідження особливостей морфології личинок *P. obtusa* свідчить про те, що на окремих склеритах їхнього тіла, щетинковий покрив змінюється у кожному віці, а на інших – кількість шипів і щетинок змінюється лише 4 рази. Останнє викликало необхідність довершити існуючі визначники личинок жуків-чорнотілок (Оглоблин, Колобова, 1927; Определитель... , 1964; Черней, 2005; Черней, Федоренко, 2006), так як згідно них до виду *P. obtusa* можуть бути ідентифіковані лише його личинки останнього віку. Для визначення личинок молодших віків, що характеризуються іншою зовнішністю, ці класичні наукові праці не придатні. З метою вирішення названих проблем виконане дане дослідження.

Методи роботи

Імаго *P. obtusa* були зібрані на початку квітня 2013 р. на степовій ділянці (Ягорлицький кут) Чорноморського біо-

сферного заповідника (ЧБЗ) Херсонської обл. З метою ідентифікації невідомих стадій виду, досліди проводили в лабораторних умовах ЧБЗ та Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. Розвиток стадій яйця, личинки та лялечки *P. obtusa* відстежували шляхом культивування імаго та їхнього потомства в садках, наповнених ґрунтом глибиною до 4–5 см. Зокрема, для вивчення періоду дозрівання яєць та ідентифікації личинок 1-го віку, частину шойно відкладених самками яєць поміщали для подальшого розвитку в чашки Петрі на зволожений фільтрувальний папір. Для отримання даних щодо морфології яйця, лялечки, личинки 1-го віку та вікових змін морфологічних структур личинок, певну частину їх у кожному віці фіксували у 80%-му розчині етилового спирту, попередньо опустивши у окріп на кілька секунд. Вивчення морфологічних структур проводили з використанням мікроскопів МБС–10 та МБИ–3. Було застосоване виготовлення тимчасових мікроскопічних препаратів.

Личинок вирощували в садках, що були наповнені ґрунтом, підстилкою та пророщеним насінням різних с.-г. культур і дикоростучих рослин. При обстеженні кореневої системи рослин, що виростили в цих садках, авторами уперше встановлено, що личинки *P. obtusa* не пошкоджували коріння рослин, а їхні кишечники були наповнені ґрунтовою масою. Отже, в стадії личинки вид є сапрофагом. Так як період розвитку личинки триває понад рік, виникла необхідність термінової розробки методу щодо культивування *P. obtusa* в лабораторних умовах.

Нами розроблено наступні оригінальні методи вирощування *P. obtusa*. 1. Личинок утримували у затемнених чашках Петрі на слабо зволоженому фільтрувальному папері чи на піску та годували кладоніями лишайників, овочами та вісьяними пластівцями (Рис. 1д). 2. Для збагачення поживного ґрунту до нього періодично додавали кладонії лишайників, перетерті майже до борошна гречану, пшеничну, вісьяну і ячмінну крупи, свіже та перетліле листя, мервих личинок та лялечок синантропних комах. Зволожували ґрунт до стану грудки, що розсипається.

Результати досліджень

Приймаючи до уваги сказане вище, оригінальні матеріали досліджень викладені в наступній послідовності: опис яйця, личинки 1-го віку та лялечки *P. obtusa*; дослідження вікових змін морфології личинок *P. obtusa* та удосконалення на цій основі визначників роду *Prosodes* і даного виду; особливості біології *P. obtusa* та їхнє практичне значення.

1. Опис яйця, личинки 1-го віку та лялечки *P. obtusa*.

Яйце (Рис. 1а, б). За формою видовжено-овальне, розширеним є його край, де формується голова личинки. Відразу після відкладання, яйця білі, блискучі. З часом оболонка яйця набуває кремового відтінку, а після вилуплення личинки вона має вигляд прозорої світло-бурої шкаралупи. Довжина яйця 2,5–3,5 (середня $3,025 \pm 0,185$; $n=115$) мм, діаметр посередині – 1,3–1,8 (середня $1,584 \pm 0,084$) мм.

Личинка 1-го віку (Рис. 1в, г).

Довжина тіла 6 мм. Після звільнення від яйцевої шкаралупи личинки білі.

Капсула голови звукується до переднього краю, має найбільшу ширину на відстані 1/3 від основи, де її бокові краї заокруглені. Очок немає. Бокові поверхні капсули густо опушені. По боках, від епикраніального шва, розміщено по 1 довгій щетинці. Лобні шви не роздвоєні на передньому краї. Зовні від лобного шва розміщені одна за одною 2 дрібних щетинки. Біля переднього краю лоба знаходяться 2 довгі щетинки, а вздовж заднього краю капсула голови значно опущена. **Антиени** розміщені на високих мембранозних горбках; 1–2-й членики антени однакові за довжиною, 2-й – дуже опуклий, а 3-й – з довгою щетинкою на верхині.

Верхня губа несе 2 довгі щетинки, розміщені посередині диску, 2 мікроскопічні – посередині переднього краю, та 3 довгі – на кожному боковому краї. Епіфаринкс має 2 дрібні щетинки посередині переднього краю та по 3 щетинки на бокових краях. Вздовж його середини розвинені передні (2 сенсили), середня (4 сенсили) та щетинконосна (2 сенсили) групи сенсил. Бокові поверхні епіфаринкса покриті багатьма щетинками. Торми озброєні 2 зубцями. Позаду торма розміщена група з 8 сенсил. Кліпеус трапецієподібний, з 4 щетинками,

