

УДК 595.764

## ОПИСАНИЕ ЛИЧИНОК ТРЕХ ВИДОВ ЖУКОВ РОДА *APHODIUS* (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE)

### СООБЩЕНИЕ 3

В. В. Мартынов

Донецкий национальный университет, ул. Щорса, 46, Донецк, 83050 Украина

Получено 4 февраля 2002

**Описание личинок трех видов жуков рода *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae). Сообщение 3. Мартынов В. В.** — Описаны и проиллюстрированы особенности яйцекладок, основные морфологические структуры яиц и личинок 1-го, 2-го и 3-го возрастов трех видов жуков рода *Aphodius* Ill.: *Aphodius (Loraspis) frater* Mulsant & Rey, 1870, *Aphodius (Eudolus) quadriguttatus* (Herbst, 1783), *Aphodius (Biralus) satellitius* (Herbst, 1789), полученных при лабораторном содержании жуков. Все описываемые виды являются типовыми видами соответствующих подродов. Описана оригинальная яйцекладка *A. frater*. Отмечается оригинальность строения и высокая таксономическая значимость строения генитальных придатков куколок самцов при диагностике *A. quadriguttatus*. В качестве основного отличительного признака при диагностике личинок *A. satellitius* предлагается использовать строение терки анального стернита, не имеющего аналогов среди описанных представителей рода *Aphodius*. Особенностью эмбрионального развития *A. satellitius* является значительное увеличение размеров яйца в ходе развития эмбриона, приводящее к разрыву плотных оболочек хориона на ранних стадиях эмбриогенеза. В результате этого к моменту выхода личинки из яйца оно полностью освобождается от хориона и покрыто только тонкой и эластичной кутикулой. Такой способ освобождения от хориона в ходе эмбриогенеза до настоящего времени не отмечался у пластинчатоусых жуков.

Ключевые слова: Scarabaeidae, *Aphodius*, личинки, особенности яйцекладки.

**Description of the Larvae of Three Species of the Genus *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae). Communication 3. Martynov V. V.** — The egg-laying peculiarities and the principal morphological structures of eggs and the first-instar, second-instar and third-instar larvae of three species of the genus *Aphodius* Ill.: *Aphodius (Loraspis) frater* Mulsant & Rey, 1870, *Aphodius (Eudolus) quadriguttatus* (Herbst, 1783) and *Aphodius (Biralus) satellitius* (Herbst, 1789) are described and illustrated. This larvae was obtained as the result of a laboratory content. All described species are types for the appropriate subgenus. The original egg-laying of *A. frater* is described. The originality of a structure and high taksonomical significance of the genital appendages of male pupa for diagnostics of *Aphodius quadriguttatus* is marked. The structure of the raster of anal sternit, which have not any analogs among described species of a genus *Aphodius* is offered to use as a basic distinctive indication for the diagnostics of *A. satellitius* larvae. The considerable size increasing of an egg during the development of embryo is the singularity of embryonal development of *A. satellitius*, that reduces in a rupture of dense envelopes of the horion on early embryotic stages. In an outcome it to a moment of an exit of the larva from an egg it completely is liberated from horion and is covered only with thin and elastic envelope. Such mode of a release from horion in a course of the embryogenez till now was not marked at scarabaeoidae beetles.

Key words: Scarabaeidae, *Aphodius*, larvae, egg-laying peculiarities.

Настоящая работа является продолжением серии работ автора, посвященных изучению преимагинальных стадий рода *Aphodius* Ill. (Мартынов, 1998, 1999). По материалам, собранным на территории Донецкой, Луганской и Херсонской областей, приводится описание преимагинальных стадий трех видов жуков рода *Aphodius*. Все описанные виды являются типовыми видами соответствующих подродов.

#### Материал и методы

Все преимагинальные стадии, описанные в настоящей работе, получены в лабораторных условиях при содержании жуков в отдельных садках. Это позволило провести наблюдения за особенно-

стями биологии и исключить ошибку в видовой идентификации. Объем материала, использованного при описании, приведен в каждом конкретном случае. Изучение строения личинок проведено на тотальных микропрепаратах, изготовленных по традиционным методикам с последующим заключением в жидкость Фора. Иллюстрации выполнены при помощи рисовальных аппаратов РА-5 и РА-6. Измерения производили окуляр-микрометром, установленным на бинокляр МБР-2. При обозначении групп эпикраниальных щетинок использована работа С. И. Медведева (1952). Внутривидовые таксоны даны в соответствии с работой Дж. Деллякаса (Dellacasa, 1983). Весь материал, использованный при описании, хранится в личной коллекции автора.

### *Aphodius (Loraspis) frater* Mulsant & Rey, 1870

Представитель монотипного подрода *Loraspis* Mulsant & Rey, 1869.

Преимагинальные стадии получены в лабораторных условиях от жуков, отловленных в мае 1999 г. в Херсонской обл. на территории Черноморского заповедника (Ивано-Рыбальчанский участок). В распоряжении автора было: 24 яйца (10.05.99, 19.05.99, 26.05.99); 9 экз. личинок 1-го возраста (29.07.99); 32 личинки 3-го возраста (15.05.99, 19.05.99, 29.07.99); 6 экз. куколок (31.08.99).

