

УДК 595.764.1:577.9

© 2000 г. В. В. МАРТЫНОВ

ОСОБЕННОСТИ ЯЙЦЕКЛАДКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *APHODIUS* ILL. (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE: APHODIINAE)

Биология развития представителей одного из крупнейших родов жесткокрылых *Aphodius* Ill. до настоящего времени остается крайне слабо изученной даже для обычных и массовых европейских видов. Развивающиеся в толще навоза *Aphodius*, не вызвали такого пристального интереса исследователей как обладающие сложным гнездовым поведением и проявляющие заботу о потомстве представители подсемейств Geotrupinae и Scarabaeinae.

Среди немногочисленных работ, посвященных этой проблеме, до настоящего времени нам известна только одна попытка разработать типологию и выявить основные направления эволюции яйцекладки, предпринятая японскими энтомологами (Yoshida, Katakura 1985, 1992), основанная на лабораторных исследованиях биологии 9 видов. Дополнительные сведения по этому вопросу содержатся в работе Я. Витнера (Vitner, 1998).

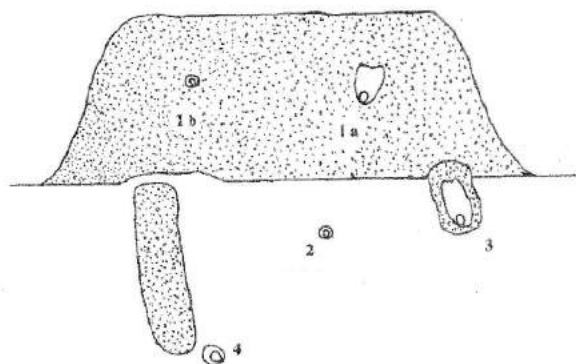


Рис. 1. Схема четырех типов яйцекладки *Aphodius* Ill. (по Yoshida, Katakura, 1992).

Основное внимание вышеупомянутых авторов при этом уделялось положению яйца относительно кормового субстрата и наличию элементов заботы о потомстве, в виде заготовки корма для личинок. На основании этих признаков авторами были выделены следующие четыре типа яйцекладки (рис. 1): тип 1 — яйца откладывались отдельно в круглых или овальных полостях в навозе над поверхностью почвы; тип 2 — яйца откладывались отдельно в почве, ниже уровня экскрементов; тип 3 — каждое яйцо откладывалось в небольшую массу экскрементов набитую в норку, предварительно вырытую в почве ниже уровня экскрементов; тип 4 — каждое яйцо откладывалось в почву ниже уровня навоза после чего рядом захоранивалась небольшая масса навоза.

Авторами выдвинуто также предположение о том, что единичная откладка яиц в почву или толщу навоза является наиболее примитивной и, по всей вероятности, исходной для представителей рода *Aphodius*.

Нами были проведены лабораторные наблюдения за представителями 42 европейских видов, в результате которых от взрослых жуков, содержавшихся раздельно в пластиковых и плоских стеклянных садках, были получены все преимагинальные фазы от яйца до куколки, что позволило как избежать ошибок в видовой идентификации личинок, так и проследить положение и особенности передвижения личинок в толще кормового субстрата.

Полученные данные несколько дополняют сведения предыдущих авторов. Прежде всего при разработке типологии был совершенно упущен такой достаточно важный, на наш взгляд, факт наличия двух принципиально различных типов яйцекладки: компактные кладки (яйца откладываются небольшими группами от 4 до 11 штук) и одиночные (рассеянные), связанные, в свою очередь, не с комплексом внешних факторов, воздействующих на вид, таких как пересыхание субстрата, конкуренция, хищничество и приводящих к проявлению одним видом различных типов яйцекладки, а с особенностями функционирования яичников. Вскрытие самок на разных стадиях развития яичников показало, что при внешнем морфологическом однообразии яичников, созревание яиц идет двумя путями: синхронно во всех яйцевых трубках и последовательно. Немаловажным отличием является и тот факт, что при синхронном созревании ресурсы овариолы используются полностью после формирования одного яйца и отложившаяся яйца самка выбывает из размножения (что однако характерно не для всех видов). При последовательном созревании, каждая яйцевая трубка формирует более одного яйца, что не только увеличивает репродуктивный потенциал вида, но и способствует продлению периода яйцекладки.