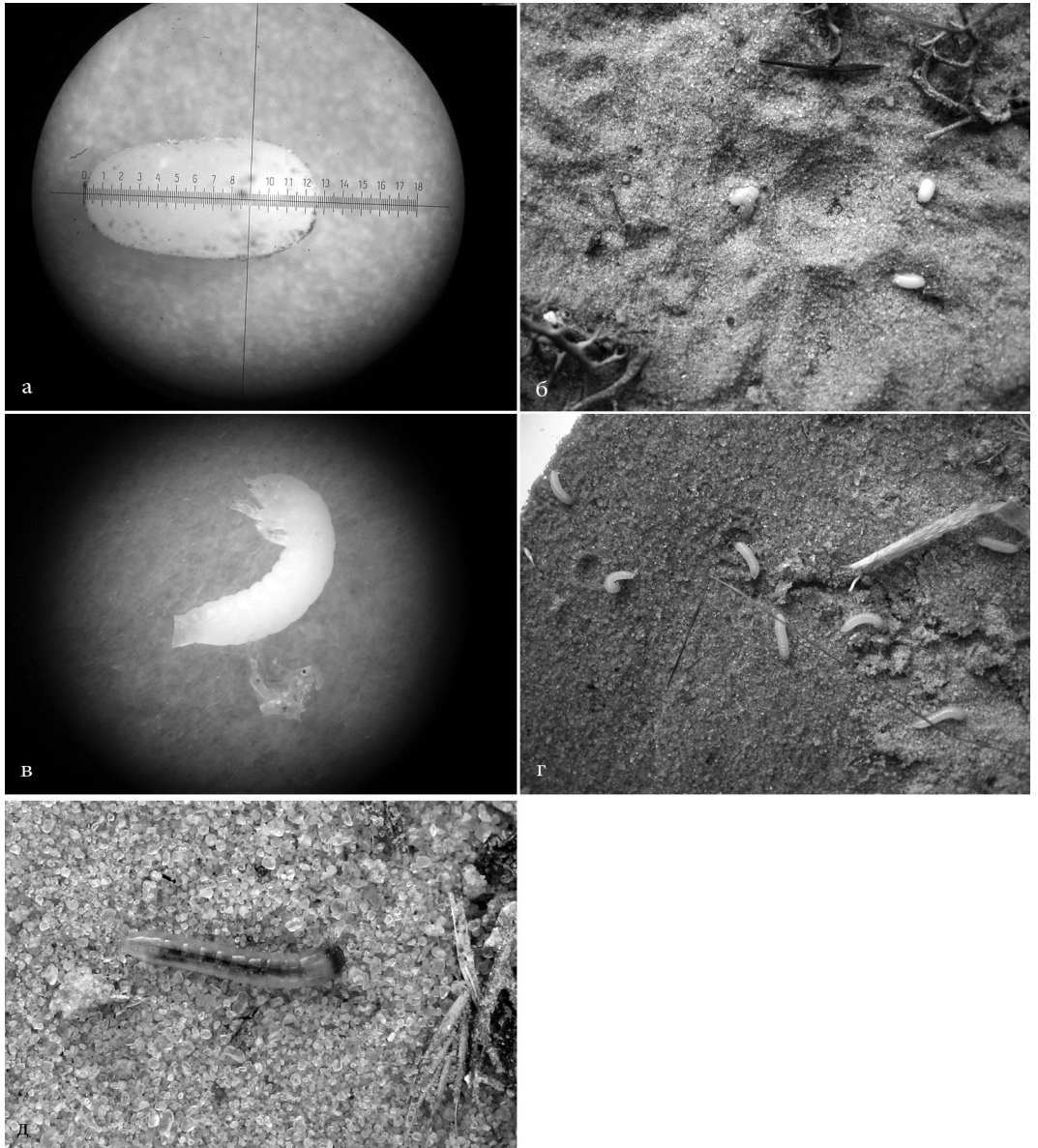


Рис. 1. *P. obtusa* – стадії яйця і личинки:

а – яйце; б – яйця, відкладені на поверхню ґрунту; в – личинка 1-го віку; г – тільки-но відроджені личинки у садку; д – личинка середнього віку з наповненим кишечником зеленою масою огірка.

що утворюють поперечний ряд. Нижня губа: прементум з 2 щетинками, що майже досягають вершин щупалець, лігула має 2 щетинки на вершині та 5 мікроскопічних сенсил на внутрішній поверхні; на вершині 2-го членика щупальця розвинена конусовидна сенсила; ментум з 2 довгими базальними щетинками; гіпофаринкс не розчленований на зубці; субментум голий.

Мандибула: передвершинний зубець вентрального ріжучого краю розвинений, на дорзальному краї – слабо розвинений; мола не розчленована на зубці; зовнішня поверхня мандибули має 1 щетинку.

Максила: кардо не опушений; стіпес має 1 щетинку біля основи зовнішнього краю та 3 довгих і 1 коротку кігтеподібну – поблизу щупальця, а біля його внутрішнього краю

