

УДК 597.764:591.34:591.172

©1998г. В.В. МАРТЫНОВ

ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ЛИЧИНОК SCARABAEINAE НА ПРИМЕРЕ
EUONITICELLUS FULVUS (GOEZE) (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE)

Особенностям передвижения личинок пластинчатоусых жуков в почве посвящены многочисленные работы (Rittershaus, 1927; Schwerdtfeger, 1939; Гиляров, 1949; Ильинский, 1951; Медведев, 1952). Наиболее подробное описание способа передвижения личинок пластинчатоусых жуков в почве приводится М.С. Гиляровым (1949) и в дальнейшем дополняется работами С.И. Медведева (1952), В.И. Гусева, С.И. Антонюка (1956), О.И. Калининой (1990). В то же время описание особенностей передвижения личинок пластинчатоусых жуков, развивающихся в толще заготовленного родителями субстрата, нам до настоящего времени не известно. Резкие морфологические отличия личинок этой группы (представители подсемейства *Scarabaeinae*) явно свидетельствуют о наличии у них своего оригинального способа передвижения, связанного с развитием в резко очерченных границах заготовленного для них субстрата.

В связи с отсутствием необходимости передвигаться в толще почвы, у личинок *Scarabaeinae* редуцируется терка анального стернита, или сохраняется в виде поля тонких коротких щетинок, исчезают жесткие щетинки на спинной стороне, тело становится почти голым (Медведев, 1952; Гиляров, 1964), и вырабатывается целый ряд специфических морфологических приспособлений для передвижения в толще заготовленного родителями кормового субстрата. Прежде всего, к ним следует отнести: наличие горбовидного выроста на первых брюшных тергитах и уплощение анального сегмента с образованием анальной площадки, общий план строения которой сходен у различных представителей подсемейства *Scarabaeinae* (рис. 1 - 6). Исключение составляют, вероятно, роды *Onitis* F., *Chironitis* Lanst. и *Copris* Geoffr., у описанных представителей, которых образование спинного горба неизвестно, при наличии анальной площадки (Медведев, 1952; Медведев, Медведев, 1955; Медведев, Данияров, 1970). Функциональное значение этих образований до настоящего времени не выяснено, хотя С.И. Медведевым (1952) выдвигалось предположение об использовании личинками анальной площадки для утрамбовки стенок камеры, в которой она развивается. Не отрицая этого, остается вопрос о назначении горбовидного выроста, который существует у личинок на протяжении всех этапов развития, а не появляется на поздних этапах, как резервуар заполненный экскрементами. При этом следует отметить, что на ранних этапах развития личинки, по нашим наблюдениям, горб развит еще более отчетливо, чем у личинок старших возрастов, и имеет форму достаточно длинного пальцевидного выроста (рис. 7 - 8). Исследование поверхности вершины горба показало наличие на нем полей коротких щетинок аналогичных щетинкам анальной терки, что натолкнуло нас на мысль о сходной функции последнего (рис. 9). Для выяснения этого вопроса автором содержались в лабораторных условиях представители различных родов *Scarabaeinae*: *Caccobius* Thoms. (*C. schreberi* (L.)), *Euoniticellus* Janss. (*E. fulvus* (Goeze.)), *Onthophagus* Latr. (*O. taurus* (Schr.), *O. ovatus* (L.), *O. coenobita* (Herb.), *O. vacca* (L.), *O. gibbulus* (Pall.)), от которых были получены все преимагинальные стадии от яйца до куколки. Вскрывая шары с развивающимися личинками, мы смогли пронаблюдать особенности передвижения личинок внутри камер, которые в достаточно полной мере объясняют причины столь странного строения личинок *Scarabaeinae*.

После того как родительской парой закончена заготовка корма для личинки, самка формирует в толще заготовленного корма округлую личиночную камеру, на дно которой откладывает одно достаточно крупное яйцо. Яйцо находится в вертикальном положении и слегка наклонено в сторону выходного отверстия (рис. 10). После откладки яйца самка выходит из камеры через выходное отверстие, которое сразу тщательно забивается "пробкой" из навоза, что предохраняет яйцо как от пересыхания, так и от нежелательных визитеров. Данный способ формирования личиночной камеры свойственен не всем *Scarabaeinae* и наблюдался нами у представителей родов *Euoniticellus* (*E. fulvus*) и *Onthophagus* (*O. taurus*, *O. ovatus*, *O. coenobita*, *O. vacca*, *O. gibbulus*). Вылупившаяся личинка съедает хорион яйца и торчащие внутрь камеры куски "пробки", окончательно сглаживая внутреннюю поверхность камеры. При передвижении личинки внутри камеры анальная площадка используется в качестве присоски-захвата,

