

57  
А-71

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Ученый Совет

*На правах рукописи*

НИКРИТИН Леонид Моисеевич

ЖУКИ ПОДСЕМЕЙСТВА APHODIINAE  
(COLEOPTERA, SCARABAEIDAE)  
СРЕДНЕЙ АЗИИ

03.00.09 — энтомология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Ленинград — 1973

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
Зоологический институт

ученый Совет

На правах рукописи

НИКРИТИН  
Леонид Моисеевич

ИУКИ ПОДСЕМЕЙСТВА АРНОДИИНАЕ  
(COLEOPTERA, SCARABAEIDAE)  
СРЕДНЕЙ АЗИИ

03.00.09 - Энтомология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой  
степени кандидата биологических  
наук

Ленинград  
1973

Работа выполнена в Центральной научно-исследовательской лаборатории по карантину растений МСХ СССР и Зоологическом институте АН СССР.

Научный руководитель - доктор биологических наук, профессор С.И.МЕДВЕДЕВ

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Э.К.ГРИНФЕЛЬД  
доктор биологических наук О.Л.КРЫЖАНОВСКИЙ

Ведущее научное учреждение -

Кафедра энтомологии Московского Государственного Университета

Автореферат разослан "7" октябрь 1973 г.  
Защита диссертации состоится "10" октябрь 1973  
в 15 часов на заседании Ученого Совета Зоологического института АН СССР (Ленинград, Университетская наб., I).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке  
Зоологического института АН СССР.

Ученый Секретарь

*Чесноков С.С.*

В.Н.Никольская

ВВЕДЕНИЕ

Изучение фауны Средней Азии, признаваемой как естественный регион, включающий Советские Среднеазиатские республики, южный Казахстан, северо-восточный Иран и Северный Афганистан, продолжается уже более 150 лет. Однако до сих пор наши знания по некоторым группам насекомых этой подобласти Палеарктики далеки от полных. Это в полной мере относится к подсемейству *Aphodiinae*.

Подсемейство *Aphodiinae* представляет собой довольно сложный объект систематических и зоологических исследований, благодаря своему объему (в мировой фауне известно более 1500 видов, в Палеарктике около 700), многообразию признаков и распространению во всех зоогеографических областях земного шара.

Колossalный диапазон признаков разных видов подсемейства и его морфологическая обособленность при этом, обусловленная значительной древностью возникновения, делают его равнозначным семейству, если подходить к его оценке с критериями, принятыми для позвоночных животных и особенно птиц. Не случайна по этому тенденция некоторых авторов (Voousovont, 1934; Balthasar, 1964 и др.), работающих в области систематики *Aphodiinae*, возводить это подсемейство в ранг семейства. На наш взгляд возведение *Aphodiinae* в ранг самостоятельного семейства недостаточно обосновано, так как несмотря на целостность и достаточно четкую обособленность подсемейства *Aphodiinae* в составе семейства *Scaevidae*, представители его имеют много признаков, общих для других подсемейств этого обширнейшего семейства.

Практическое значение многих представителей рассматриваемой нами группы довольно велико. С одной стороны, некоторые виды подсемейства *Aphodiinae* являются промежуточными хозяевами



многих видов гельминтов (главным образом нематод и скребней) сельскохозяйственных животных. Некоторые представители этого подсемейства являются носителями болезнетворных бактерий, в первую очередь, возбудителей кишечных заболеваний, таких как брюшной тиф, паратиф и другие. В условиях пустынь, где источники воды очень редки, роль куков-афодиин с фекальным режимом питания, как переносчиков возбудителей кишечных инфекций, резко возрастает. Некоторые виды *Aphodiinae* являются спонтанными носителями палочки некроза – являющейся болезнетворной бактерией некробациллеза – приносящего огромный экономический ущерб овцеводству Средней Азии.

С другой стороны, большинство представителей подсемейства *Aphodiinae* активно участвуют в почвообразовании в качестве агентов переработки органических остатков, причём значение их в этом процессе огромно. Это достаточно убедительно доказано исследованиями G.Helffтера и B.Matthews (1966).

Видовой состав *Aphodiinae*, биология, экология и их распространение по территории Средней Азии изучены слабее видового состава других групп пластинчатоусых жуков.

В ходе работы над изучением фауны подсемейства *Aphodiinae* Средней Азии (стационарные исследования и маршрутные поездки в 1967, 1968 и 1969 гг.) для автора всё более ясным становился исключительно сложный видовой состав, который имеет её богатейшую энтомофауну, особенно в пустынях с песчаными почвами, в предгорьях и низкогорьях. Столь же ясной делалась и необходимость дальнейшего изучения биологических, экологических и зоологических аспектов в исследовании этого подсемейства. Для выяснения зоogeографических связей Среднеазиатской фауны с фаунами других подобластей Палеарктики был необходим тщательный морфологический анализ.