Личинка 3-го возраста. Голова светло-желтая. Только у базальной мембраны усиков плевральные склериты затемненные, коричневые. Поверхность головной капсулы гладкая, блестящая. Эпикраниальный шов светло-коричневый. Ширина головной капсулы — 1,9 (2,05) мм, длина (без верхней губы) — 1,6 мм. Высота лобного треугольника в 2 раза превышает длину эпикраниального шва. Лобные швы несколько светлее основного фона головной капсулы и хорошо заметны. Вершина эпистома закруглена. Хетом плевральных склеритов состоит из 9 пар длинных щетинок и ряда мелких, не имеющих постоянного числа и местоположения (рис. 1). Из 3 пар переднелобных щетинок выделяется пара длинных щетинок, стоящая посередине между вершиной эпистома и 4-й парой центральных лобных ямок. Две пары переднелобных щетинок, стоящих вдоль эпикраниального шва, как минимум в 2 раза короче. Заднелобные щетинки представлены парой длинных щетинок, стоящих в центральной части склеритов. Близ базальной мембраны усиков на каждом плевральном склерите расположено по 4 длинных генальных щетинки. Этот участок склеритов затемненный, темно-коричневый, однако у основания щетинок склериты осветлены.

Центральные лобные ямки неглубокие, соединены между собой продольным углублением. У некоторых экземпляров границы между отдельными ямками размыты и неразличимы, только более крупные 1-я и 4-я пары ямок, несущие по короткой щетинке, хорошо заметны и отчетливо отделены от остальных.

Хетом эпистома представлен парой длинных щетинок, стоящих в глубоких боковых лобных ямках, парой длинных переднебоковых лобных и парой коротких пришовных.

Усики и базальная мембрана слабо склеротизированные, светлые, полупрозрачные. Длина первых двух члеников примерно равна (рис. 2). Кольцевидная перетяжка на 1-м членике отсутствует. Третий членик лишь немногим короче второго и на вершине несет венчик из четырех коротких щетинок. Четвертый членик короткий, заостренный, в 3 раза короче третьего, на вершине несет короткую щетинку. Чувствительный вырост 3-го членика конусовидный, в 2,5–3 раза короче 4-го.

Наличник трапециевидный, в нижней трети разделен невысоким поперечным валиком с несколько более темной вершиной. Хетом наличника состоит из пары коротких центральных щетинок, стоящих в округлых ямках, и 2 пар боковых, короткой и длинной.

Верхняя губа трехлопастная, светлая, полупрозрачная, гладкая. Строение и хетом верхней губы изображены на рисунках 3–4.

Мандибулы хорошо склеротизированные, в апикальной части почти черные. Левая мандибула длиннее и мощнее правой (рис. 5). В вершинной части левая мандибула несет 3 неясно отделенных друг от друга зубца. Вершина пра-

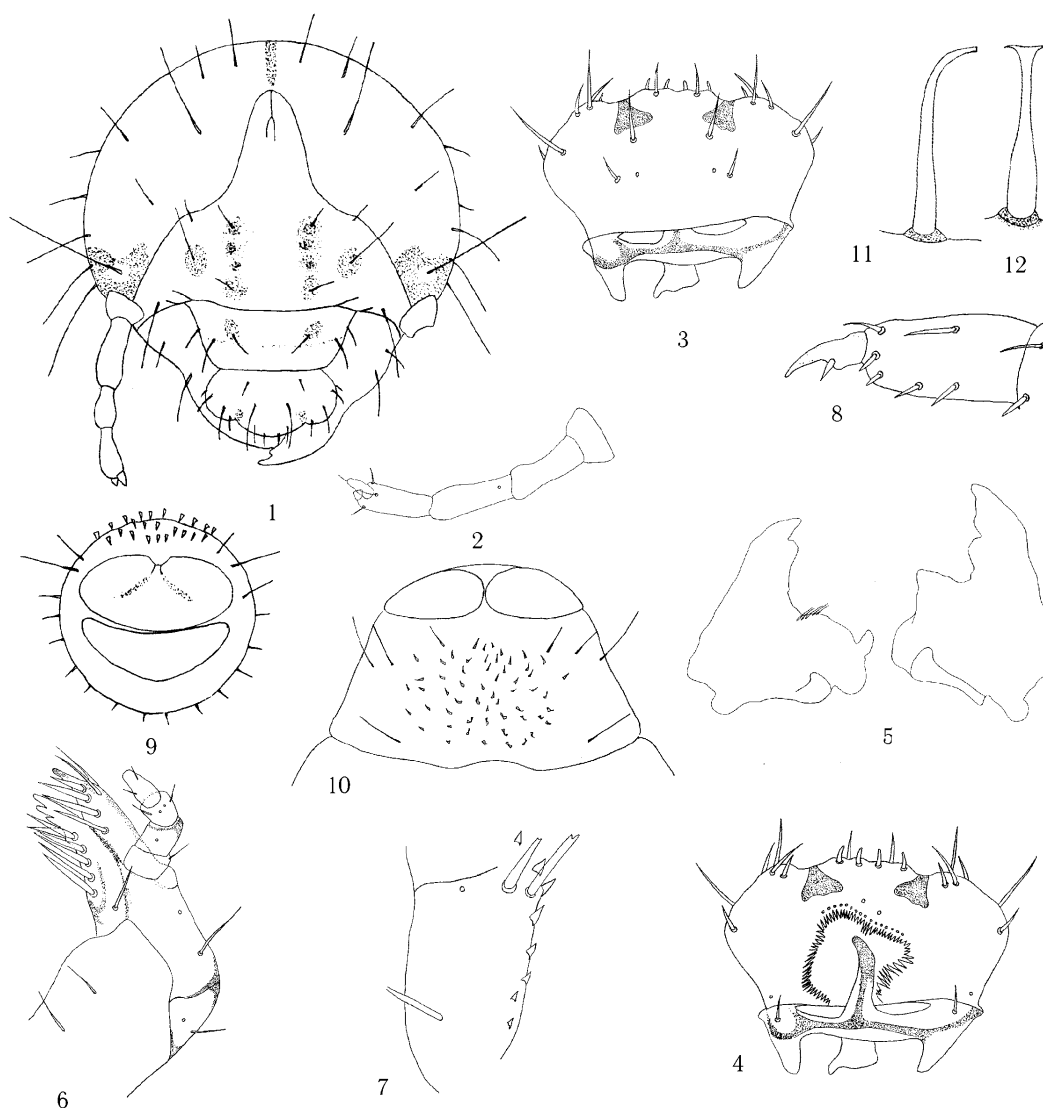


Рис. 1–12. Детали строения личинки 3-го возраста *Aphodius frater*. 1 — голова, общий вид; 2 — усик; 3 — верхняя губа снаружи; 4 — верхняя губа изнутри; 5 — правая и левая мандибулы снизу; 6 — левая максилла снизу; 7 — стридуляционные зубы стипеса; 8 — лапка; 9 — анальный стернит; 10 — рашетка; 11–12 — шипики терки вид сбоку и спереди.