благодаря своей двураздельности, наличию лапестей, а также способности поверхности площадки вгибаться и выгибаться, играя роль присоски. Спинной горб при этом действует как упор в противоположную стенку, этот факт объясняет и наличие терки на его вершине. Таким образом, личинка плотно закрепляется внутри камеры, как распор упираясь в одну стенку анальной площадкой, а в противоположную - горбовидным выростом, и свободно передвигается вдоль вертикальных стенок личиночной камеры, выедавая заготовленный родителями корм. На дне и стенках камеры личинка может свободно стоять, удерживаясь, некоторое время только анальной площадкой (рис. 11 – 12), что еще раз подтверждает ее основную роль в передвижении личинки и ярко демонстрирует присасывающую силу анальной площадки. Грудной отдел с головной капсулой при этом совершенно свободны, и личинка свободно кормится, расширяя камеру по мере роста. Конечно же при таком способе передвижения не играют никакой роли, вероятно, этим и объясняется их ограниченная способность к сгибанию, которая у многих представителей *Scarabaeinae* возможна только в сочленении тазика и вертлуга, остальные же сегменты сливаются между собой и не несут четко выраженных швов (Медведев, 1952; Медведев, Медведев Г., 1955; Николаев, 1975). Следует отметить также, наличие тонких чувствительных волосков на вершинах лапок личинок (рис. 20), что, скорее всего, указывает на осязательную функцию конечностей, не принимающих участия в передвижении. Тот факт, что у личинок младших возрастов горб выражен гораздо сильнее и намного тоньше, чем у старших личинок, а диаметр анальной площадки превосходит в половину диаметр прилежащих брюшных сегментов, вероятно, связан с исходными размерами личиночной камеры, которые никак не могут быть меньше размеров самки. Длинный пальцевидно торчащий горб и хорошо развитая анальная площадка позволяют молодой личинке легко передвигаться вдоль стенок камеры в поисках наименее подсохших участков кормового субстрата. В дальнейшем по мере заполнения карманов горба экскрементами, форма горба и размер брюшных сегментов резко изменяются. У личинок 3-го возраста диаметр брюшных сегментов в 3 – 4 раза превышает диаметр грудных. В связи с растяжением складок брюшных сегментов, брюшная часть становится гладкой и практически не способна сгибаться, превращаясь в резервуар заполненный экскрементами. Грудные сегменты, напротив, до конца периода развития личинки сохраняют свою подвижность. Форма тела личинок в этот период не столько С-образная, сколько - клиновидная. Из-за растяжки горба и брюшных сегментов создается впечатление, что грудные сегменты выходят из центра тела и в спокойном состоянии личинка свободно складывается пополам.

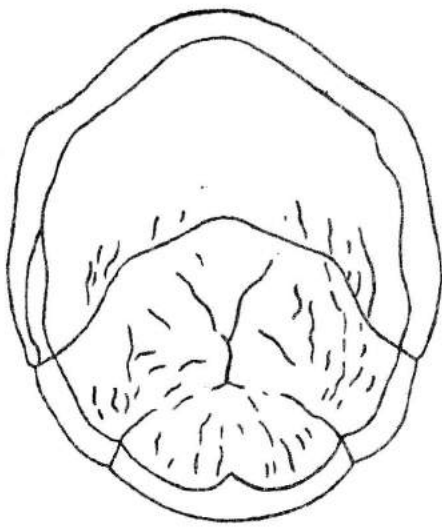
Euoniticellus fulvus (Goeze, 1777)

При описании преимагинальных стадий *Euoniticellus fulvus* (Goeze, 1777) использовались следующие материалы: 4 куколки, 8 экз. личинок 3-го возраста, 4 экз. личинок 2-го возраста, 1 экз. личинки 1-го возраста.