Целью настоящей работы явилось изучение подсемейства *Aphodiinae* в следующих аспектах: 1) выяснение видового состава; 2) возможно полное изучение распространения видов в пределах региона; 3) изучение биологии и экологии наиболее массовых видов; 4) составление характеристик триб, родов, подродов, составление определительных таблиц этих таксонов, включая определительные таблицы видов; 5) зоogeографический анализ состава фауны *Aphodiinae* Средней Азии; 6) изучение практического значения отдельных представителей рассматриваемой группы.

Диссертация состоит из общей части, включающей предисловие, из 5 глав (66 стр.) и систематической части (101 стр.), содержащей описание подсемейства в целом, <sup>3X</sup> триб, определительные таблицы триб, родов, подродов и видов и их зоogeографические характеристики. Работа иллюстрирована 66 рисунками, 8 фотографиями и 3 таблицами.

#### Материал и методика

Исходным материалом для работы послужил богатейший коллекции Зоологического института АН СССР (Ленинград), зоологического музея МГУ, крупные частные коллекции, а также личные сборы, (более 3000 экземпляров, относящихся к 72 видам) сделанные в различных ландшафтных зонах Средней Азии. Всего обработано более 50 тысяч экземпляров жуков, относящихся к 155 видам, 14 родам и 3 трибам подсемейства *Aphodiinae* фауны Средней Азии. В том числе использованы сборы П.П.Семёнова-Тян-Шанского, А.П.Федченко, Н.Н.Пржевальского, А.П.Семёнова-Тян-Шанского, Л.Д.Глазунова, В.Ф.Ошанина, О.Л.Крыжановского, Л.В.Арнольди, Л.В.Штакельберга, Г.С.Медведева, И.К.Лопатина и многих других исследователей фауны.

Средней Азии. Значительная часть собранного материала была определена такими известными специалистами в области систематики *Aphodiinae*, как Л.Л.Кожанчиков, В.Л.Кожанчиков, С.И.Медведев, Г.В.Ольсуфьев, что позволило широко использовать его в нашей работе. Частично использованы отдельные экземпляры жуков имеющихся в ЗИН АН СССР и определенные западноевропейскими авторами E.Keitner, R.Petrovitz, а также насекомые, присланые для исследования австрийским энтомологом Рудольфом Петровицем.

Исследование экологических аспектов жизнедеятельности отдельных видов проводилось непосредственно в различных стациях изучаемой нами территории. Кроме того, велись наблюдения за жизнедеятельностью жуков, содержащихся в специальных садках (широких стеклянных цилиндрах, заполненных на 1/3 песком или землей или их смесью 1:1) в лабораторных условиях. При изучении динамики численности и приуроченности отдельных видов к определенным типам ландшафтов использовались различные методы полевых работ (раскопки, примакки, лов на светоловушки, ловчие канавки и т.п.).

При содержании жуков-афодин в садках применялась методика содержания насекомых в лабораторных условиях, с учётом специфики питания содержащихся жуков. Результаты экспериментов были сопоставлены с данными исследований, полученными в различных природных стациях Средней Азии.

#### История изучения подсемейства

Жуки подсемейства *Aphodiinae*, как уже было сказано выше, принадлежат к наиболее изученной группе семейства *Scarabaeidae* распространенных на территории Средней Азии.

Изучению фауны Среднеазиатских афодин положили начало работа К.Э.Линдемана (1871) и особенно работа С.М.Сольского (1874), выполненная на значительном фактическом материале, собранном экспедицией под руководством одного из основоположников изучения горных систем Средней Азии А.П.Федченко. С 1881 по 1892 выходит ряд статей Heyden в соавторстве с другими известными колеоптерологами того времени — G.Kraatz, И.J.Weise где приведены списки афодин отдельных районов Средней Азии с описанием новых видов.

В 1892 году вышла в свет монография австрийского энтомолога Э.Рейттера (1892-1893) по копрофагам и рогачам Палеарктики, являющаяся наиболее полной сводкой конца прошлого века по жукам подсемейства *Aphodiinae*. Одновременно выходит ряд оригинальных статей Л.Л.Кожанчикова (1891, 1894, 1894 а), где приведены списки *Aphodiinae* отдельных районов Средней Азии и описания новых видов. К сожалению, в ряде случаев автор не указывает точного местонахождения тех или иных экземпляров, в том числе вновь описываемых видов.