Компактная откладка яиц в почву под кормовым субстратом, характерная для всех изученных нами представителей подрода *Acrossus* (*A. rufipes* (L.), *A. luridus* (F.), *A. depressus* Kug.), по нашему мнению, является наиболее примитивной (из известных) и характерна для близких к афодиям родов *Oxyotus* (*O. sylvestris* Scop.), *Rhyssemus* (*R. germanus* (L.)), имаго и личинки которых являются почвообитающими сапрофагами, связанными в своем развитии со скоплениями разлагающихся растительных остатков. В то же время, само происхождение копрофагии большинством энтомологов рассматривается как один из

вариантов сапрофагии, возникшей при последовательном переходе от питания отмершими растительными остатками к потреблению все менее и менее промытых атмосферными осадками экскрементов травоядных (Николаев, 1990). Целый ряд анатомо-морфологических приспособлений, характерных для почвообитающих форм, демонстрируют и личиночные фазы этих видов (рис. 2), обладающие сильно хитинизированными головной капсулой и площадками на боковых поверхностях переднегруди, предохраняющими тело от механических повреждений при продвижении в плотных субстратах, а также несколько укороченными передними конечностями.

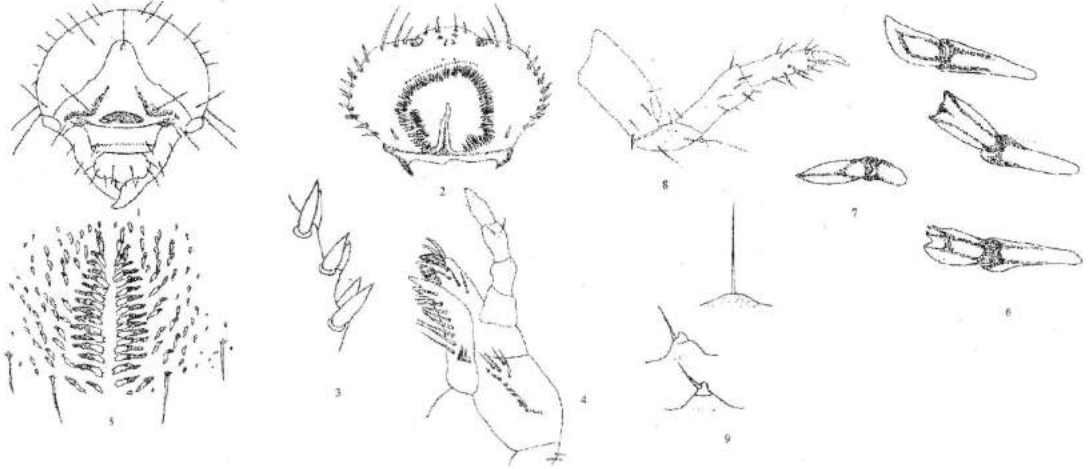


Рис. 2. Детали строения личинки *Aphodius rufipes* (L.): 1 – голова личинки III возраста, общий вид; 2 – эпифаринкс; 3 – краевые щетинки боков верхней губы; 4 – правая максилла сверху; 5 – терка анального стернита; 6 – шипики параллельных рядов терки, сверху; 7 – шипики второго ряда; 8 – передняя нога; 9 – шипики поперечных рядов грудных тергитов.

Грудные и первые брюшные тергиты несут поперечные ряды коротких толстых шпиков, стоящие на хитинизированных конусовидных основаниях и позволяющие плотно фиксировать тело при прокладке хода в твердых слоях почвы. Кроме того терка анального стернита несет сильно развитые симметричные ряды шпиков, стоящие на вытянутых поперек сегмента хитинизированных основаниях и усиленные в задней части дополнительными рядами, что, по мнению М. С. Гилярова (1949), придаст телу максимальную устойчивость против сдвигания назад и в стороны и характерно для обитателей плотных почв. Не менее интересным фактом, свидетельствующим о способности этих видов к питанию твердыми субстратами, может выступать и строение максилл. Так вооружение вентральной стороны *galea* видов, питающихся или способных питаться твердым субстратом, представлено рядом из плотно сомкнутых коротких щетинок, а для видов, личинки которых развиваются и питаются в мягкой толще непересохшего навоза, характерно уменьшение числа щетинок и увеличение расстояния между ними. Необходимо отметить наличие целого ряда плезиоморфий и у имаго этих видов, таких как наличие горловой бороздки, простое строение лобного (клилеофронтального) шва и примитивное строение эдеагуса (Кабаков, Фролов, 1996). Кроме подрода *Acrossus* данный тип яйцекладки известен также для сближаемого с ним подрода *Heptaulacus* (*A. sus* Hbst.) и *A. putridus* (Fourc.).