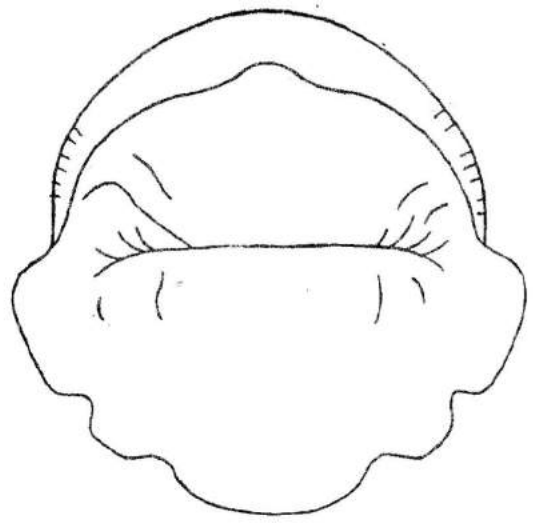
Личинка 3-го возраста.

Тело личинки белое, С- образно изогнутое, толстое, с сильно расширенными передними брюшными тергитами, особенно 3-м (6-м тергитом тела), образующим на спине конусовидный горб с округлой вершиной (рис. 8). Вершина горба несет выпянутую поперек тела терку, состоящую из 35 – 39 мелких, вертикально стоящих шпиков, расположенных в виде двух нечетко разделенных полей (рис. 9). Дорсальная сторона тела покрыта короткими негустыми щетинками, образующими поперечный ряд на каждой крупной складке тергитов. Внутренняя сторона тела голая. Дыхальца маленькие, трудно различимые, все примерно одного размера.

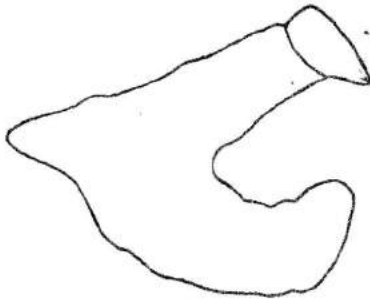
Голова одноцветная, светло-желтая. Поверхность головной капсулы гладкая, блестящая. Ширина головной капсулы 2 (2,3) мм, длина (без верхней губы) 1,5 (1,7) мм. Высота эпистома в два раза превышает длину эпикраниального шва. Вершина эпистома широко закруглена (рис. 13). Эпикраниальный шов тонко затемненный, коричневый, при переходе на лобную часть плавно углубляется. В центральной части лба бороздка, представляющая продолжение эпикраниального шва, разветвляется, образуя Л-образную фигуру. Еще одно достаточно крупное округлое углубление расположено на границе наличника и лба. Хетом плевральных склеритов состоит из 4 – 5 пар длинных переднотеменных щетинок, образующих по продольному ряду с каждой стороны от лобного треугольника. Дистальнее базальной мембраны усиков расположено по 3 – 4 длинных генальных щетинки. Поверхность плевральных склеритов покрыта многочисленными очень короткими, светлыми щетинками. Лоб спереди, перед наличником, с поперечным рядом из 5 – 6 щетинок (передне-крайне лобные). По одной длинной и хорошо заметной щетинке расположено с каждой стороны между базальной мембраной усиков и внешним углом наличника (переднебоковые лобные). В вершинной части эпистома покрыт редкими, очень короткими светлыми щетинками.