Fig. 1–12. Morphological structures of the 3-instar larva of *Aphodius frater*. 1 — head; 2 — antenna; 3 — labrum, dorsal side; 4 — labrum, ventral side; 5 — mandibles, ventral view; 6 — left maxilla, ventral side; 7 — stridulatory teeth of stipes; 8 — tarsus; 9 — anal sclerite; 10 — raster; 11–12 — seta of raster.

вой мандибулы разделена на 2 мощных зубца. Наружные края мандибул несут по паре коротких щетинок.

Максиллы симметричны. Вершина lacinia разделена на 3 коротких, тесно прижатых друг к другу конусовидных зубца с округлыми вершинами (рис. 6). Длинная толстая щетинка расположена в вершинной части по медиальному краю. Внутренняя поверхность lacinia несет ряд из 5 длинных щетинок с острыми вершинами. Galea несет ряд из 4 длинных щетинок с острыми вершинами. На дорсальной стороне стипеса расположен неправильный ряд из 8–10 стридуляционных зубцов, переходящих и на основание пальпигера (рис. 7).

Форма тела типична для личинок рода. Каждая складка тергитов несет по одному поперечному ряду коротких щетинок. Дыхальца на боках переднегруди и брюшных сегментов окружены бледно-желтой перитремой и едва заметны. Боковые поверхности переднегруди несут вытянутые поперек сегмента светло-желтые, слабо склеротизированные пятна, которые как и дыхальца слабо различимы на фоне тела. Коготки лапок плавно изогнутые, гладкие (рис. 8).

Анальный тергит голый. Вершина анального стернита несет 2 округлых гладких выступа (рис. 9). Терка анального стернита состоит из 54–64 морфологически однообразных шипиков, расположенных в виде округлого цельного поля (рис. 10). Шипики вертикально стоят на поверхности стернита в кольцевидных хитинизированных основаниях и только в вершинной трети уплощены и изогнуты. Вершины всех шипиков направлены к заднему краю стернита. Иногда в расположении шипиков прослеживаются неправильные продольные ряды. Оригинальная Т-образная форма шипиков терки позволяет надежно отличать личинок *A. frater* от всех описанных к настоящему времени личинок рода *Aphodius* (рис. 11–12) и, по всей видимости, является адаптацией к обитанию в сухом навозе.

Личинка 1-го возраста. Головная капсула одноцветная, бледно-желтая. Ширина головной капсулы — 0,7 (0,8) мм, высота (без верхней губы) — 0,6 (0,7) мм. Усики короткие, не достигают нижнего края верхней губы. 3-й членик усиков треугольный, по длине лишь немногим короче 1-го и 2-го вместе взятых. Насечки на нижнем крае верхней губы неразвиты, отчего она кажется округлой. Мандибулы только в вершинной части затемненные, в основании полупрозрачные.

Яйцо овальное, полупрозрачное, молочно-белое. Размер яиц 1,2 (1,4) × 0,8 (0,9) мм. Поверхность яйца гладкая, блестящая. Хорион тонкий, кожистый, при надавливании легко вдавливается.

Экология. Ксерофил. Обитает в различных биотопах, на открытых степных участках, в долинах рек, на опушках лесов. Копрофаг. Жуки активны в дневное время с марта по май (27.03–25.05). Генерация одногодичная. Предпочитает сухие степные участки с легкими, песчаными почвами. Так, вид обычен на псаммофитных степных участках Ивано-Рыбальчанского участка Черноморского биосферного заповедника, где массово встречается в сухом навозе коров. В зоне разнотравно-типчаково-ковыльной степи (Донецкая, Луганская обл.) встречается крайне редко и единичными экземплярами. Яйца откладывает в толщу сухого навоза компактными группами по 4 в каждой (просмотрено 6 кладок). Откладка яиц отмечалась 10.05.99, 19.05.99, 26.05.99, но начинается, вероятно, еще в последней декаде апреля поскольку в этот же период нами отмечались и личинки 3-го возраста. Яйца в кладке слегка склеены между собой. Компактные яйцекладки уже отмечались нами у представителей рода *Aphodius* (Мартынов, 1998), но при этом количество яиц в кладке всегда различно. В данном случае, во всех просмотренных кладках количество яиц было постоянным. Период эмбрионального развития составляет около 9 дней, из взятой под наблюдение 26.05.99 кладки 3.06.99 вылупилось 4 личинки. Яйцевые оболочки лежали рядом с местом кладки. Личинки, впадая в диапаузу, способны переносить длительное пересыхание навоза до воздушно-сухого состояния, восстанавливая активность при намокании субстрата. В ходе диапаузы у личинок обезвечивается головная капсула и становится бледно-желтой, полупрозрачной. Продолжительность развития личинок полностью зависит от состояния субстрата. Уход личинок 3-го возраста на окукливание, в лабораторных условиях, отмечался с конца июля (29.07.99). Окукливание проходило как в толще навоза, так и в почве. Следует отметить, что при выборе личинкой места окукливания одним из решающих факторов выступает влажность. По крайней мере, личинки избегали наиболее иссушенных и переувлажненных участков. Личинкой соору-

жается овальная колыбелька из частиц сухого навоза и почвы, склеенных между собой экскрементами личинки. Наружный размер колыбельки 8 (10) x 5 (6) мм. Толщина стенок 0,5–1 мм. Внутренняя поверхность колыбельки заглажена и покрыта тонким слоем экскрементов. Куколки и молодые еще не окрасившиеся имаго отмечались с конца августа (31.08.99). Зимует в имагинальной стадии.