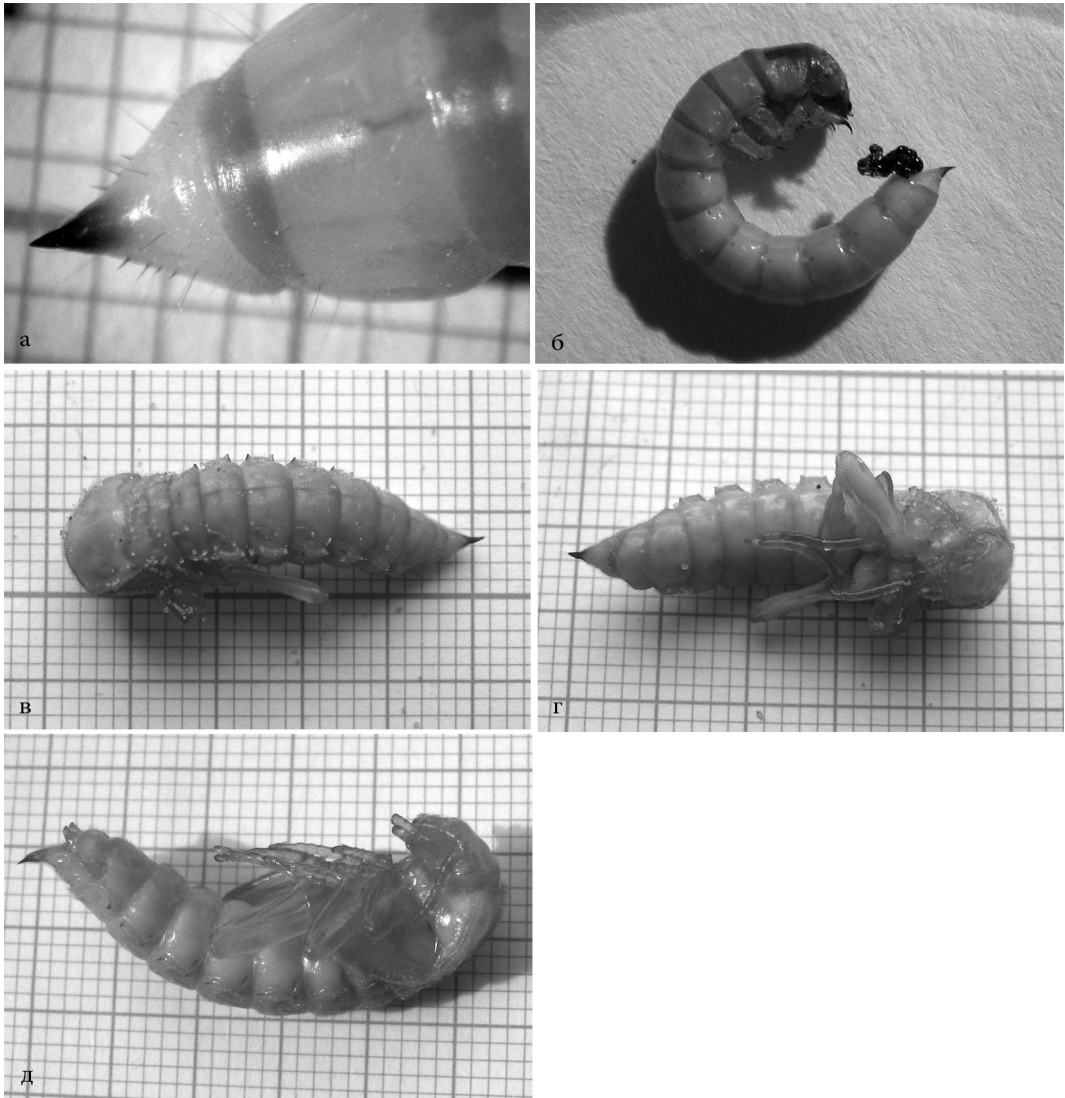


Рис. 2. Личинки старшого віку та лялечка *P. obtusa*

а – каудальний сегмент, вигляд зверху; б – личинка, період передлялечки; в – лялечка, вигляд зверху; г – лялечка, вигляд знизу; д – лялечка, вигляд збоку.

розвинена 1 кігтеподібна щетинка; жувальна лопать слабо підрозділена на зовнішню (галеа) і внутрішню (лацінія) лопаті. Галеа несе 2 щетинки, від лацінії вона відмежована 1 щетинкою. Жувальна поверхня зовні обмежена 8, а зі сторони ротової порожнини – 12 шипами. Щупальце максилі має 1 щетинку на 1-му, 2 – на 2-му та поле сенсил на вершині 3-го членика.

Сегменти тіла: тергіти грудних сегментів мають по 6 щетинок, розмішених вздовж заднього краю; тергіти 1–7-го сегментів черевця несуть по 4 щетинки вздовж задньо-

го краю, та по 1 – біля передніх кутів; стерніти 2–7-го сегментів черевця мають по 1 щетинці, розмішених по боках ближче до заднього краю. Каудальний сегмент з 2 тонкими щетинками на дорзальній та 5–6 на підігнутій поверхні; лопаті підштовхувача опушені.

Ноги. Передня пара: тазик не опушений, вертлог несе ряд з 3 мікроскопічних шипів, стегно на внутрішній поверхні має парні 1 шип та 1 щетинку, гомілка з 1 міцною щетинкою, кігтик з 2 щетинками при основі. Середня і задня пари: зовнішню поверхню

тазика обмежують тонкі щетинки; вертлюг з 3 мікроскопічними шипами; стегно з 1 шипом; гомілка з 1 шипом, кігтик має 2 мікроскопічні щетинки при основі.

Лялечка (Рис. 2в, г, д). Довжина тіла 28–30 мм. Його поверхня опушена щетинками однакової довжини, що нерівномірно розміщені на різних частинах тіла, органах і склеритах. Так, поверхня тергітів грудей опушена рівномірно, але значно густіше, ніж решта поверхні тіла. Опушення тергітів 2–6-го сегментів черевця має вигляд шоломоподібних плям, що розширюються від переднього до заднього краю тергіта, не досягаючи бокових виростів. Опушена поверхня 7-го тергіта черевця має вигляд напівовальної плями, що розміщена біля його основи, але не досягає ні бокових, ні переднього країв. На тергітах 2–7-го сегментів черевця з кожного боку поблизу заднього краю вирізняються по 1 міцніший щетинці, що розміщені поодинокі. 8–9-й сегменти густо опушені. 9-й сегмент має довгі загострені густо опушені вершинні вирости і зберігає досить довгі опушені лопаті підштовхувача. Для 2–6-го сегментів характерні схожі між собою бокові вирости. Зовнішній край виросту покритий багатьма щетинками, передній і задній його краї – дрібно зазубрені. Поверхня плеїритів і стернітів черевця густо опушена. На плеїритах 1–6-го сегментів черевця розміщені дихальця. Дихальце має вигляд поперечної щілини. Розмір дихалець зменшується до заднього краю тіла. Ноги опушені; найгустіше розміщені щетинки на зовнішній поверхні стегон та кінцях лапок.

Голова підігнута на черевну поверхню тіла, опушена. Дуже густими щетинками вкриті мадибули, зачатки очей і 2-й членок кожної антени. Антени, як і у імаго цього виду, мають 11 члеників. Третій членок має найбільшу довжину, циліндричний; 9–10-й мають кільцеподібний ряд щетинок, 11-й – кільцеподібну смужку щетинок. У лялечок самців 7–11-й членики чоткоподібні, булавоподібно розширені в порівнянні з попередньою частиною антени; 8–10-й членики мають по 2 коротких шипи; 11-й членок конічний на вершині. У лялечок самок антени не мають булавоподібного розширення;

8–10-й членики з 4 кільцеподібно розміщеними щетинками.

Так як в існуючих визначниках жуків-чорнотілок за лялечками (Оглоблин, Колобова, 1927; Черней, Федоренко, 2006) цей вид відсутній, нами розроблені діагностичні ознаки для двох родів триби *Blaptini*.