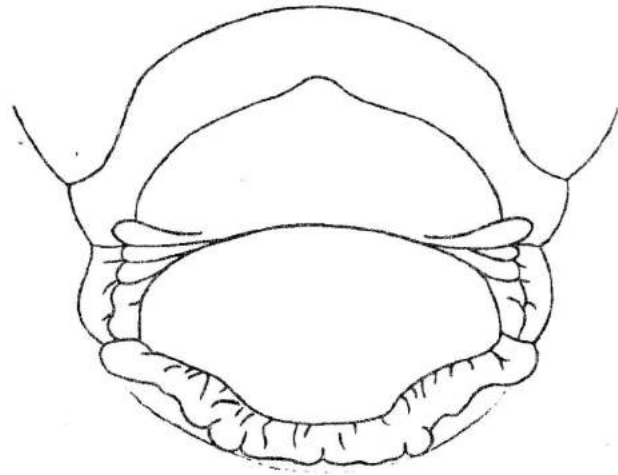
1



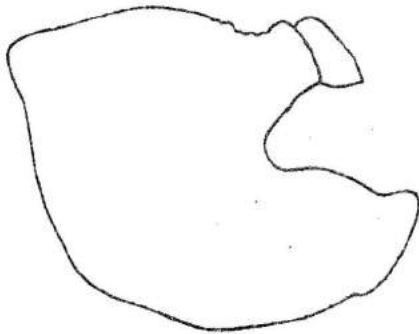
2



7



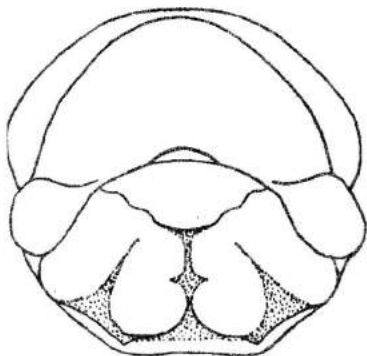
3



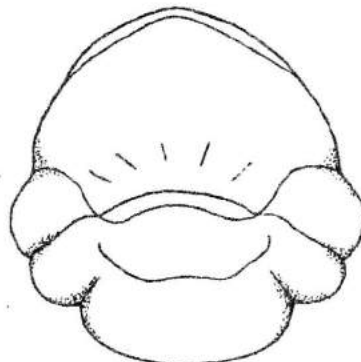
8



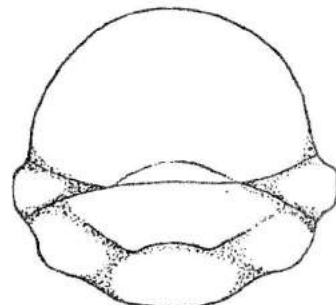
9



4



5



6

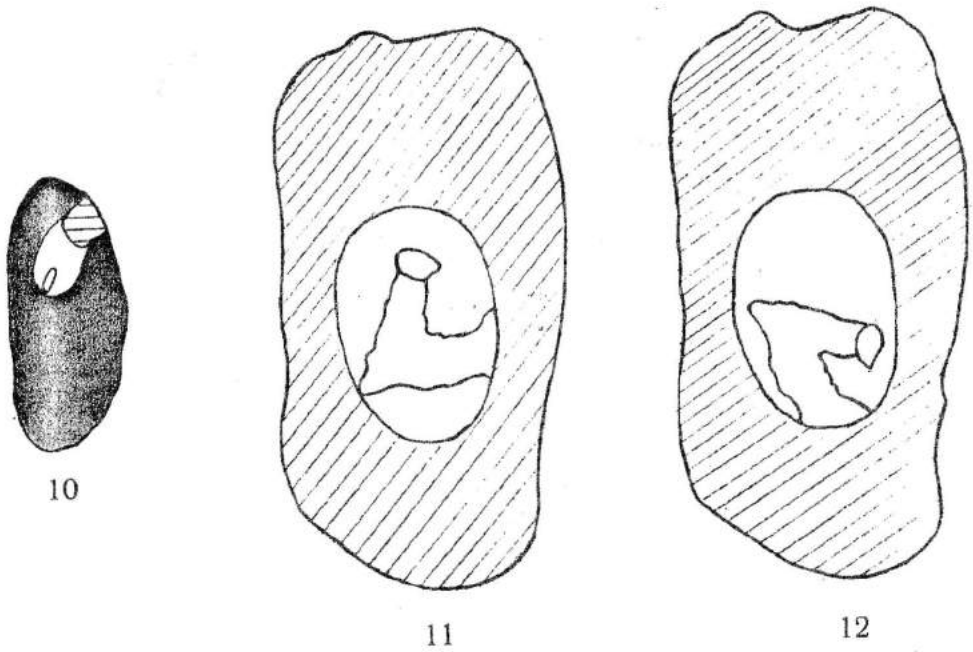
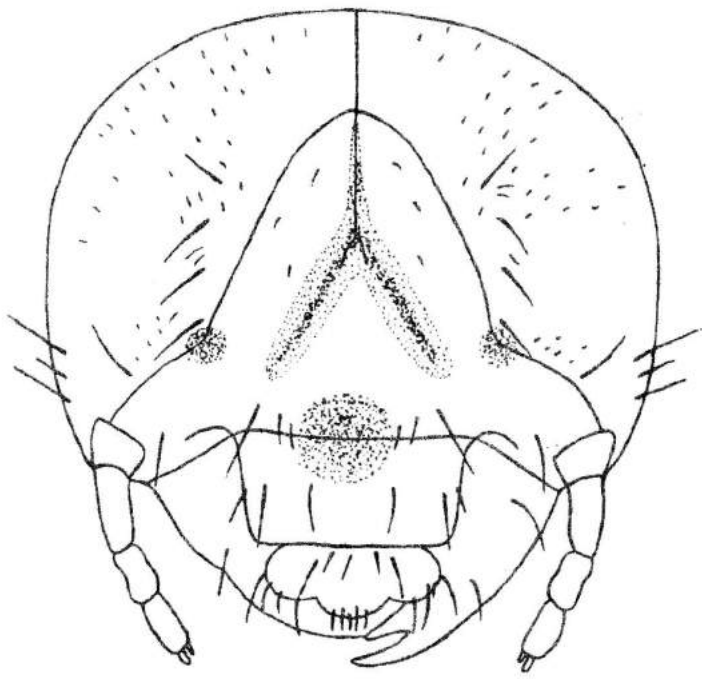
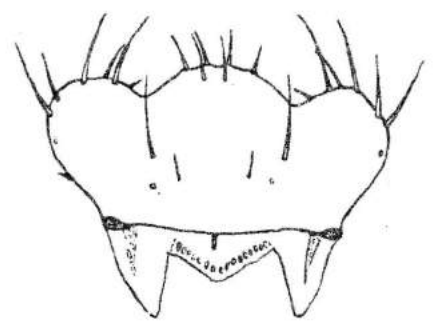