***Aphodius (Eudolus) quadriguttatus* (Herbst, 1783)**

Типовой вид подрода *Eudolus* Mulsant & Rey, 1869.

Все преимагинальные стадии были получены в лабораторных условиях от жуков, отловленных 2.05.1998 в окр. г. Новоазовска. Всего в распоряжении автора было: 6 экз. яиц (27.06.98, 18.07.98); 3 экз. личинок 1-го возраста (15.05.98, 13.06.98, 27.06.98); 5 экз. личинок 2-го возраста (15.05.98, 8.07.98); 21 экз. личинок 3-го возраста (15.05.98, 22.05.98, 1.06.98, 18.07.98); 8 экз. куколок (12.06.98, 20.06.98).

Личинка 3-го возраста. Головная капсула бледно-желтая, блестящая. Склериты полупрозрачные и сквозь них хорошо видна мускулатура головной капсулы. Поверхность склеритов покрыта сеткой из мелких многоугольников. Эпикраниальный шов слегка углублен и узкозатемнен. Вершина эпистома плавно закругляется (рис. 13). Отношение высоты эпистома к длине эпикраниального шва 1 x 2. Лобные швы светлее основного фона капсулы и достаточно отчетливо видны. Ширина головной капсулы — 1,4 (1,5) мм, длина (без верхней губы) — 1 (1,3) мм.

Хетом плевральных склеритов и лба типичен для личинок рода *Aphodius* и состоит из 2 пар передних теменных щетинок (первая пара гораздо длиннее), 2 пар задних теменных, 4 пар длинных и 4 коротких генальных, пары длинных переднебоковых лобных. Кроме них, по короткой щетинке несут первая и третья пары центральных лобных ямок, пара длинных щетинок стоит по бокам лобных ямок в небольших углублениях на уровне 1–2 пар лобных ямок. У лобных швов на уровне 3-й пары лобных ямок стоит по короткой и едва заметной прищованной лобной щетинке.

Центральные лобные ямки расположены двумя параллельными рядами по четыре в каждом. Средняя пара ямок наиболее крупная и несет на дне два углубления, которые соответствуют слившимся второй и третьей парам ямок. Четвертая пара у большинства просмотренных экземпляров очень маленькая и заметна только при боковом освещении, но у некоторых экземпляров видна довольно отчетливо. По размерам первая пара ямок лишь немногим меньше второй и третьей, с которыми сливается. У некоторых экземпляров все четыре пары сливаются между собой, образуя продольную бороздку, на дне которой слабо заметны углубления, соответствующие основаниям лобных ямок.

Усики окрашены несколько светлее головы. Первый членик самый длинный и несет светлоокрашенную кольцевидную перетяжку в центральной части (рис. 14). Второй и третий членик полупрозрачные, их длины равны. Четвертый членик маленький, конусовидный, на вершине несет длинную щетинку.

Наличник слабо трапециевидный, светло-коричневый. Хетом наличника состоит из двух пар длинных щетинок, стоящих на поперечном валике, разделяющем наличник, и пары коротких щетинок, стоящих на боковых краях у оснований валика.

Верхняя губа отчетливо трехлопастная. Хетом и строение верхней губы изображены на рисунках 15, 16. Мандибулы асимметричные, хорошо хитинизированные, в апикальной части темно-коричневые. Левая мандибула длиннее и мощнее правой (рис. 17, 18). Наружные края мандибул несут по паре коротких щетинок.