В начале нашего века (1903-1911) опубликован ряд интересных статей крупнейшего знатока энтомофауны Средней Азии А.П. Семенова-Тян-Шанского, с описанием новых видов подсемейства *Aphodiinae*.

Позднее в 1922 году вышла в свет крупная монография немецкого энтомолога А.Шмидта с описанием подсемейства *Aphodiinae* являющаяся по сути дела мировой сводкой по этой группе жуков; к сожалению, в эту сводку не были включены многие среднеазиатские виды, описанные русскими исследователями, а система подсемейства пронизана глубоким формализмом и далека от естественной. Описание многих видов дано схематично. Кроме этого

А.Шмидт в своей работе допустил серьезные ошибки теоретического плана при сведении в синонимы некоторых родов ( например, *Cnemargulus* Sem.)

С 1925 по 1929 выходят ряд интереснейших статей А.П.Семенова-Тян-Шанского в соавторстве с А.Н.Рейхардтом и С.И.Медведевым, где приведены описания новых видов нового рода *Thinogaster* своеобразной новой трибы "thinogasterina" подсемейства *Aphodiinae*. В этих работах показаны особенности положения описываемой трибы в составе подсемейства и вероятность ее происхождения. В это же время опубликована работа В.Кизерицкого, в которой дано описание двух новых видов и подрода *Pseudosugrames* Kis., а также определительные таблицы для видов рода *Sugrames* Reitt.. Однако, в дальнейшем тщательные исследования морфологических признаков этого рода (Медведев и Никритин, 1970) привели к необходимости включения этих групп в состав рода *Ardius* Ill. : *Sugrames* Reitt., как самостоятельный подрод, а *Pseudosugrames* Kis., - как синоним подрода *Mendidius* Nag.

В 1961 году выходят две региональные сводки по *Scarabaeidae* Таджикистана ( С.И.Медведев и Н.К.Лопатин ) и Киргизии ( А.И.Проценко ), где значительное место отводится жукам подсемейства *Aphodiinae*. Однако, упомянутые сводки нельзя считать достаточно полными из-за отсутствия полных коллекционных сборов *Aphodiinae* этих районов.

В 1964 году вышел из печати третий том монографии В.Балтазара, посвященный *Aphodiinae* Палеарктики и Индо-Малайской области. Но и В.Балтазар, повторяя А.Шмидта, не включает в свою монографическую сводку многие среднеазиатские виды, описанные П.П.Кожанчиковым и другими русскими авторами. Для многих видов,

в том числе и новых, не указаны точные места их обнаружения.

В 1968 году опубликована работа А.И.Проценко "Пластинчатоусые Киргизия", претендующая на полное описание фауны этого района в том числе и подсемейства *Aphodiinae*, однако, по всей вероятности автор включил в свою сводку только те виды, которыми располагал. К сожалению, в эту сводку не включены виды, собранные другими исследователями и хранящиеся в настоящее время в Зоологическом институте АН СССР и в зоологическом музее МГУ. В 1969 году С.И.Медведев закончил ревизию видов трибы *Thinogasterina* с описанием нового вида и переописанием пяти ранее известных.

Настоящий исторический обзор работ, посвященный вопросам изучения жуков подсемейства *Aphodiinae*, позволяет сделать вывод, что полная сводка по Средней Азии с описанием интересующего нас подсемейства отсутствует.

#### Особенности географического распространения *Aphodiinae* Средней Азии.

В настоящее время на территории Средней Азии зарегистрировано, как указывалось выше, 155 видов подсемейства *Aphodiinae* относящихся к 14 родам и 3 трибам.

Характерной особенностью среднеазиатской фауны подсемейства *Aphodiinae* является ее высокий родовой ( 42% ) и видовой ( 40% ) эндемизм. Особенно высокой степенью эндемичных форм отличается фауна песчаных пустынь, где обитают три из пяти эндемичных псаммофильных рода: *Apsteiniella* A.Schm. с единственным видом *A.georgii* ( W.Kosh. ), распространенным только в пустыне Кара-Кум; *Cnemargulus* Sem. оба известных вида которого - *C.kralikowskii* Sem., *C.rusio* Sem. — встречаются только в песках