Рис. 1 – 12.

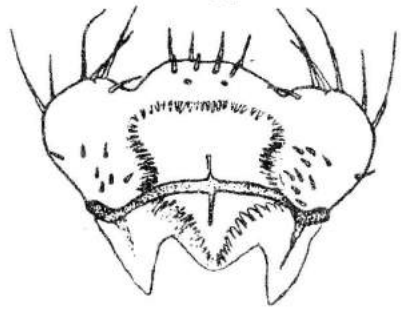
1 – анальная площадка *Scarabaeus sacer* L. (по Медведеву, Медведеву, 1958); 2 – анальная площадка *Onitis humerosus* Pall. (по Медведеву, Даниярову., 1970); 3 – анальная площадка *Chironitis pamphilus* Men. (по Медведеву, Медведеву, 1958); 4 – анальная площадка *Copris lunaris* (L.) (по Медведеву, 1952); 5 – анальная площадка *Onthophagus vacca* (L.), (ориг.); 6 – анальная площадка *Caccobius schreberi* (L.), (ориг.); 7 – форма тела личинки 1-го возраста *Euoniticellus fulvus* (Goeze); 8 – форма тела личинки 3-го возраста *Euoniticellus fulvus* (Goeze); 9 – терка вершины горба *E. fulvus* (Goeze); 10 – устройство личиночной камеры *Onthophagus vacca* (L.), (ориг.); 11 – 12 – положение личинки во время питания (ориг.).



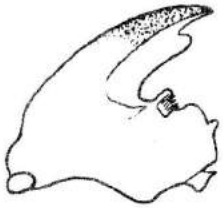
13



14



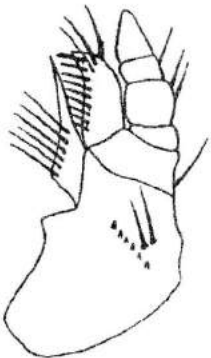
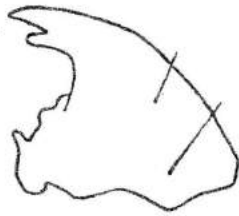
15