Таблиця для визначення родів триби *Blaptini* за лялечками

- 1 (2). Поверхня тіла лялечки покрита щетинками однакової довжини. Тергіти всіх сегментів грудей опушені рівномірно і значно густіше, ніж решта поверхні тіла. На тергітах 2–7-го сегментів черевця з кожного боку поблизу заднього краю вирізняються по 1 міцніший щетинці, що розміщені поодинокі. 2-й членок антени густо опушений. Мандибули покриті дуже густими щетинками. Вирости 9-го сегменту черевця довгі, загострені, густо опушені. Зберігаються довгі лопаті підштовхувача, що покриті щетинками.
..... *Prosodes* Eschsch.
- 2 (1). Поверхня тіла покрита щетинками різної довжини (на тергіті передньогрудей вони довші порівняно з мікроскопічними щетинками на решті поверхні тіла). Тергіт передньогрудей опушений значно довшими щетинками, ніж тергіти середньо- і задньогрудей. Тергіти 2–7-го сегментів черевця мають однорідну хетотаксію. 2-й членок антени голий. Мандибула має кілька рідких волосків, розміщених вздовж зовнішнього краю. Вирости 9-го сегменту черевця загострені, з одиничними волосками (Рис. 2а). Зберігаються слабо випуклі голі лопаті підштовхувача. .. *Blaps* F.

2. Дослідження вікових змін морфології личинок *P. obtusa* та удосконалення на цій основі визначників роду *Prosodes* і даного виду.

2.1. Утворення зчленованих та незчленованих похідних шкіри, їхні вікові зміни та стабільність на окремих частинах тіла личинки.

Линяння. При виготовленні мікроскопічних препаратів щодо вивчення формування щетинок і шипів у личинок різних

віків виявилось, що частина личинок були зафіксовані в період линяння, тобто звільнення від покривів попереднього віку. Відомо, що з початком формування нової кутикули, версонові залози виділяють секрет, який розчиняє ендокутикулу попереднього покриву, відшаровуючи епі- і екзокутикулу (екзувій) з усіма характерними для попереднього віку морфологічними структурами. Серія препаратів свідчить про наступне. Спочатку екзувій відшаровується на каудальному сегменті, у той час, як решта тіла ще є монолітним. Причому у частини зафіксованих личинок крізь прозорий екзувій на сегменті спостерігалися всі щетинки, характерні для наступного віку, а шипи були відсутні. В інших екземплярів були розвиненими і щетинки, і шипи. Нерівномірність відшарування екзувію ми пояснюємо наступним. В період линяння личинка досить ослаблена тривалим голодом. Для звільнення від старої кутикули їй потрібне зусилля. Отже, саме каудальний сегмент чинить опір екзувію, що розривається вздовж середини грудних тергітів. Зберігаючи екзувій у гліцерині, автори використовували їх для систематичних досліджень.

Базуючись на теоретичній основі щодо утворення зчленованих (волосків) та незчленованих (шипів) похідних шкіри (Шванвич, 1949), автори стверджують наступну новизну. У період линяння личинок *P. obtusa* перш за все функціонують трихогенні клітини гіподерми. Пояснюємо це тим, що у частини зафіксованих у цей час личинок одного і того ж віку на каудальному сегменті були розвиненими тільки щетинки, а у іншій частини і щетинки, і шипи. Відомо, що відросток трихогенної клітини проростає через пору в ендокутикулі і, покрившись екзокутикулою, утворює щетинку. Отже, у личинок *P. obtusa* їхній ріст, тобто утворення щетинкового покриву, проходить у той час, коли кутикула є тільки-но сформованою і не затверділою. І лише після того функціонують групи гіподермальних клітин шкіри, які Б.М. Шванвич (1949) називає „територіями”. Вони під час склеротизації шкіряного покриву утворюють зовнішні складки, що мають вигляд шипів.

В клітині, з якої починається онтогенез, для кожного віку (або окремих віків личинок), заковдано функціонування певних трихогенних клітин та груп гіподермальних клітин. Саме цим пояснюються зміни у кількості щетинок і шипів та їхньому розміщенні на окремих частинах тіла або склеритах у личинок різних віків.

На цій основі протягом однієї генерації у *P. obtusa* вирізняється 4 угруповання личинок. Пояснимо це хоч би на прикладі озброєння стегна передньої ноги. Окреме угруповання складають личинки 1-го віку. Так як їхній розвиток проходить за рахунок запасів яйця та поглиненої через кутикулу вологи, для них не характерна типова будова ротового апарату, відсутнє озброєння ніг і каудального сегмента, відсутні очка та притаманний дуже розвинений 2-й членик антен. Ідентифікатором личинок 2–9-го віків є чіткий ряд з 4 шипів, розміщений на внутрішній поверхні стегон передньої пари ніг. Але до 4-го віку включно, поряд з ним розміщена лише 1 міцна щетинка, а в наступних (5–11-му віках) його оточують багато щетинок, що зобов'язує вирізнити серед них 2 чітких угруповання. Четверте угруповання за цією ознакою утворюють дорослі личинки, на внутрішній поверхні стегон передньої пари ніг яких сформована група склеротизованих горбків, вроздріб розміщених поміж щетинками. Найбільш чітко простежуються вікові зміни морфологічних структур ротових органів, кінцівок, каудального сегмента. Нижче (Табл. 1, 2) наведені результати їхнього вивчення.

Виходячи з даних таблиці 1 стає очевидним, що використання в існуючих визначниках хетотаксії верхньої губи личинок *P. obtusa*, як таксономічної ознаки, а саме поперечного ряду щетинок, не є цілком достовірним, так як у личинок 8–9-го віків кількість щетинок на її поверхні зростає в межах від 14 до 34 і ряд, характерний для личинок молодших віків, серед них не вирізняється. Це ж саме стосується і хетотаксії субментума, кількість щетинок на якому, починаючи з 2-го віку, змінюється по мірі росту 2 рази. Озброєння внутрішньої поверхні стегна змінюється по мірі росту личинки 4 рази. Отже, використання у визначниках, як таксономічної ознаки, морфологічних