Туркмении; третий, крайне специализированный псаммофильный род *Thinogryctes* Sem. & Rchdt. выделен А.П.Семеновым-Тян-Шанским и А.П.Рейхардтом (1925), как уже говорилось, в особую узкоспециализированную трибу *Thinogrycterini* и включает в себя пять видов, встречающихся только в пустынях Средней Азии, шестой вид этого рода распространен в Казахстане. Кроме того, фауна песчаных пустынь включает более 20 эндемичных видов, относящихся к родам с более широким распространением, особенно это касается подрода *Mendidius* Har (род *Aphodius* Ill. ), который, по всей вероятности, имеет в Средней Азии один из центров наиболее интенсивной видовой дифференциации. Большинство эндемиков песчаных пустынь характеризуется и своеобразным строением наличника и ног, которые являются превосходным приспособлением для копания в сыпучем песке. Своеобразный эндемичный род *Turaneilla* Sem. с единственным видом *T. latevittis* Reitt . обитает только в предгорных долинах Средней Азии. Третью группу эндемиков Средней Азии составляют горные эндемики, включающие эндемичный род *Oxusorythus* Sols. с единственным видом *O. moravitzii* Sols., а также горных эндемичных видов рода *Aphodius* Ill. - *A. haroldi* D.Kosh., *A. pamirensis* Medv. *A. grombaczewskii* D.Kosh . Такой высокий видовой эндемизм и наличие значительного числа эндемиков более высокого таксономического ранга, является убедительным основанием считать Среднюю Азию центром автохтонного формообразования. Это положение легко подтверждается не только наличием в Средней Азии большого числа эндемиков видового и более высокого ранга в других подсемействах семейства *Scarabaeidae* но и в других семействах отряда *Coleoptera* , в частности, в семействах *Cerambycidae*, *Histeridae*, *Tenebrionidae*, *Cerambicidae*, *Curculionidae*,

что освещено в работе О.Л.Крыжановского "Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии" (1965).

Помимо обширнейшего эндемичного ядра среднеазиатская фауна включает в себя широко распространенные виды, соптающие в пределах других подобластей Центральной, Голарктики, и даже виды, имеющие почти всесветное распространение, например, вид *Aphodius granarius* ( L.).

В целом все виды подсемейства *Aphodiinae* , распространенные в Средней Азии следует разграничить на семь групп видов по принципу общности распространения: 1) эндемики Средней Азии, 2) виды, распространенные в Среднеазиатской и Средиземноморской подобластях Палеарктики, 3) виды, распространенные в Среднеазиатской и Европейско-Сибирской подобластях Центральной, 4) виды, распространенные в Среднеазиатской, Средиземноморской и Европейско-Сибирской подобластях Палеарктики, 5) виды, широко распространенные в Палеарктике – транспалеаркти, 6) голаркти, 7) космополиты.

В целом зоогеографическая характеристика среднеазиатских представителей подсемейства *Aphodiinae* отражает общий характер фауны этой подобласти Центральной. Кроме эндемичных и субэндемичных видов, составляющих большой процент фауны *Aphodiinae* Средней Азии, заметную роль в ее составе играют средиземноморские и Европейско-Сибирские виды. Последние легко проникают в культурные ландшафты равнин и предгорий. Эти виды пластичны, что говорит о недавнем геологическом времени их проникновения на территорию Средней Азии, которое было связано, по-видимому, с ледниками и послеледниковыми изменениями климата и условий среды. Помимо этого, проникновение некоторых видов на территорию Средней Азии связано во многих случаях с деятельностью че-

ловека.

#### Биология видов подсемейства Aphodiinae.

Большинство видов имеет одногодичный цикл развития с двумя периодами оцепенения: летом в стадии куколки и зимой в стадии жука. В горных и предгорных ландшафтах летнее оцепенение может отсутствовать. В последнем случае мы наблюдаем более растянутый цикл развития. Исключение составляют виды, имеющие широкий ареал в Палеарктике. У таких видов нами было выяснено различие циклов развития в зависимости от ландшафтных зон. В зонах пустынь у них наблюдается цикл с двумя генерациями в году, а в предгорных, низкогорных и горных ландшафтах – с одной генерацией.

Период спаривания и его начало у большинства видов по нашим данным, неоднаков и зависит от ландшафтно-климатических зон, в которых обитает та или иная популяция данного вида. Мнократными исследованиями нами была установлена зависимость начала спаривания от средних суточных температур той или иной стадии обитания. Большинство видов афодиин приступают к спариванию при среднесуточной температуре  $10^{\circ}$ - $12^{\circ}\text{C}$  ( $2^{\circ}$  –  $4^{\circ}$  ночь и  $18^{\circ}$  –  $20^{\circ}$  днем). Начало спаривания в песках Кара-Кумов (окр. Репетека и Байрам-Али) началось с 22-25-го февраля, и весь период продолжался до 10-25 марта. В более северных районах Средней Азии (окр. Ташкента) активное спаривание начинается позднее 5-7 апреля, а период спаривания более растянут. Так, активное спаривание еще наблюдалось, 20-25 апреля т.е. на 15-18 день с его начала, а затем число копулирующих пар разно снижалось. Однако, даже во время пика спаривания такой высокой концентрации копулирующих жуков, какая имеется в зоне – пустынь

с песчаными почвами, здесь не наблюдалось. Еще позднее период спаривания начинается в подгорных, низкогорных и горных ландшафтах, без ясного пика, протекает очень медленно и малозаметно.