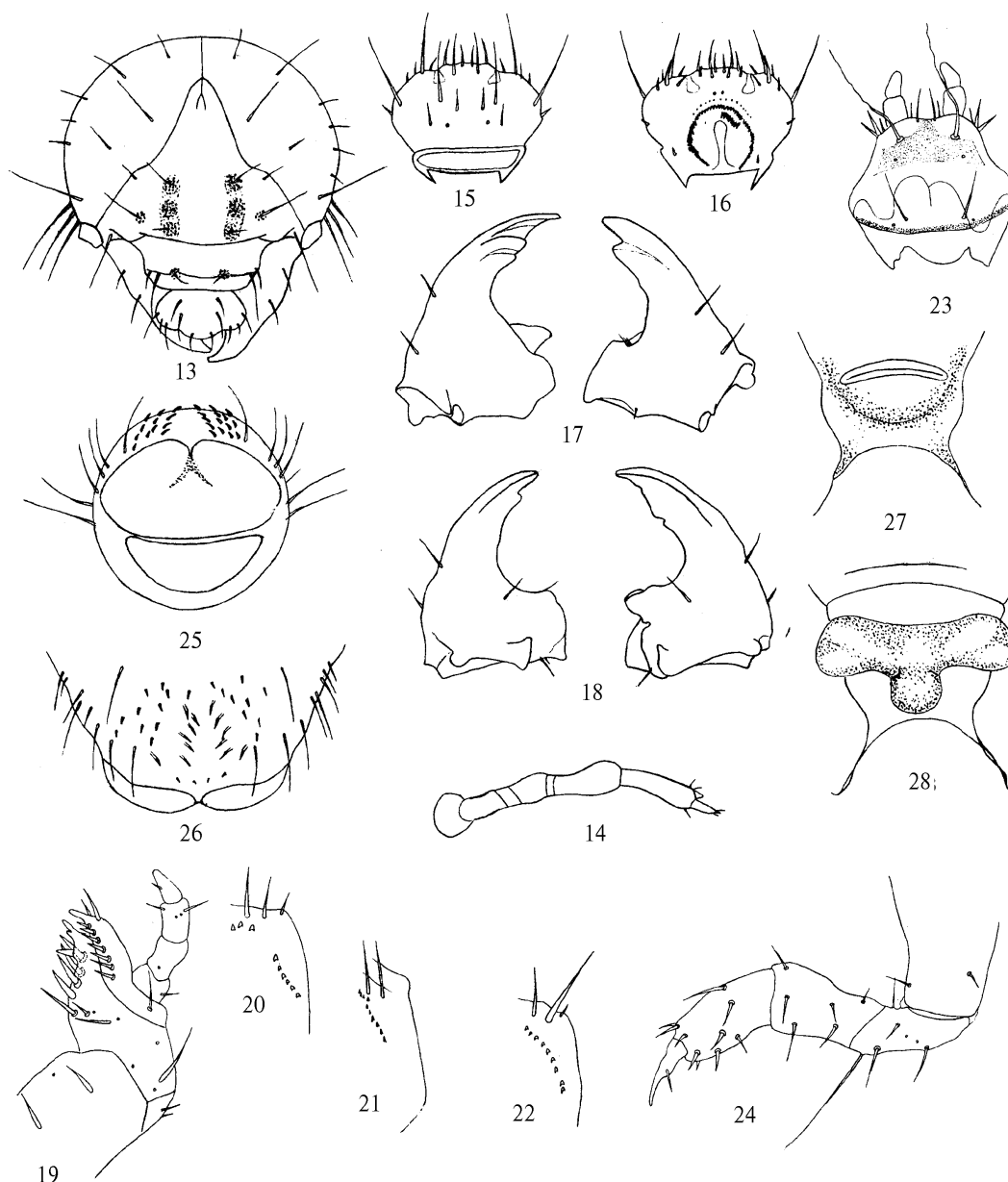


Рис. 13–28. Детали строения личинки 3-го возраста *Aphodius quadriguttatus*. 13 — голова, общий вид; 14 — усик; 15 — верхняя губа снаружи; 16 — верхняя губа изнутри; 17 — левая и правая мандибулы сверху; 18 — правая и левая мандибулы снизу; 19 — левая максилла снизу; 20–22 — стридуляционные зубцы стипеса; 23 — нижняя губа снизу; 24 — передняя нога; 25 — анальный сегмент; 26 — анальный стернит; 27 — брюшные стерниты куколки самки; 28 — брюшные стерниты куколки самца.

Fig. 13–28. Morphological structures of the 3-instar larva of *Aphodius quadriguttatus*: 13 — head; 14 — antenna; 15 — labrum, dorsal side; 16 — labrum, ventral side; 17 — mandibles, dorsal view; 18 — mandibles, ventral view; 19 — left maxilla, ventral side; 20–22 — stridulatory teeth of stipes; 23 — labium, ventral view; 24 — anterior leg; 25 — anal sclerite; 26 — raster; 27 — abdominal sternite of females pupa; 28 — abdominal sternite of males pupa.

Максиллы симметричны. Вершина lacinia разделена на 3 коротких зубца, с закругленными вершинами, внутренняя поверхность несет ряд из пяти щетинок одинаковой длины, по направлению к вершине толщина щетинок увеличивается, расстояние между их основаниями уменьшается, еще одна щетинка стоит

вблизи основания. Короткая толстая щетинка расположена на небольшом возвышении возле вершины по медиальному краю (рис. 19). На внутренней поверхности *lacinia* расположены 2 короткие, толстые щетинки. *Galea* несет гребень из семи коротких, плотно сомкнутых конусовидных щетинок одинаковой длины, у одного из просмотренных экземпляров щетинок было восемь. На дорсальной стороне стипеса ряд из 7–10 стридуляционных зубцов. Взаимное расположение и количество зубцов довольно изменчивы и могут различаться даже на правой и левой максилле (рис. 20–22). Строение и хетом нижней губы показаны на рисунке 23.

Тело С-образно изогнутое, белое. Каждая складка тергитов несет по одному поперечному ряду из коротких щетинок. Дыхальца на боках переднегруди едва заметны, дыхальца брюшных сегментов не различимы. Ноги довольно длинные, их цвет не отличается от общего фона тела. Коготки лапок хорошо склеротизированные, светло-коричневые, почти прямые (рис. 24).

Анальный тергит голый. Вершина анального стернита несет два овальных гладких выступа, иногда отделенных бороздкой по всей окружности (рис. 25). Терка анального стернита состоит из 31–36 морфологически различных шипиков, образующих два округлых поля, отчетливо разделенных голым пространством (рис. 26). Шипики внутренних краев полей образуют два расходящихся назад и в стороны неправильных ряда, состоящих из 5–7 шипиков, стоящих на очень слабо выраженных склеротизированных основаниях с размытыми границами. У одного из просмотренных нами экземпляров внутренние ряды шипиков были почти параллельны. Длина склеротизированных оснований приблизительно равна длине шипиков, образующих ряды, у остальных шипиков терки склеротизированные основания не выражены. Вершины шипиков, образующих внутренние ряды, направлены внутрь и назад, у остальных шипиков — назад. Все шипики довольно плотно прижаты к поверхности стернита.

Личинка 2-го возраста. Ширина головной капсулы — 1 (1,1) мм, высота — 0,9 мм. Кроме размеров головной капсулы, хорошо отличается от личинок 3-го возраста формой наличника. Если у личинок 3-го возраста наличник лишь слегка трапециевидный, то у личинок 2-го возраста он резко трапециевидный с широко закругленными нижними углами. Лопasti нижней губы выражены в виде небольших насечек.