**Вікові зміни морфологічних структур личинок *P. obtusa*,
що мають діагностичне значення**

Вік личинки	Верхня губа: зовнішня поверхня	Нижня губа: субментум	Передня нога: стегно (внутрішня поверхня)	Передня нога: гомілка (внутрішня поверхня)	Каудальний сегмент
I	Має 2 щетинки посередині, та по 3 щетинки на бокових краях.	Опушення відсутнє.	Має 1 шип та 1 щетинку, що близько розміщені.	Має 1 міцну щетинку.	Вершинний шип не розвинений. Дорзальна поверхня має 2 щетинки.
II	Має поперечний ряд з 4 щетинок, перед ним – 2 щетинки. Передні кути мають по 3 щетинки.	Має поперечний ряд з 4 щетинок.	Має ряд з 4 шипів та 1 щетинку, зміщену вбік.	Має ряд із 5 щетинок, передня з яких шиповидна.	Вершинний шип розвинений, на дорзальній поверхні має поперечний ряд з 4 щет., бокові краї несуть по 3 шипи.
III-IV	Має поперечний ряд з 4 щетинок, перед ним – 2 щетинки, на бокових краях по 5 щетинок.	–”–	–”–	Має ряд із 7 щетинок, передня з яких шиповидна.	–”–
V	–”–	–”–	Має ряд з 4 шипів, розміщений серед густих щетинок.	Має смужку з 9–10 довгих міцних щетинок.	–”–
VI-VII	Має поперечний ряд з 6 щетинок, перед ним 2 щетинки, на бокових краях по 5 щетинок.	–”–	–”–	–”–	Озброєний так само, але вздовж бокових країв розміщено по 3 міцних і 1 тоншому шипу.
VIII	Біля переднього краю розміщені 2 щетинки, по боках від них – по 6–9 щетинок.	Має поперечний ряд з 6 щетинок.	–”–	–”–	Озброєний так само, але вздовж бокових країв розміщено по 4 міцних шипи.
IX	Так само, але по боках розвинено по 11-16 щетинок.	–”–	Озброєна рядом з 4 шипів, або склеротизованих горбків та групою щетинок.	–”–	Вершина шиповидна, вздовж бокових країв розміщено по 4–6 шипів.

структур стегна личинок останнього віку, також не є придатним для ідентифікації личинок попередніх віків. Таким чином, необхідне уточнення щодо використання у діагностиці личинок кількості шипів у рядах, розміщених по боках від вершини каудального сегменту. Так, з 2-го по 5-й вік їх нараховується по 3 з кожного боку, з 6-го по 8-й вік – по 4, у 9-му віці – вже по 5–6 шипів. Нами не виявлено личинок, що мали б по боках від вершини каудального сегменту по 7 шипів, як це наведено в окремих визначниках (Оглоблин, Колобова, 1927; Определитель..., 1964). Крім того, малюнок каудального сегменту, наведений в остан-

ньому з них (Определитель..., 1964), підтверджує наші дані.

Більшість робіт, що стосувалися опису личинок, опублікованих до наших досліджень (Черней, 2005; Черней, Федоренко, 2006), не відзначалися ретельністю у вивченні хетотаксії. Для багатьох видів ряд склеритів і навіть частин тіла личинок, які характеризуються стійкістю в розміщенні і чисельності щетинок та шипів, на жаль, залишилися не описаними.

Так, на протязі всіх віків личинки *P. obtusa* стабільно функціонують тріхогенні клітини гіподерми на задньому краї тергітів грудних сегментів і 1–7-го черевних сег-

**Вікові зміни морфологічних структур
середньої та задньої пар ніг личинок *P. obtusa***

Вік личинки	Вертлюг	Стегно (внутрішня поверхня)	Стегно (задня поверхня)	Гомілка (внутрішня поверхня)	Кігтик
1-й	Має 3 мікроскопічні шипи.	Має 1 шип.	Не озброєна.	Має 1 шип.	Не озброєний.
2-й	Має ряд з 3 шипів і 1 шип на задній поверхні.	Має 3–4 щетинки.	Має 2 парні шипи біля вершини	Має 1 шип і 1 щетинку.	3 шипом та 1 щетинкою при основі
3–4-й	– ” –	Має 5–6 щетинок.	– ” –	– ” –	– ” –
5–7-й	– ” –	– ” –	– ” –	Має ряд з 3 міцних щетинок.	– ” –
8–9-й	– ” –	Має 7–10 щетинок.	– ” –	Має ряд з 4–5 міцних щетинок.	– ” –

ментів тіла. Зокрема тергіти грудних сегментів несуть по 6 щетинок вздовж заднього краю, а тергіти 1–7-го сегментів черевця мають по 1 щетинці біля передніх кутів та по 4 щетинки а вздовж заднього краю. Також незмінною в усіх віках личинки є хетотаксія 2–7-го стернітів черевця: вони мають по 1 щетинці по боках ближче до заднього краю. У личинки віком 11 днів (вірогідно 3-й вік) на стернітах 2–7-го сегментів черевця біля передніх кутів знаходилось по 1 щетинці, а біля задніх кутів – по 2–3 щетинки (з них 2 за довжиною перевершують половину ширини стерніта). Отже, частина тріхогенних клітин на стернітах 2–7-го сегментів черевця функціонує тільки в молодших віках личинки. Починаючи з 2-го віку, на дорзальній поверхні каудального сегмента формується сталий поперечний ряд із 4 довгих щетинок. Волосяний покрив його каудовентральної поверхні, стерніта та задньої поверхні лопатей підштовхувача з віком личинки стає густішим.

Як видно з таблиці 2, у личинок *P. obtusa* кількість щетинок на внутрішній поверхні стегна і гомілки зростає по мірі росту і з віком змінюється 4 рази. Починаючи з 2-го віку, однаково озброєними є вертлюг, задня поверхня стегна і кігтик.

Дані таблиць 1, 2 показують для усіх пар ніг стабільне функціонування груп гіподермальних клітин, що утворюють по 3 шипи на вертлюгах, починаючи з 1-го віку, та, починаючи з 2-го віку, по 2 шипи на задній

поверхні гомілки (1 при її основі та 1 – при вершині) і по 1 шипу при основі кігтика.

2.2. Вікові зміни окремих органів, що мають діагностичне значення

Розвиток органів зору. Личинці 3 доби (відродилась 9.05.2013 р., зафіксована 11.05.2013 р.). Довжина тіла 6 мм. Каудальний сегмент не має загостреної вершини і шипів по боках від неї. **1-й вік.** Очок немає.