Компактная яйцекладка в толщу навоза известна нам только для одного вида *A. frater* Muls. et Rey, откладывающего яйца группами по 4 штуки в полностью высохший и промытый дождями навоз.

Особенностью видов, обладающих компактной яйцекладкой, является стабильность в проявляемой стратегии и отсутствие каких-либо промежуточных вариантов в отличии от видов, обладающих рассеянной кладкой и демонстрирующих целый ряд последовательных вариантов как по отношению кладки к субстрату, так и по степени выраженности заботы о потомстве, что затрудняет отнесение отдельных видов к конкретному типу. Так, большинство из исследованных нами видов в ходе кладки откладывали яйца как в прилегающие слои почвы (тип 2), так и в толщу навоза (тип 1) (*A. haemorrhoidalis* (L.), *A. satellitius* (Hrbst.), *A. sturmi* Harold и др.), что, по нашему мнению, является адаптацией к быстро меняющимся свойствам кормового субстрата (пересыхание, брожение) и связано с поиском оптимальных условий для яйцекладки и развития личинки. Кроме того, нельзя недооценивать в этом случае и пресса хищников и конкурентов, также вытесняющих кладку из толщи кормового субстрата.

Значительная пластичность поведения при яйцекладке отмечалась и для видов, проявляющих элементы заботы о потомстве и откладывающих яйца в норки, заполненные кормовым субстратом, в которых и проходит развитие личинок, по крайней мере, I и II возрастов (типы 3 и 4). При этом даже у одного вида, в условиях садка, при максимально сходных почвенных и температурных условиях, одной самкой формировались различные по объему и степени изоляции от основной массы экскрементов личиночные запасы, в связи с чем при изучении этих групп основное внимание обращалось на степень подвижности и анатомо-морфологические особенности личинок.

Следует сразу заметить, что все выявленные нами анатомо-морфологические приспособления не заходят настолько далеко, чтобы хоть в какой-либо степени ограничивать способность личинок к свободному перемещению в толще экскрементов, как это происходит у Scarabaeinae.

В то же время наблюдения за личинками *A. fossor* (L.) (тип 3), развивавшимися в стеклянных садках, показали, что независимо от объема и степени изоляции запасов личинка не прокладывает длинных ходов в толще кормового субстрата, а формирует вокруг себя округлую личиночную камеру, в которой и находится, расширяя ее по мере роста на протяжении всего периода развития и уходя из нее в толщу навоза только при окончании заготовленных родителями запасов (как правило, их хватает для развития I и II возрастов) или в почву на окукливание по окончании питания. К особенностям морфологии личинок этого типа следует отнести ослабление хитинизации боковых поверхностей переднегруди, отсутствие в терке анального стернита параллельных рядов шипиков и значительное удлинение анального тергита, используемого личинкой в качестве опорной площадки (рис. 3).

Значительно ярче анатомо-морфологические преобразования выражены у представителей типа 4, который в фауне Украины отмечен только у *A. erraticus* (L.). При внешнем сходстве типов 3 и 4 между ними существует принципиальная разница (рис. 4). В первом случае вытупившаяся личинка оказывается в центре кормового субстрата и немедленно может приступить к питанию, выход личинки *A. erraticus* происходит в толще почвы рядом с кормовым субстратом и до начала питания личинка должна переместиться к толще заготовленного корма и приступить к питанию с наружной стороны прокладывая вертикальный ход на границе между почвой и навозом, а не изнутри. Интересно отметить, что аналогичную стратегию формирования личиночных запасов и яйцекладки демонстрируют и представители подсемейства