Личинка 1-го возраста. Ширина головной капсулы — 0,6 (0,7) мм, высота — 0,5 (0,6) мм. Головная капсула бесцветная, прозрачная.

Экология. Начало периода яйцекладки не зарегистрировано, но, по видимому, проходит с конца апреля — начала мая, поскольку в период с 15.05 по 29.06 уже отмечались личинки всех возрастов. Период откладки яиц довольно растянут, и последние яйца отмечались во второй декаде июля (18.07). Яйца практически правильной круглой формы диаметром 0,7 мм, хорион белый, матовый, плотный. Яйца откладывались по одному в почву под навозом. В первых числах июня (1.06) отмечался уход личинок 3-го возраста в почву и сооружение ими почвенных колыбелек, в которых и проходит окукливание. Первые куколки отмечались с 12.06, в этот же период встречались и отдельные личинки 3-го возраста в колыбельках. Длина куколки — 3,9 (4,7) мм, ширина — 2,2 (2,5) мм. Половой диморфизм хорошо выражен в строении последних стернитов брюшка (рис. 27, 28). Следует отметить оригинальность строения гениталий куколок самцов, что позволяет надежно диагностировать видовую принадлежность куколки.

Молодые имаго в колыбельках регистрировались с конца II декады июня (20.06), одновременно с ними встречались как имаго родительского поколения, так и куколки, и личинки 3-го возраста. В конце июня (27.06) отмечалась гибель имаго родительского поколения, но в этот же период продолжали встречаться личинки 1-го возраста и яйца. Остается невыясненным вопрос о том, кто откладывал

яйца в этот период, жуки родительского поколения или имаго нового поколения. Вероятнее всего, имаго нового поколения не участвуют в размножении в год отрождения, поскольку пик активности имаго этого типично весеннего вида в природе наблюдается в апреле — мае и только отдельные экземпляры отмечаются в начале июня (17.04—8.06). Зимовка проходит в имагинальной стадии.

*Aphodius (Biralus) satellitius* (Herbst, 1789)

Типовой вид подрода *Biralus* (Mulsant & Rey, 1869).

Преимагинальные стадии получены в лабораторных условиях от жуков, отловленных в мае 1998 г. на территории заповедника «Стрельцовская степь». При описании использовался следующий материал: 21 экз. личинок 3-го возраста (12.05.98, 1.06.98, 12.06.98, 22.06.98, 11.07.98); 11 экз. личинок 2-го возраста (27.05.98, 29.06.98, 8.07.98); 8 экз. личинок 1-го возраста (27.05.98, 1.06.98, 29.06.98, 8.07.98); 7 экз. яиц (12.05.98, 18.05.98, 27.05.98, 29.06.98, 8.07.98).

Личинка 3-го возраста. Головная капсула светло-желтая. Поверхность капсулы гладкая, блестящая. Эпикраниальный шов узкозатемненный, коричневатый. Ширина головной капсулы — 1,8 (2,2) мм, длина (без верхней губы) — 1,5 (1,7) мм. Высота лобного треугольника в 2 раза превышает длину эпикраниального шва. Вершина эпистома закруглена (рис. 29). Хетом плевральных склеритов типичен для личинок рода *Aphodius* и состоит из 16 пар длинных щетинок и ряда мелких, не имеющих постоянного месторасположения и систематического значения.

На лбу 3 пары центральных лобных ямок, соединенных между собой продольным углублением. Вторая пара ямок наиболее глубокая, в плане практически круглая, ее стенки несколько темнее дна, отчего эта пара ямок хорошо заметна на более светлом фоне эпистома в виде двух светло-коричневых колец. Первая и третья пары несут по длинной, хорошо заметной щетинке. По одной длинной щетинке несут глубокие боковые лобные ямки, расположенные на уровне 1-й и 2-й лобных ямок. У передних углов эпистома стоит по одной длинной переднебоковой лобной щетинке. Пришовные щетинки довольно длинные, их длина равна длине щетинок 3-й пары центральных лобных ямок, и стоят в небольших углублениях у лобного шва.

Усики и базальная мембрана полупрозрачные, двухцветные. Основания всех члеников и мембраны более темные, желто-коричневые, вершинные части бледно-желтые, прозрачные. Кольцевидная перетяжка 1-го членика хорошо выражена и заметна благодаря более светлой окраске. Длина первых трех члеников примерно одинакова. Четвертый членик короткий, конусовидный, в 2,5 раза короче 3-го, на вершине несет короткую щетинку.

Наличник трапециевидный, двухцветный. Во второй трети разделен невысоким поперечным валиком. Верхняя половина светло-коричневая, нижняя бледно-желтая, полупрозрачная. Хетом наличника типичен для личинок *Aphodius* и состоит из 2 пар длинных и одной пары коротких щетинок. Верхняя губа трехлопастная, светло-коричневая, полупрозрачная. Хетом типичен для личинок *Aphodius* (рис. 30, 31).

Мандибулы хорошо склеротизированные, темно-коричневые. Левая мандибула мощнее и длиннее правой (рис. 32). Максиллы симметричны. Вершина *lacinia* разделена на три плавно заостряющихся зубца с закругленными вершинами (рис. 33). Вблизи вершины по медиальному краю на небольшом возвышении стоит довольно длинная и толстая щетинка с закругленной вершиной. Внутренняя поверхность несет ряд из 6 длинных острых щетинок. *Galea* несет ряд из 6—7 одинаковых щетинок, расстояние между их основаниями уменьшается по направлению к вершине. Следует отметить, что количество щетинок может быть различно на правой и левой *galea* одного экземпляра. Строение и хетом нижней губы показаны на рисунке 34.