Личинці 3–4 доби (відродилась 20.05.2013 р., зафіксована 23.05.2013 р.). Довжина тіла 6мм. Каудальний сегмент не має загостреної вершини і шипів по боках від неї. **1-й вік.** Очок немає.

Личинці 5 діб (відродилась 16.05.2013 р., зафіксована 20.05.2013 р.), але так як каудальний сегмент уже має по 3 шипи по боках від вершини, то це вже **початок 2-го віку.** Очок немає.

Личинці 7 діб (відродилась 14.05.2013 р., зафіксована 20.05.2013 р.). Каудальний сегмент має по 3 шипи по боках від вершини, отже, **це 2-й вік.** Очок немає.

Личинкам 8 діб. (відродились 13.05.2013 р., зафіксовані 20.05.2013 р.). Каудальний сегмент має по 3 шипи по боках від вершини, отже, **це 2-й вік.** У двох личинок очок немає, у третьої – з одного боку 2 очок, з другого – одне очко округле, а друге ніби розділене на 3 частини. У цієї личинки відшаровується кутикула перед линанням і через неї видно личинку 3-го віку.

Личинці 12 днів (яйце відкладене 05.05.2013 р., відродилась личинка 09.05.2013

р., зафіксована – 20.05. 2013 р.) **3-й вік.** Довжина тіла 7 мм (перед линянням). З кожного боку капсули голови є по 2 близько розміщених очок.

Личинці 12 днів (яйце відкладене 04.05. 2013 р., відродилась личинка 09.05. 2013 р., зафіксована – 20.05.2013 р.). **3-й вік.** По боках капсули розміщено по 2 очок, одне з яких зміщене на нижню поверхню. **Отже, органи зору у личинок розвинені з 3-го віку.**

Розвиток верхніх щелеп, або мандибул.

Для них характерна асиметрія, добре розвинений передвершинний зубець на вентральному ріжучому краї та слабше – на дорзальному. Виймка на внутрішньому боці глибока. Так як розвиток личинок першого віку проходить за рахунок запасів яйця, молярна поверхня їхніх мандибул не має зубців, у личинок старших віків – вона зубчаста, а у личинок останнього віку – може бути виїмчастою. Зовнішня поверхня мандибули бура, склеротизована, випукла, лише в області прилягання антени вона сплюснена, світлого кольору. Сплюснення обмежують щетинки: 1 – біля сполучної ямки, 2 – біля сполучного виросту та 1–6 на вершині (кількість щетинок у цій групі збільшується з віком). Зареєстровані особини, у яких на одній з щелеп не був розвинений передвершинний зубець вентрального ріжучого краю. При чому ця ознака відновлювалась у кожному віці.

2.1. Удосконалення визначників роду *Prosodes* і виду *P. obtusa*.

Шляхом вивчення морфологічних структур личинок *P. obtusa*, що використовуються в діагностиці, протягом однієї генерації *P. obtusa* зареєстровано чотирикратну зміну їхнього зовнішнього вигляду. На цій основі розроблені комплексні ознаки, які по А.І. Шаталкіну (2012) дають можливість надійно діагностувати рід *Prosodes* та вид *P. obtusa* та уточнити визначники.

Таблиця для визначення роду *Prosodes* Eschsch. за личинками

1 (1). 9-й сегмент черевця має шиповидний верхинний виріст, не озброєний додатковими шипами (Рис. 2а). Кожен боковий край сегмента у личинок останнього віку обмежений рядом з 4–6 шипів (у личинок 1-го віку ряди шипів

відсутні, у 2–5-му віці – ряд утворюють 3 шипи, у 6–8-му віці – 4 шипи). Верхня губа у личинок останнього віку густо опушена; у личинок молодших віків серед опушення на її поверхні вирізняється поперечний ряд з 4–6 щетинок, попереду якого розміщені 2 парні щетинки; у личинок 1-го віку посередині диску розміщено 2 щетинки та по 3 – на бокових краях. Очок по 2 з кожного боку голови.
..... *Prosodes* Eschsch.

Таблиця для визначення виду *P. obtusa* (F.) за личинками

1 (1). Субментум має поперечний ряд з 6 щетинок (у личинок 2–6-го віків – з 4 щетинок). Останній членик антени з добре розвинутою щетинкою (має властивість зламуватися). Стегна передньої пари ніг на внутрішній поверхні мають ряд з 4 шипів, або склеротизованих горбків, та групу густих міцних щетинок (у личинок 1-го віку – тут розвинені лише 1 шип і 1 щетинка; у личинок 2–4-го віків – чіткий ряд з 4 шипів та 1 щетинка, зміщена вбік від нього; у личинок 5–8-го віків – чіткий ряд з 4 шипів, розміщений серед густих щетинок). Стегна середньої і задньої парні, починаючи з 2-го віку, мають 2 парні шипи на задній поверхні. Всі пари ніг мають по 3 шипи на вертлюгах, ряд щетинок на внутрішній поверхні гомілки. 40–45 мм. В ґрунті.
..... *P. obtusa* F.

3. Особливості біології *P. obtusa* та їхнє практичне значення

P. obtusa – типовий геофіл, частина життєвого циклу якого проходить в ґрунті. Як і усі види роду *Prosodes*, зимує в стадії імаго. Початок активності жуків припадає на час стійкого ефективного періоду, тобто кінець лютого – середину березня. Живуть імаго один вегетаційний сезон. На території півострову Ягорлицький Кут вони мають весняно-ранньолітній тип сезонної активності (ефемер); відмирання жуків, за даними обліків, спостерігається наприкінці травня, найпізніше – в середині червня. Тривалість життя імаго в лабораторних умовах склала

для самок в середньому 28 діб від початку утримання їх у садках. Для 54 % самок було відмічено відмирання в терміни з 20 до 25 червня, 18 % самок — загинуло в середині червня. Найбільшу тривалість життя було зареєстровано для 2-х самок — до 03 та 27 липня, відповідно. Невелика частина самок були активні дуже нетривалий час — 2–3 дні. Що стосується тривалості життя самців, то майже половина особин, які утримували в садках, відмирили в терміни з 27 червня до 07 липня, решта — продовжували бути слабо активними до початку вересня, а для 3-х особин спостерігали повне відмирання лише взимку.