По нашим данным плодовитость афодиин зависит главным образом от количества и свежести пищевых субстратов. Особенно ярко эта зависимость проявляется в зоне песчаных пустынь. В зоне песчаных пустынь отмечена определенная закономерность в отношении самок-афодиин, питающихся навозом. При откладке яиц интенсивная откладка яиц производится при посещении только одной самкой определенного субстрата, при посещении субстрата большим количеством самок одного вида или различных видов, количество отложенных яиц самкой резко сокращается.

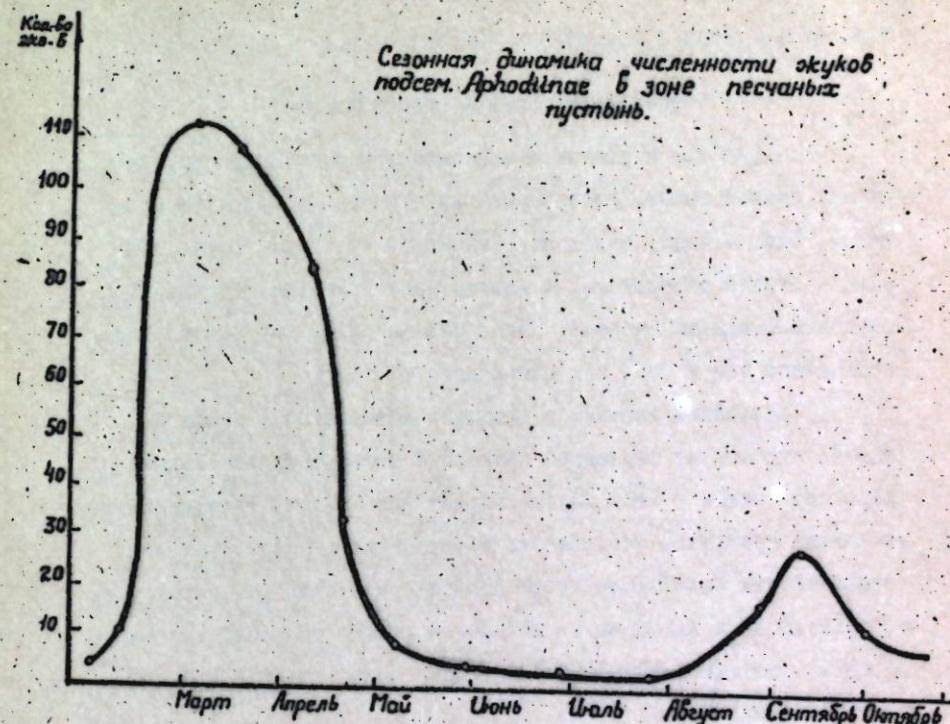
В ходе исследований удалось выяснить период эмбрионального развития, который продолжается 2-9 дней. Продолжительность фазы развития личинки зависит от типа климатических зон и длится 25-40 дней. Первая линька происходит на 5-6 день, вторая – на 14-20, а третья на 20-40 день. Перед оккулированием личинка уходит в землю непосредственно под пищевым субстратом на глубину 3-5 см, устраивает земляную колыбельку, где и оккуливается. Установлены сроки выхода жуков из колыбельки в различных ландшафтно-климатических зонах. Установлена фаза афодиин при их зимовке.

Динамика численности жуков-навозников видов подсемейства Aphodiinae в разных ландшафтно-климатических зонах различна. В качестве основных ландшафтов мы принимали согласно О.А.Крыжановского (1965) песчаные пустыни, пустынные равнины с плотными почвами, предгорные и низкогорные эфемеровые формации