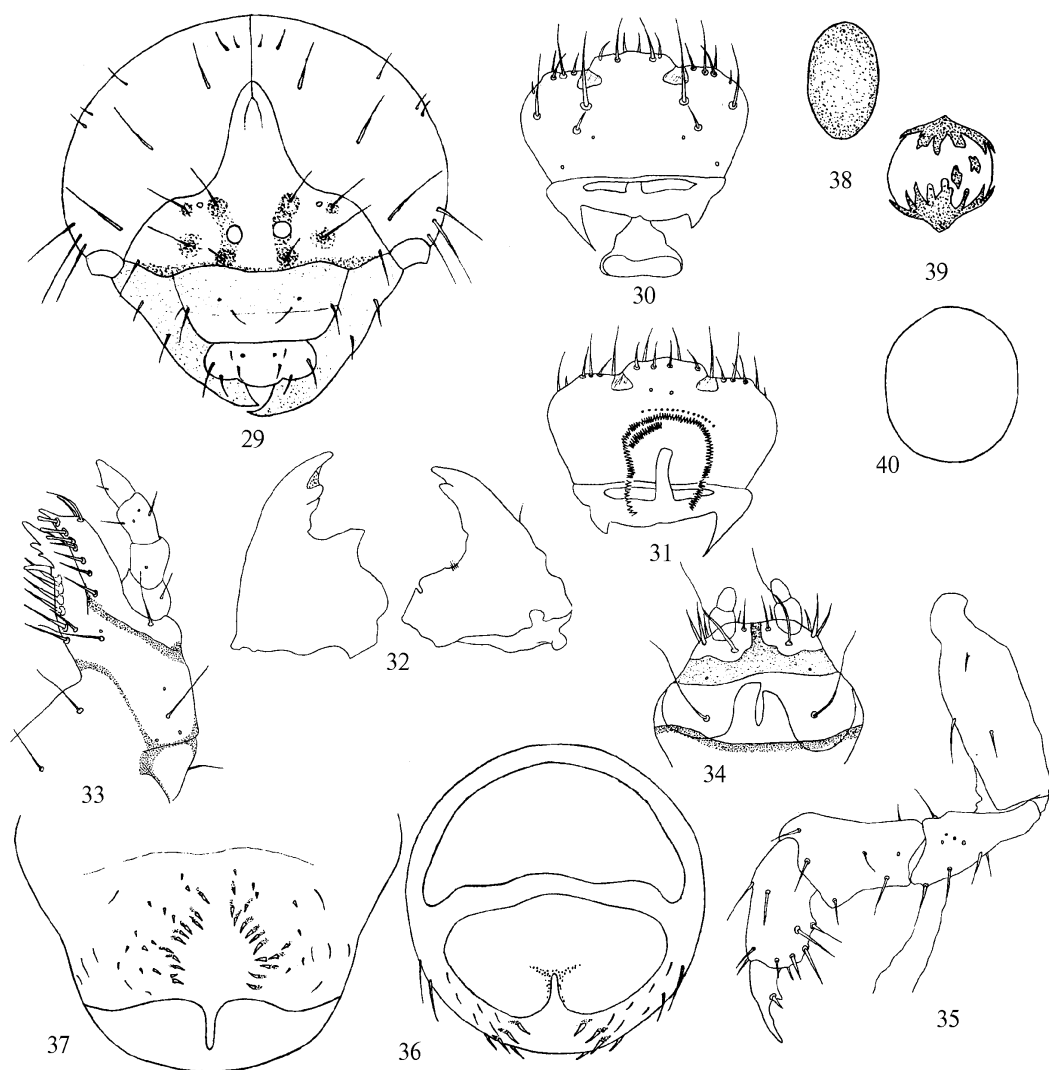


Рис. 29–40. Детали строения личинки 3-го возраста *Aphodius satellitus*: 29 — голова, общий вид; 30 — верхняя губа снаружи; 31 — верхняя губа изнутри; 32 — левая и правая мандибулы сверху; 33 — левая максилла снизу; 34 — нижняя губа; 35 — передняя нога; 36 — анальный сегмент; 37 — анальный стернит; 38 — свежее оплодненное яйцо; 39 — яйцо в период разрыва хориона; 40 — яйцо перед выходом личинки.

Fig. 29–40. Morphological structures of the 3-instar larva of *Aphodius satellitus*. 29 — head; 30 — labrum, dorsal side; 31 — labrum, ventral side; 32 — mandibles, dorsal view; 33 — mandibles, ventral view; 34 — labium; 35 — anterior leg; 36 — anal sclerite; 37 — raster; 38 — fresh laying egg; 39 — egg in a phase of a rupture of chorion; 40 — egg before an exit.

Общая форма тела типична для личинок *Aphodius*. Дыхальца на боках переднегруди и брюшных сегментах едва различимы. Боковые поверхности переднегруди несут по слабо заметной хитинизированной бледно-желтой площадке, вытянутой вдоль тергитов. Ноги одинаковой длины, пятичлениковые. В строении лапок обращает на себя внимание укороченность голени, длина которой немногим превышает ширину, отчего ее форма близка к треугольной (рис. 35). При описании личинок *Aphodius* до настоящего времени практически не обращали внимание на форму отдельных члеников лапок и соотношение их длин. Однако у тех видов, для которых приводится описание этого признака, характерно гораздо большее различие между длиной и шириной голени (Медведев,

1952; Фролов, 1996). Коготок лапки почти прямой, на нижней части несет хорошо заметный вырост, расположенный между шипиками. Вершина выроста острая, иногда закругленная.