Здебільшого для *P. obtusa* спостерігали денний тип добової активності, але в кінці травня та на початку червня пік максимальної активності імаго може зміщуватися на ранкові та сутінкові години з настанням найбільш сприятливих показників відносно вологості приземного шару повітря.

Чисельність виду *P. obtusa* на території півострову Ягорлицький Кут є досить значною. В окремі роки значно перевищує чисельність таких масових видів жуків-чорнотілок як *Pimelia subglobosa* (Pallas, 1781) та видів роду *Blaps*. В цьому регіоні за ранжированою шкалою багатства видів (масовий повсюди, масовий локально, звичайний, рідкісний), *P. obtusa* трапляється в основному біотопі свого мешкання повсюди масово. Так, жуки та личинки *P. obtusa* здебільшого приурочені до власне степових біотопів, що формуються на слабкопідвищених рівнинних плакорних ділянках степу та представлених полинно-дерновинно-злаковими угрупованнями. Невелику частку від загальної кількості зареєстрованих особин виду під час обліків відзначали також у відносно сухих плоских депресіях рельєфу степу в лучно-степових угрупованнях з домінуванням пір'ю повзучого. *P. obtusa* уникають як мікроподових галофітних і солончакових угруповань півострову Ягорлицький Кут, так і солончакових макроподів. Однак в окремі роки з посушливим зимово-весняним періодом імаго *P. obtusa* в цих біотопах можуть зустрічатися досить масово. Як схованки дорослі жуки в умовах зпустелених причорноморських степів використовують підстилку, особливо ділянки з щільним

лишайниковим покривом, затемнені місця в основі полукустарничкових видів (здебільшого полинів) чи дерновини ряду домінантних видів злаків (костриць та кипцю) та ходи нір полівок.

В лабораторних умовах досліджено, що імаго *P. obtusa* по типу живлення відносяться до облігатних фітофагів, а для личинок установлена фітофагія та сапрофагія. За літературними джерелами (Скопин, 1961; Медведев, 2001 та ін.) личинки видів роду *Prosodes* проходять розвиток в верхніх шарах ґрунту та є різфагами, однак, під час лабораторного утримання нами не було відмічено живлення личинок запропонованим корінням найбільш розповсюджених на території Ягорлицького Кута видів рослин. Корені бобів, соняшників, гарбузів, злаків, висіяних в садки, личинки не пошкоджували. Також не пошкоджували і коренів бур'янів, що дали сходи в садках. Але те, що частину личинок у досліді на протязі року вирощували по іншій методиці і вони живились виключно як сапрофаги, свідчить про незаперечну участь *P. obtusa* у ґрунтоутворюючих процесах, особливо зважаючи на те, що у старших віках це досить великі комахи (довжина тіла понад 4 см).

Популяційні характеристики. Під час візуального обстеження поверхні ґрунту в травостої та спостережень за поведінкою *P. obtusa* встановлено, що імаго цього виду відрізняються досить високою рухливістю, а особливо активними є самці. Було відмічено, що в період парування (березень-квітень, до середини травня) останні активно переміщуються та концентруються в місцях перебування самок.

Відкладання яєць. В лабораторних умовах для однієї самки відзначено до 4 спарювань протягом сезону. Період копуляції тривав до 7 хв. Яйця відкладалися самками по одному протягом доби, рідше по 2–3 екз. Для 2-х самок зареєстровано відкладання по 5–6 яєць за добу за день до відмирання. Відкладання яєць самками проходить нерівномірно: періоди, коли самка відкладає яйця щодобово тривають 1–7 діб, найчастіше 2–3 доби. Протягом кількох діб між ними яйцекладка відсутня. В середньому кожна самка з початку спостережень до відмирання в лабораторних умовах відклала 11–12 яєць.

Середній строк спостережень склав 26 днів. В лабораторних умовах в садках самки відкладали яйця в поверхневий шар ґрунту. Розвиток яйця продовжувався 7–8 діб. Стадія личинки продовжувалась більше року. Так, личинки, що відродились в середині травня 2013 р., залялькувались в кінці червня 2014 р.

Реєстрація линяння личинок свідчить про наступне: 1–2-й віки в лабораторії продовжувались до 4–5 діб, 3-й – до 7–10 діб, 4-й до 15–20 діб, 5–6-й (з 30 вересня по 10 грудня), 7-й – 34 доби (з 10 грудня 2013 р. по 24 січня 2014 р.) 8-й – 43 доби (з 7 квітня по 19 травня 2014 р.), 9-й – 50 діб (з 19 травня по 27 червня 2014 р.).

Уперше як вагомий аргумент, що пояснює причину скорочення чисельності виду в останній час, розглядається поведінка личинок старших віків, що пов'язана з їх фізіологічним станом. Для проходження періодів аполізу (підготовка до линяння, а в останньому віці це період передлялечки), який характеризується випорожненням кишечника від залишків їжі (Рис. 2б), дуже сповільненим рухом або практично нерухомістю та акінезом, личинки (в лабораторних умовах) виповзали на поверхню ґрунту в підстилку, де знаходились протягом 7–8 діб. Очевидно, таким не дрібним організмам важко звільнитись від екзувію на глибині, адже в цей час вони дуже безсилі, і на погляд мають хворобливий стан. Перебуваючи практично нерухомими на поверхні ґрунту і, навіть у підстилці, личинки стають поживою для багатьох видів тварин, зокрема плазунів. У личинок останнього віку період акінезу є періодом формування лялечки, він продовжувався до 10 діб. Перед його проходженням личинка формує захисну печерку. Стадія лялечки триває 40–43 доби.

Рекомендації щодо охорони виду *P. obtusa*. Питання щодо збереження даного виду підіймалося ще в другій половині ХХ століття (Медведев і др., 1977). Сільськогосподарське освоєння цілинних земель, з властивими йому різкою зміною рослинного покриву та періодичними механічними обробками угідь, викликало значне зниження чисельності *P. obtusa* на даних територіях, майже до повного його зникнення. Тільки збереження заповідних степових

територій та зменшення антропоїчного навантаження на степові неугіддя півдня України може сприяти константній чисельності цього виду чорнотілок в природі.