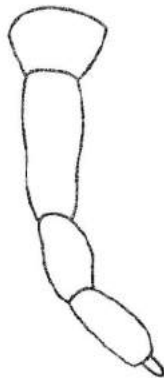
17



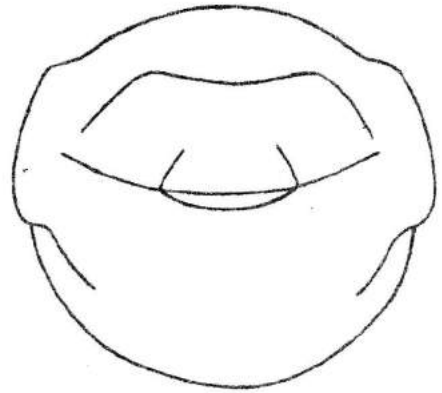
18



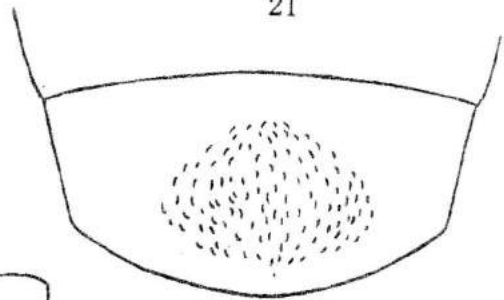
19



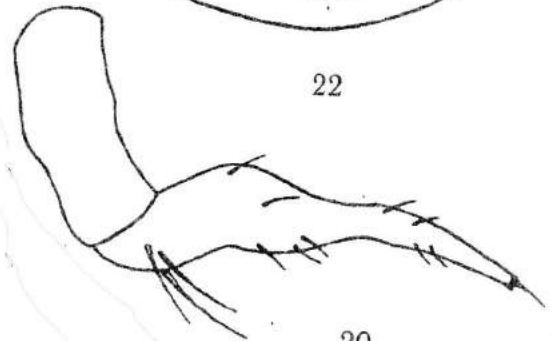
16



21



22



20

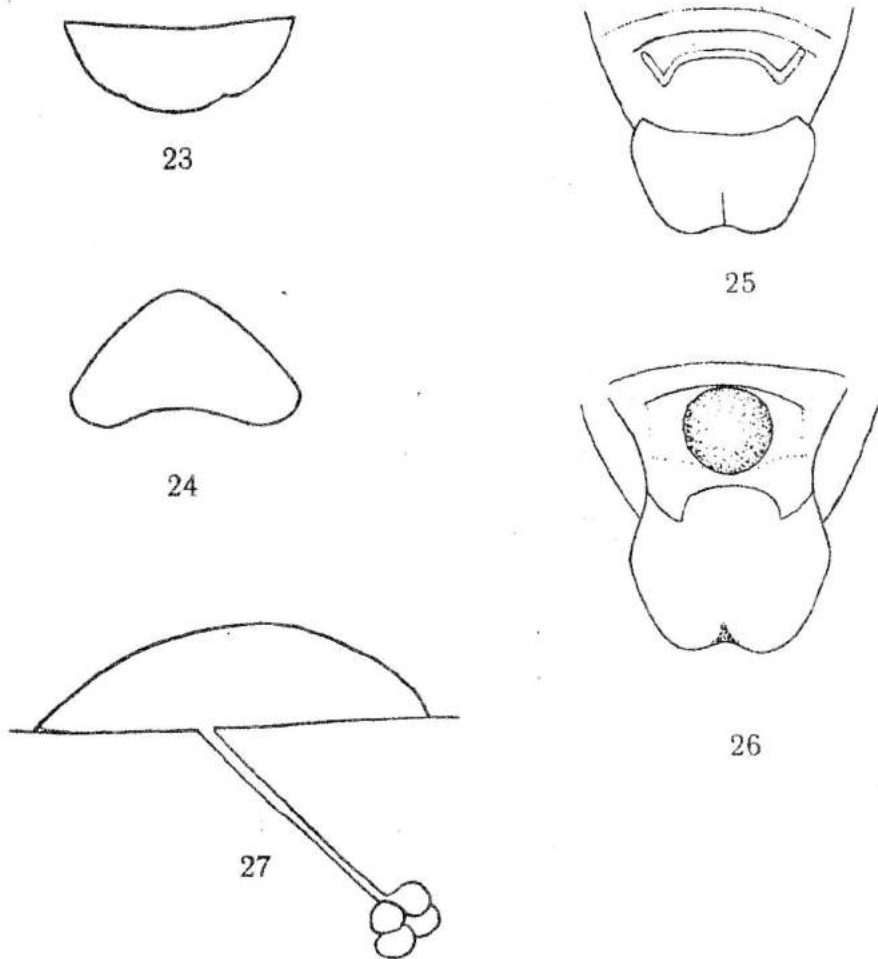


Рис. 13 – 24. Детали строения личинки *Euoniticellus fulvus* (Goeze)

13 – голова, общий вид; 14 – верхняя губа снаружи; 15 – верхняя губа изнутри; 16 – усик; 17 – левая и правая мандибулы снизу; 18 – левая и правая мандибулы сверху; 19 – правая максилла сверху; 20 – средняя нога; 21 – анальная площадка; 22 – анальный стернит; 23 – верхняя губа личинки 1-го возраста; 24 – форма центрального лобного углубления личинки 1-го возраста.

Рис. 25 – 26. Последние брюшные стерниты куколки *Euoniticellus fulvus* (Goeze)

25 – самец; 26 – самка.

Рис. 27. Схема устройства норы *Euoniticellus fulvus* (Goeze)

Наличник почти прямоугольный, белый, с слегка затемненными (светло-коричневыми) боковыми краями и поперечной полосой во второй трети (ото лба). По центру разделен невысоким поперечным валиком. Хетом наличника состоит из трех пар щетинок, стоящих на поперечном валике наличника.