Geotrupinae. К морфологическим особенностям личинок этого типа следует отнести сложную поверхностную структуру наличника (рис. 5), не имеющую аналогов среди описанных личинок рода. В частности, наличие боковых бугорков и мощного поперечного кия, наиболее ярко выраженного у личинок I возраста, в виде загнутой вниз двузубой пластины, выполняющей, возможно, роль своеобразного крюка, которым личинка цепляется за стенки норки. О значительной нагрузке на эту часть наличника свидетельствует и тот факт, что степень его хитинизации у личинок первого возраста сходна с мандибулами, в то время как вся головная капсула остается еще бесцветной и полупрозрачной. Но наиболее яркими морфологическими особенностями личинок этого типа является заметное укорочение коготков передней пары конечностей, укорочение анальных сегментов и образование четырех долей на анальном стерните (рис. 5, 6), в то время как у всех известных к настоящему времени личинок рода анальный стернит двулопастный. Аналогичные изменения анальных сегментов, приводящие к образованию опорной анальной площадки, характерны для личинок подсемейств Scarabaeinae и Geotrupinae, развивающихся исключительно в толще заготовленного родителями субстрата, что позволяет предположить и аналогичные функции последней, а именно присоски-захвата, поддерживающей тело при передвижении по вертикальной поверхности (Мартынов, 1998). И если у Scarabaeinae функцию распора выполняет заполненный экскрементами горб, а конечности не принимают участия при передвижении, то в данном случае функцию зацепа выполняет наличник, а ослабление функций передних конечностей выражается в укорочении коготков.

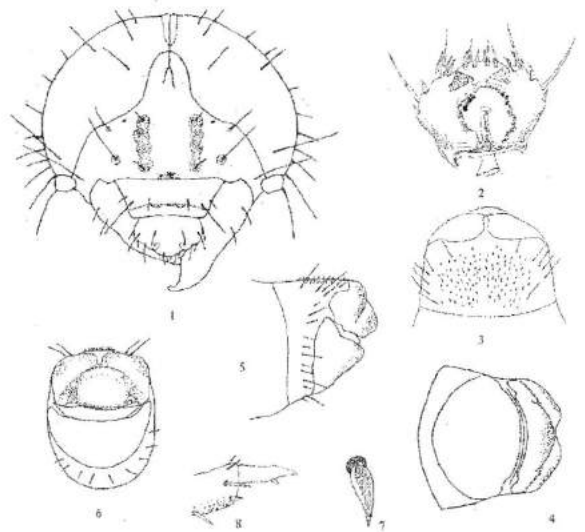


Рис. 3. Детали строения личинки *Aphodius fossor* (L.): 1 – голова личинки III возраста, общий вид; 2 – эпифаринкс; 3 – терка анального стернита; 4 – анальный тергит; 5 – анальный сегмент; 6 – анальный сегмент, сзади; 7 – шипик терки, сверху; 8 – коготок передней ноги.

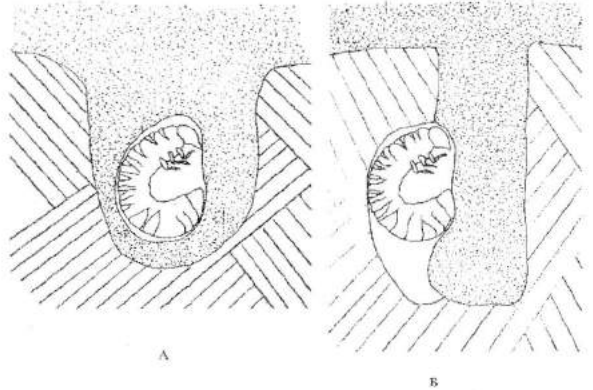


Рис. 4. Положение личинок во время питания: А – *A. fossor* (L.); Б – *A. erraticus* (L.).

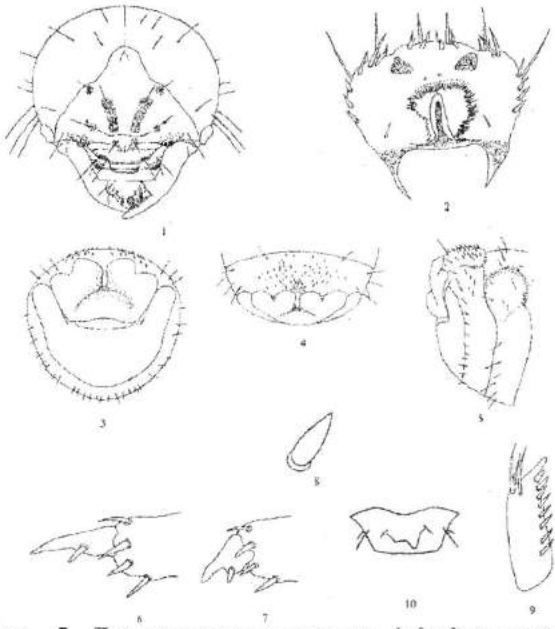


Рис. 5. Детали строения личинки *Aphodius erraticus* (L.): 1 – голова, общий вид; 2 – верхняя губа, изнутри; 3 – анальный сегмент, сзади; 4 – анальный стернит; 5 – анальный сегмент, сбоку; 6 – коготок второй пары конечностей; 7 – коготок первой пары конечностей; 8 – шипик терки; 9 – *galea*, снизу; 10 – наличник личинки I возраста.