Висновки

1. Особливістю онтогенезу *P. obtusa* є те, що функціонування тріхогенних клітин гіподерми, в результаті чого утворюється волосяний покрив тіла личинок і функціонування груп гіподермальних клітин, в результаті чого формуються шипи на окремих його частинах, не є ідентичним у кожному віці личинки. Кількість функціонуючих тріхогенних клітин гіподерми на окремих частинах тіла личинки (верхня губа, бокові поверхні головної капсули, підігнута поверхня каудального сегмента, лопаті підштовхувача та ін.) збільшується під час кожного линяння, тобто з кожним віком. Ряд склеритів (кліпеус, тергіти грудних і черевних сегментів та стерніти черевних сегментів), починаючи з 2-го віку, характеризуються сталою кількістю функціонуючих тріхогенних клітин гіподерми; а на ряді частин тіла кількість функціонуючих тріхогенних клітин гіподерми і кількість функціонуючих груп гіподермальних клітин змінюється 4 рази.

2. Уперше встановлено, що під час линяння личинки одночасно з відшаруванням екзувію функціонують і тріхогенні клітини гіподерми, формуючи новий волосяний покрив тіла, і тільки пізніше починають функціонувати групи гіподермальних клітин, утворюючи шипи.

3. Життєвий цикл *P. obtusa* в умовах півдня України продовжується понад рік: розвиток яйця проходить за 7–8 діб; стадія личинки триває більше року; стадія лялечки продовжується 40–43 доби; імаго мають весняно-ранньолітній тип сезонної активності.

4. Встановлено, що протягом однієї генерації *P. obtusa* у природі вирізняються 4 угруповання личинок за морфологічними структурами, що запропоновані для використання в їхній діагностиці та в уточнених визначниках.

5. Як фактори, що викликали різкий спад чисельності виду, аж до його повного зникнення на окремих територіях, розглядаються: а) сільськогосподарське освоєння цілин-

них степів; б) фізіологічний стан личинок в поверхневому шарі ґрунту або підстилці, старших віків, а саме: проходження ними де їх знищують хижакі. періодів акінезу і аполізу, що відбувається

Література

- Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В. Определитель и каталог жуков-чернотелок Кавказа и юга европейской части России (Coleoptera: Tenebrionidae s. str.) / Г.М. Абдурахманов, М.В. Набоженко.– Москва: Товарищество научных зданий КМК. – 2011. – 361 с.
- Богачев А.В. Жуки-чернотелки (Tenebrionidae) Средней Азии и Казахстана: автореф. дисс. на соискание уч. степени доктора биол. наук / А.В. Богачев. – Душанбе, 1965. – 38 с.
- Калужная Н.С. Обзор жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) северо-западного Прикаспия / Н.С. Калужная // Энтомол. обозрение. – 1982. – Т. 61, вып. 1. – С. 67–80.
- Кабанов В.А. О трофических связях полевых видов жуков-чернотелок (Tenebrionidae) / В.А. Кабанов // Вестник зоол.– 1981.– №4. – С. 82–85.
- Медведев Г.С. Эволюция и система жуков-чернотелок трибы *Blaptini* (Coleoptera, Tenebrionidae). Чтения памяти А.Н. Холодковского. Вып. 53 / Г.С. Медведев / Санкт-Петербург, 2001. – 331 с.
- Медведев Г.С. Определитель жуков-чернотелок Туркменистана / Г.С. Медведев, М.Г. Непесова. – Ашхабад, 1985. – 177 с.
- Медведев С.И. Роль среднеазиатского географического элемента в энтомофауне Украины / Фауна и зоогеография насекомых Средней Азии: под общей ред. М. Н. Нарзикулова, Е.П. Лупповой / С.И. Медведев // Душанбе: Дониш, 1966. – С.115–130.
- Медведев С.И. Некоторые особенности охраны насекомых / С.И. Медведев, В.С. Солодовникова, В.Н. Грамма // Вестник зоологии. – 1977. – № 1. – С. 3–6.
- Надворная Л.С. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) Лесостепи, Степи и Горного Крыма Украины: дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Надворная Л.С. – Киев, 1984. – 275 с.
- Непесова М.Г. Жуки-чернотелки Туркмении / М.Г. Непесова // Ашхабад: Ылым, 1980. – 211 с.
- Оглоблин Д.А., Колобова А.Н. Жуки-чернотелки (Tenebrionidae) и их личинки, вредящие полеводству / Д.А. Оглоблин, А.Н. Колобова // Труды Полтавской с.-х. опытной станции. Энтомол. отдел. XV. – Полтава, 1927. – 60 с.
- Определитель обитающих в почве личинок насекомых / Под общим руководством М.С. Гилярова / Москва: Наука, 1964. – С. 463–498.
- Пшеничникова Н.М. Влияние лесных полос и характера землепользования полей на энтомофауну межполосных пространств / Н.М. Пшеничникова / Зоол. журнал. – 1961. – Т. 40, вып.9. – С.1364–1376.
- Скопин Н.Г. Материалы по фауне и экологии чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Юго-Восточного Казахстана / Н.Г. Скопин // Труды Научно-исследовательского ин-та защиты растений Казахской академии с.-х. наук. – 1961. – Т.VI. – С. 172–208.
- Черней Л. С. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae). Фауна Украины. Т.19. Жесткокрылые. Вып.10 /Л.С. Черней // Киев: Наукова думка. – 2005. – 432 с.
- Черней Л.С. Определитель жуков-чернотелок фауны Украины (имаго, личинки, куколки) / Л.С. Черней, В.П. Федоренко // Киев: Колобиг, 2006. – 247 с.
- Черней Л.С. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) Черноморского биосферного заповедника и смежных территорий /Л.С. Черней, М.И. Ниточко // Природничий альманах. Серія: Біол. науки. Вип. 18. – Херсон, 2013. – С. 208–223.
- Шаталкин А.И. Таксономия. Основания, принципы и правила / А.И. Шаталкин // Москва: Товарищество научных зданий КМК, 2012. – 600 с.
- Шванвич Б.Н. Курс общей энтомологии / Б. Н. Шванвич / М.–Л.: Советская наука. – 1949. – 900 с.