Терка анального стернита состоит из 46–57 морфологически сходных шипиков, разделенных на два поля и образующих в центральной части два продольных ряда, сближенных своими передними и задними концами и образующими почти правильный круг, в некоторых случаях овал (рис. 36, 37). Каждый ряд состоит из 9–11 конусовидных, острых шипиков, вершины которых направлены к центру тергита. Шипики, образующие продольные ряды, более крупные, чем остальные шипики терки, и стоят на слабо выраженных склеротизированных основаниях. Остальные шипики терки более мелкие и не имеют склеротизированных оснований, их вершины направлены либо к центру тергита, либо к его задней части в зависимости от положения шипика.

Такой тип строения терки неизвестен ни у одной из описанных к настоящему времени личинок рода *Aphodius* и может служить надежным диагностическим признаком для личинок *A. satellitus*.

Личинки 2-го и 1-го возрастов отличаются меньшей склеротизацией головной капсулы, а также ее размерами, ширина головной капсулы — 1,3 (1,5) мм, длина (без верхней губы) — 1 (1,3) мм. У личинок 1-го возраста ширина головной капсулы — 0,9 мм, длина (без верхней губы) — 0,7 (0,75) мм.

Экология. Ксерофил. Обитатель открытых, сухих биотопов с различными типами почв. В зоне типчаково-ковыльных степей массовый весенний вид. В разнотравно-типчаково-ковыльной степи встречается спорадически. Копрофаг. Имаго активны в дневное время с конца апреля до середины июня (24.04–12.06). Начало периода откладки яиц не зарегистрировано, но со II декады мая (12.05.98) известны как яйца, так и личинки всех возрастов. Личинка 1-го возраста наблюдались с середины мая (12.05.98) до начала июля (8.07.98). Личинки 2-го возраста отмечались до 8.07.98. Личинки 3-го возраста отмечались с середины мая (12.05.98) до середины июля (11.07.98). К сожалению, нам не удалось добиться окукливания и выяснить на какой стадии проходит зимовка.

Яйца откладывает по одному в толщу навоза, но отдельные яйца находились и неглубоко в почве под навозом. Откладка яиц в лабораторных условиях отмечалась до начала июля (8.07.98). Яйца овальной формы, хорион светло-коричневый, гладкий, непрозрачный, плотный, при надавливании не вгибается. У всех известных нам до настоящего времени видов рода *Aphodius* хорион яиц белый или светло-желтый, кожистый. Размеры свежееотложенных яиц составляют 1,25 (1,3) × 0,7 (0,75) мм. По мере развития эмбриона яйцо увеличивается в размерах, за счет абсорбции воды из субстрата, что приводит к разрыву плотных оболочек хориона, и в результате он остается только на анимальном и вегетативном полюсах в виде колпачков с зубчатыми краями (рис. 38, 39). По мере дальнейшего развития эмбриона яйцо продолжает увеличиваться, при этом с его поверхности отпадают фрагменты хорионовой оболочки и развивающийся зародыш защищен только эластичной кутикулой, сквозь которую хорошо виден зародыш, в особенности склеротизированные участки мандибул. Яйцо к этому периоду округляется, а его размеры значительно увеличиваются составляя 1,75 × 1,5 мм (рис. 40). У всех известных нам к настоящему времени представителей рода *Aphodius* хорионовая оболочка яйца достаточно эластична и при увеличении объема яйца легко растягивается.

Таким образом, в ходе эмбрионального развития зародыш на ранних стадиях избавляется от плотной оболочки хориона и дальнейшее его развитие, строго говоря, является уже постэмбриональным, поскольку протекает после утраты яйцевых оболочек (хориона), образованных материнским организмом, и происходит под защитой эмбриональной кутикулы. Полностью сформированной ли-

чинке остается освободиться только от тонкой и эластичной кутикулы, что она легко делает при помощи мандибул.

Образование эмбриональных кутикул в пределах Holometabola известно у небольшой группы жесткокрылых, чешуекрылых и перепончатокрылых (пилильщики) (Поливанова, 1979). Дезэмбрионизация возникает в тех случаях, когда личинки ведут паразитический образ жизни (Иванова-Казас, 1961; Захваткин, 1986) или развиваются в специфических субстратах, сглаживающих колебания абиотических факторов (Поливанова, 1979). В то же время высокий уровень развития внутренних органов личинки, функциональная зрелость мускулатуры, склеротизация головы и ее придатков не позволяют назвать ее примитивным дезэмбрионизированным организмом. Сброс плотных хорионовых оболочек у копрофагов, возможно, является результатом ускорения развития личинки и связан с быстрым изменением физических и химических свойств кормового субстрата на фоне возрастающего пресса хищников и конкурентов.

*Захваткин Ю. А.* Курс общей энтомологии. — М.: Агропромиздат, 1986. — 320 с.

*Иванова-Казас О. М.* Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. — 266 с.

*Мартынов В. В.* Описание личинок трех видов жуков рода *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae). Сообщение 1 // Вестн. зоологии. — 1998. — 32, № 5–6. — С. 39–46.

*Мартынов В. В.* Описание личинок трех видов жуков рода *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae). Сообщение 2 // Вестн. зоологии. — 1999. — 33, № 4–5. — С. 35–43.

*Медведев С. И.* Личинки пластинчатоусых жуков. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. — 342 с.

*Поливанова Е. Н.* Эмбрионизация онтогенеза, происхождение эмбриональных линек и типы развития насекомых // Зоол. журн. — 1979. — 58, вып. 9. — С. 1269–1280.

*Фролов А. В.* Описание личинок *Aphodius distinctus* Müll. и *A. scybalarius* F. (Coleoptera, Scarabaeidae) // Энтномол. обозр. — 1996. — 75, вып. 3. — С. 577–586.

*Dellacasa G.* Monografie. 1 — Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini Italiani (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). — Torino, 1983. — 463 p.