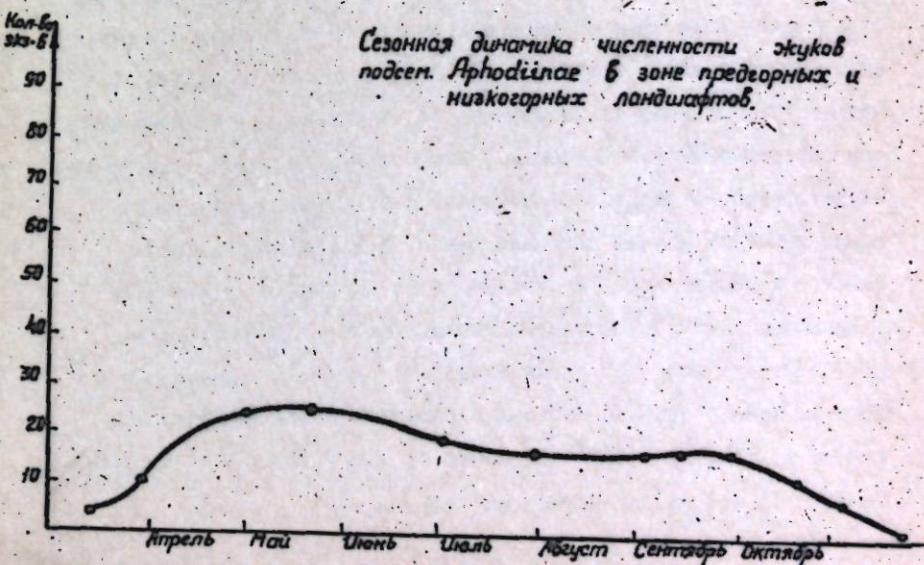
горные и культурные ландшафты. Была выяснена определенная динамика численности афодиина в каждой из рассматриваемых зон.

Особняком в отношении динамики численности афодиина стоят песчаные пустыни, где наблюдается два пика численности афодиина: весенний очень высокий с 10 до 30 марта (в среднем 120 жуков на одном субстрате), когда встречаются и редкие псаммофильные виды из родов *Thinogaster*, *Apsteinella*, *Cnemisus*, *Sphingularia* и более язкий, но продолжительный – осенний (с 18 сентября по 20 октября), когда на одном субстрате встречается от 15–16 до 26–28 особей. Типы субстратов брались одинакового объема. Между этими двумя пиками численность афодиина в зоне пустынь очень низкая: на каждый субстрат приходится примерно по 3–9 жуков, которые появляются только в утренние и вечерние часы. Совсем иная картина наблюдается в зонах предгорий и низкогорий. Динамика численности в этих зонах плавная, равномерная, без скачкообразных пиков. Цикл лета очень сильно растянут и некоторые виды жуков можно встретить в любое время с середины апреля по конец октября. Еще более стабильная численность жуков в течение всего периода лета наблюдается в культурных ландшафтах, где климатические факторы более сглажены различной деятельностью человека. Результаты исследований по динамике численности показывают четкую картину зависимости ее от климатических условий зон, в которых развивается данная популяция вида. Таким образом, кривая динамики численности жуков может быть скачкообразной с высоким пиком численности весной и более низким осенью (песчаные пустыни) или плавной почия не меняющейся на всем протяжении вегетационного периода (предгор-

Сезонная динамика численности жуков подсем. *Aphodiinae* в зоне песчаных пустынь.



Сезонная динамика численности жуков подсем. *Aphodiinae* в зоне предгорных и низкогорных ландшафтов.



ные, низкогорные и культурные ландшафты).

#### Особенности пищевой специализации

Большинство навозников подсемейства *Aphodiinae* предпочитает свежий навоз, когда в нем идут активные процессы брожения. Другие виды, наоборот, стараются питаться только старым, частично пересохшим, а иногда даже промытым атмосферными осадками осадками навозом. Такие виды нередко при отсутствии последнего ведут себя как сапрофаги.

В редчайших случаях у афодин наблюдается некрофагия, однако это скорее случайное явление и носит факультативный характер. Пищей в этом случае служат трупы птиц, пресмыкающихся и мелких грызунов. Способность к фитофагии у представителей подсемейства *Aphodiinae* почти отсутствует. Лишь некоторые представители рода *Aphodius* в личиночной стадии способны к питанию корнями растений, иногда наносят даже вред, как это происходит в Австралии.

В ходе исследований по вопросу пищевой специализации жуков-афодинами были установлены два взаимосвязанных положения: приуроченность афодин к фекалиям определенных видов животных и их пищевая специализация по отношению к фекальным массам определенной концентрации. Вопрос приуроченности жуков-навозников вообще, и афодин в частности к фекалиям определенных видов животных изучен довольно слабо. В литературе имеются данные, довольно краткие, иногда чисто случайные, а нередко у различных авторов противоположные. Так, М.Г.Мушкамбирова (1970) утверждает, что у навозников подсемейства *Aphodiinae* в зоне песчаных пустынь пищевая специализация не наблюдалась, данные же Л.В.Пэя (1961) указывает на наличие такой специализации в предгорных и низкогорных ландшафтах.