Верхняя губа округло-трехлопастная (рис.14 – 15). Поверхность верхней губы гладкая, блестящая, светло-желтая, с слегка затемненными (светло-коричневыми) передним и боковыми краями. Хетом верхней губы состоит из пары тонких и слабо заметных заднецентральных щетинок, пары переднецентральных и 4-х пар боковых. Свободный край губы усажен рядом краевых ресничек.

Усики полупрозрачные, белые, короткие, едва достигают линии вершины мандибул (рис.16). Первый членик самый длинный и толстый, в 1,5 раза длиннее как 2-го, так и 3-го членика. 2-й и 3-й членики равны. 4-й очень маленький, гораздо короче и тоньше остальных, по длине немногим превышает чувствительный вырост на вершине 3-го членика.

Мандибулы хорошо склеротизированы, в апикальной части темно-коричневые. Правая и левая мандибулы несколько ассиметричны. Основание правой мандибулы несколько шире, внутренний край на вершине несет два хорошо разделенных зубца. Внутренний край вершинной части левой мандибулы трехлопастный, все зубцы глубоко отделены друг от друга (рис. 17 – 18). Наружные поверхности мандибул несут по паре щетинок.

Максиллы симметричны. Правая максилла изображена на рисунке 19.

Ноги довольно длинные, тонкие, полупрозрачные. Размеры и строение всех 3-х пар сходно (рис. 20). Из сегментов конечностей ясно ограничены между собой только тазик и вертлуг, границы остальных сегментов (бедро, голени и лапок) слиты и не отделены на сочленениях швами. Лапки заканчиваются не ограниченным от них длинным тонким отростком, плавно заостряющимся к вершине и несущем на конце тонкую щетинку и венец из коротких шипиков. Ноги сгибаются только в сочленении тазика и вертлуга.

Анальный сегмент заканчивается голый, слегка выпуклой площадкой (рис. 21). Анальное отверстие расположено на ее середине, в виде поперечной щели, и прикрыто коротким полулунным клапаном. От углов анальной щели к боковым краям анальной площадки идут бороздки, разделяющие площадку в поперечном направлении на две части. Передний край (внутренний) с тремя слабо выраженными лопастями, задний - цельный, округлый. Анальный стернит с теркой, состоящей из очень многочисленных мелких шипиков, расположенных в виде округлого поля (рис. 22).

Личинка 2-го возраста.

Головная капсула молочно-белая, только вершины мандибул светло-коричневые. Поверхность головы гладкая, блестящая. Ширина головы 1,3 (1,5) мм, длина (без верхней губы) 1,1 (1,2) мм. Хетом головы, как и у личинок 3-го возраста. Усики короткие, толстые, едва достигают уровня нижнего края наличника. 1-й членик усиков самый длинный, в два раза превышает длину 2-го. 3-й немногим короче первого. 4-й тонкий, короткий. Наличник трапециевидный. Верхняя губа трехлопастная. Горб вытянутый, довольно длинный, пальцевидноторчащий. Анальный сегмент на половину шире предыдущего брюшного. Терка анального стернита, как и у личинок 3-го возраста.

Личинка 1-го возраста.

Головная капсула молочно-белая, полупрозрачная. Вершины мандибул светло-коричневые. Ширина головы 1,1 мм, длина (без верхней губы) 1мм. Наличник трапециевидный. Верхняя губа полукруглая, с нечеткими углублениями на местах разделов будущих лопастей по краю (рис. 23). Лобная часть с треугольным углублением на месте Л-образного углубления у личинок 3-го возраста (рис. 24).

Окукливание наблюдалось 7 – 25.07.97 и проходило внутри личиночной камеры. На протяжении всего периода развития личинки *E. fulvus*, подобно личинкам *Scarabaeus*, *Copris* и *Sinapsis*, не выделяют экскрементов, чтобы избежать загрязнения корма. Перед окукливанием личинка освобождается от скопившихся в ее теле экскрементов, обмазывая ими стенки личиночной камеры и тщательно заглаживая внутреннюю поверхность (Сиязов, 1913, Фабр, 1914). Анальная площадка используется при этом в качестве мастерка для заглаживания и утрамбовки внутренних стенок кокона. Таким образом, изготовленный кокон при раскалывании навозных шаров легко отделяется от оставшихся запасов кормового субстрата и имеет вид тонкостенного шара землистого цвета и консистенции, с гладкой внутренней, и покрытой струйчатыми утолщениями, наружной поверхностью. Окукливание начинается внутри личиночной шкурки, которая лопается на головной капсуле точно по швам (эпикраниальном и лобным) и сползает по мере развития куколки чулком вниз, обнажая голову и грудь куколки. При