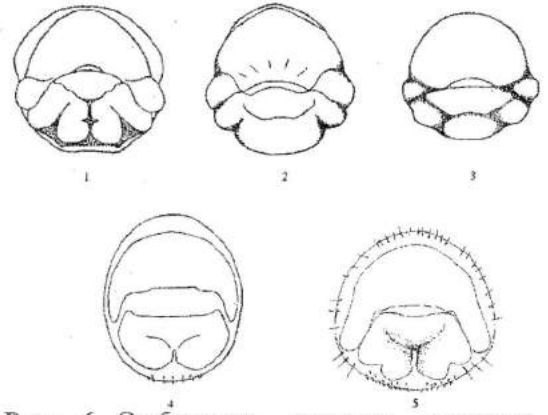


Рис. 6. Особенности строения анальных сегментов личинок Scarabaeinae и *Aphodius*: 1 – анальная площадка *Copris lunaris*; 2 – анальная площадка *Onthophagus vacca*; 3 – анальная площадка *Caccobius schreberi*; 4 – анальный сегмент *A. haemorrhoidalis*; 5 – анальный сегмент *A. erraticus*.

Таким образом, на основании всего вышесказанного, можно сделать следующие предположения: 1) компактная яйцекладка в почву под кормовым субстратом вероятно является наиболее примитивным и возможно исходным типом для рода *Aphodius*; 2) рассеивание кладки в толще кормового субстрата и прилежащего почвенного слоя, по нашему мнению, более прогрессивно как с позиции ухода от хищников, так и в случае резкого изменения физических свойств субстрата, например пересыхания (в обоих случаях кладка не погибает полностью); 3) забота о потомстве в виде заготовки личиночных запасов возникла в пределах рода многократно, независимо и шла различными путями; одной из возможных причин, повлекших за собой формирование личиночных запасов, возможно выступает низкая яйцевая продуктивность самок.

К сожалению, все приведенные здесь примеры касаются исключительно европейских видов рода, до настоящего времени отсутствуют данные по биологии развития видов азиатской фауны, в особенности обитателей пустынь и высокогорий, изучение биологии которых существенно дополнит и уточнит выдвинутые предположения. Не исследовались нами и случаи клептопаразитизма, которые факультативно проявляются у ряда обычных европейских видов (например, *A. coenosus* Panz.), но возможно принимают и облигатный характер (Brussaard, 1987).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. – М.: Изд-во АН СССР, 1949. – С. 59–72.
- Кабаков О. Н., Фролов А. В. Обзор жуков рода *Aphodius* III. (Coleoptera, Scarabaeidae), сближаемых с подродом *Acrossus* Muls., России и сопредельных стран // Энтомол. обозрение. – 1996. – Т. LIV, вып. 4. – С. 865–883.
- Мартынов В. В. Особенности передвижения личинок Scarabaeinae на примере *Euonticellus fulvus* (Goeze) (Coleoptera, Scarabaeidae) // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 1998. – Т. VI, вып. 1. – С. 78–85.
- Николаев Г. В. Пищевая специализация пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeoidea) Казахстана и Средней Азии // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР. – 1990. – Т. 45: Систематика и биология насекомых Казахстана. – С. 127–134.
- Brussaard L. Kleptocopy of *Aphodius coenosus* (Coleoptera, Aphodiidae) in nests of *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupidae) and its effect on soil morphology // Biol. Fert. Soils. – 1987. – Vol. 3, № 1–2. – P. 117–119.
- Vítner J. Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) // Acta Soc. Zool. Bohem. – 1998. – Vol. 62. – P. 227–253.
- Yoshida N., Katakura H. Life cycles of *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae, Coleoptera) in Sapporo, Northern Japan // Environ. Sci. Hokkaido. – 1985. – Vol. 8. – P. 209–229.
- Yoshida N., Katakura H. Evolution of oviposition habits in *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) // Pan-Pacif. Entomol. – 1992. – Vol. 68. – P. 1–7.