Наши исследования проводились в каждой из ландшафтных зон отдельно, кроме этого велись исследования в садках в лабораторных условиях, приближенных к условиям каждой из зон. Все опыты имели десятикратную повторность.

В результате исследования были нами получены весьма интересные данные: 1) пищевая специализация исследуемых видов полностью зависит от времени года и различна в каждой из рассмотренных ландшафтных зон; 2) большинство видов, имеющих широкий ареал, не имеет узкой специализации ни в одной из ландшафтных зон, наоборот, виды, приуроченные к определенным ландшафтным зонам имеют довольно замкнутую кормовую специализацию; 3) видовой эндемизм *Aphodiinae* не зависит от видового эндемизма позвоночных животных; 4) антропогенный фактор в культурных ландшафтах накладывает определенный отпечаток на кормовую специализацию видов подсемейства *Aphodiinae*; 5) в пищевой специализации имеется определенная закономерность выбора жуками фекальных масс определенной консистенции и свежести в зависимости от ландшафтных зон и стаций обитания *Aphodiinae*.

Распределение видов *Aphodiinae* по территории Средней Азии весьма неравномерно и зависит от типа ландшафтных зон, почв и влажности. Исходя из этих данных, для Средней Азии выделены следующие группировки видов: эндемики песчаных пустынь (30 видов), виды имеющие общее распространение в песчаных пустынях и в других ландшафтах Средней Азии (46 видов); эндемики пустынь с плотными почвами (7 видов); виды общие для пустынь с плотными почвами и других ландшафтов Средней Азии (42 вида); эндемики предгорных и низкогорных ландшафтов (8 видов); виды, широко распространенные на всей территории Средней Азии (62 вида), горные эндемики (2 вида), горные виды, имеющие



общее распространение с горными системами Центральной Азии  
( 2 вида ).

Отдельные исследования были проведены по приуроченности жуков-афодин к норам мелких млекопитающих. Первые сводки подобных исследований еще известны в прошлом веке ( Löw, 1867 ). Вопросы по систематическим исследованиям, а также по выявлению биологических взаимосвязей между хозяином гнезда и его обитателями имеются как в работах советских учёных: Бичкова ( 1933 ), Киршенблата ( 1935, 1936, 1938 ), Власова ( 1937 ), Медведева ( 1947 ), Высоцкой ( 1947, 1964, 1967 ) и др., так и зарубежных Jov ( 1906 ), Norman ( 1906 ), Bickhardt ( 1906, 1916 ), Nezelhaus ( 1914 ), Falcoz ( 1914 ), Strouthal, Beier ( 1928 ), и многих других.

На территории Средней Азии были обследованы гнезда большой песчанки ( 40 нор ), малой песчанки ( 40 нор ), краснохвостой песчанки ( 10 нор ), полуденной песчанки ( 5 нор ), сурка ( 10 нор ), большого тушканчика ( 10 нор ), малого тушканчика ( 25 нор ), толстоклювого тушканчика ( 5 нор ), желтого суслика ( 30 нор ), малого суслика ( 40 нор ), лисообраза ( 15 нор ). При обследовании собрано 419 жуков и 43 личинки. В результате обработки материала был установлен видовой состав подсемейства Aphodiinae ( 18 видов ) обитателей гнезд ( Таблица № I ).

Все виды, связанные с норовыми биоценозами разграничены на две большие группы — виды, непосредственно обитающие внутри норы и питающиеся либо навозом ( копрофаги ), либо их подстилкой ( сапрофаги ), и виды, питающиеся около норы выбрасываемыми из гнезда фекалиями и органическими остатками. В ходе исследований установлено, что при повышении температуры и уменьшении влажности афодинны в поисках пригодной пищи и оптимальных абдоми-

ческих условий проникают внутрь нор. Для выяснения роли отдельных видов в биоценозах нор важное значение имеет их количество, обитающее в норах. В то время, когда одни виды встречаются в больших количествах и играют, видимо, существенную роль в биоценозах нор, другие встречаются лишь в единичных экземплярах, довольно редко, и, естественно, сколько-нибудь заметной роли в биоценозах не играют. Хотя абсолютные цифры обилия отдельных видов, обитающих в норах, привести невозможно, все же можно дать об этом представление, расположив виды по определенной градации: I группа — виды, встречающиеся единично и очень редко, II — встречающиеся изредка, III — встречающиеся нередко, IV — часто, V — очень часто, в больших количествах. К первой группе мы относим *Aphodius brancsiki* Reitt., *Turanella latevittis* Rtt., *Heptaulacus koshantschikoffi* A.Schm. , ко второй — *Aphodius quadriguttatus* ( Hbst. ), *A.bidens* Soo, к третьей — *Aphodius rufofipes* ( L. ), *A.klugi* A.Schm., *Rhyssemus germanus* ( L. ); к четвертой — *Aphodius luridus* ( F. ), *A.scuticollis* Sem., *A.kratzi* Har., *A.varians* ( Duft. ), *A.granarius* L., к пятой — *Aphodius comma* Reitt., *A.lividus* ( Oliv. ), *A.vittatus* Say.