этом на грудной стороне куколки оказывается эпистом с наличником, верхней губой и мандибулами, а на спинной – плевральные склериты личинки. По мере развития крыльев личиночная шкурка сдвигается далее вниз, и в конце развития куколки на ее поверхности сохраняются только отдельные присохшие к ней фрагменты. Покровы куколки белые, с легким желтым оттенком. Длина куколки 10,5 (11,4) мм, наибольшая ширина 6,4 (6,5) мм. Половой диморфизм хорошо выражен как в пропорциях переднеспинки, так и в строении последних брюшных сегментов (рис. 25 – 26).

Норы *E. fulvus* устраивает непосредственно под навозом. В типичном случае норка начинается наклонным ходом, который под углом 45° тянется на глубину 4 – 10 см и заканчивается 3 – 4 овальными или грушевидными камерами (отнорками), плотно заполненными навозом (рис. 27). Размеры заготовленных шаров 15 (16) x 16 (20) мм. В период окукливания размер куколочной камеры составляет 12 x 15 мм. Толщина земляного кокона 1,5 – 2 мм. Зимовка, по всей видимости, проходит на стадии молодого жука без выхода из кокона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. – Изд-во АН СССР, 1949. – С. 59–72.
- Гусев В.И., Антонюк С.И. К вопросу о способе передвижения личинок пластинчатоусых жуков (*Coleoptera, Scarabaeidae*) в почве // Энтомол. обозрение. – 1956. – Т. 35, №1. – С. 56–59.
- Калинина О.И. Приспособления личинок пластинчатоусых жуков (*Coleoptera, Scarabaeidae*) к передвижению в почве // Материалы X съезда ВЭО / Успехи энтомологии в СССР: Жесткокрылые насекомые / Л., 1990. – С. 58–59.
- Медведев С.И. Личинки пластинчатоусых жуков. – М.–Л. – 1952. – 342 с.
- Медведев С.И., Медведев Г.С. Описание личинок двух видов жуков-навозников (*Coleoptera, Scarabaeidae*) из Туркмении // Энтомол. обозрение. – 1958. – Т. 37, №4. – С. 909–913.
- Медведев С.И., Данияров Ю.Р. Личинки двух видов пластинчатоусых жуков (*Coleoptera, Scarabaeidae*) из северного Таджикистана // Зоол. журн. – 1970. – Т. 49, №6. – С. 933–935.
- Николаев Г.В. Описание личинки жука *Ceratophyus polyceros* (Pall.) (*Coleoptera, Scarabaeidae*) // Энтомол. обозрение. – 1975. – Т. 54, №3. – С. 606–608.
- Сиязов М.М. К биологии жуков навозников (*Coleoptera, Scarabaeidae*) // Русск. энтомол. обозрение. – 1913. – Т. 13, №1. – С. 113–131.
- Фабр Ж.А. Инстинкты и нравы насекомых / Пер. с фр. яз. Е.И.Шевыревой, 2-е изд. – СПб. – 1914. – 607 с.
- Rittershaus K. Studien zur Morphologie und Biologie von *Phyllopertha horticola* und *Anomala aenea* // Ztschr. Morphol. Oekol. Tiere. – 1927. – V.8. – S. 271–408.
- Schwerdtfeger F. Untersuchungen über die Wanderungen des Maikafer- Engerlings (*Melolontha melolontha* L. und *Melolontha hippocastani* F.) // Ztschr. angew. Entomol. – 1939. – V. 36, №2. – S. 215–252.

Донецкий государственный университет

V.V. MARTYNOV

MOVEMENT PECULIARITIES OF THE LARVAE SCARABAEINAE IN CASE OF EUONITICELLUS FULVUS (GOEZE) (COLEOPTERA, SCARABAEOIDEA)

Donetsk State University, Ukraine

SUMMARY

The description of preimaginal stages of *Euoniticellus fulvus* (Goeze) and the description of original method of movement of *Scarabaeinae* are given in the article. The connection between morphological peculiarities of the larvae *Scarabaeinae* structure and their method of movement are analysed. The role of anal platform and dorsal appendage in the movement is demonstrated.