Таким образом, более редкие виды встречаются очень ограничено, отдельными экземплярами; а массовые виды встречаются и в норах довольно часто.

Таблица № I.

Приуроченность жуков подсемейства *Aphodiinae* к различным хозяевам и их гнездам на территории Средней Азии

№ п/п	Виды жуков	виды млекопитающих									
		Большая песчанка	Малая песчанка	Красно-песчанка	Большо-хвостая	Большо-хвостая	Малый хвостик	Сотни	Толстые	Желтые	Малиновые
1	<i>Aphodius rufipes</i> (L.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2.	<i>A.luridus</i> (F.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3.	<i>A.comma</i> Reitt.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4.	<i>A.quadrivittatus</i> (Hbst.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5.	<i>A.brancsiki</i> Reitt.	+			+	+					
6.	<i>A.scuticollis</i> Sem.	+			+	+					
7.	<i>A.klugi</i> A.Schn.	+	+		+	+	+				
8.	<i>A;kraatzi</i> Har.	+	+		+	+	+	+	+		
9.	<i>A.bidens</i> Sols.	+	+	+	+	+	+	+	+		
10.	<i>A.varians</i> (Düft.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
11.	<i>A.vittatus</i> Say	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12.	<i>A.lividus</i> (Oliv.)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
13.	<i>A.gregarius</i> Har.			+			+	+	+		
14.	<i>Turanella latevittis</i> Rtt.							+	+		
15.	<i>Heptaulacus sus</i> (Hbst.)	+	+		+			+	+		
16.	<i>Rhyssemus germanus</i> L.			+			+	+	+		
17.	<i>Rhyssemodes orientalis</i> Muls. & Got.	+	+				+	+			
18.	<i>Pleurophorus varicosus</i> (Kol.)			+			+	+			

Различные морфологические типы приспособления  
*Aphodiinae* к жизни в песках.

Большинство видов подсемейства *Aphodiinae*, живущих в песчаных пустынях, претерпело определенную морфологическую специализацию жизни в песках. Степень специализации у различных групп *Aphodiinae* различна.

Наиболее характерный общий признак – обитателей песчаных пустынь – более или менее сильная грануляция наличника. Признак этот объединяет многие группы в подсемействе *Aphodiinae* – от подродов *Mendidius* Har. и *Sugrames* Reitt. (род *Aphodius*) до довольно далеко зашедших по пути морфологической специализации к жизни в песках видов рода *Thinocryctes*. Этот же признак мы находим у пескороецов других подсемейств семейства Scarabaeidae ( *Dynamorus* Sem., и др.).

Анализ степени модификации морфологических признаков у обитателей сипучих песков дает возможность наметить несколько типов приспособляемости к жизни в песках у различных групп подсемейства *Aphodiinae*.

Наиболее примитивный тип морфологической специализации к жизни в песках имеется у подродов *Mendidius* и *Sugrames* (род *Aphodius* III). Представители этих групп подсемейства *Aphodiinae* имеют общий признак большинства обитателей пустынь – грануляция наличника. У представителей *Sugrames* модификация идет далее – происходит изменение строения коготков, которые становятся щетинкообразными. У рода *Clytaerulus* имеющего наличник сходного строения с предыдущими группами, модификация приспособлений к жизни в песках несомненно выше – наблюдается тенденция расширения к вершине средних и задних голеней.

К следующему типу морфологической специализации относят-  
ся род *Cnemisus* Motsch. у которого имеются более заметные при-  
знаки пескороев — обитателей песчаных пустынь: задние бедра очень  
сильно расширены и длина их едва превышает ширину, задние голени  
очень сильно, в виде треугольника расширены к вершине. Подобную  
морфологическую специализацию можно наблюдать в других группах  
семейства Scarabaeidae (*Dynamorus*, *Eutictus*, *Podalonus*, *Themno-*  
*ttynchus*, *Oxytes* ata Sem. & Medv.)

Крайнюю степень высокой морфологической специализации к  
жизни в песках имеют представители эндемичного рода *Thinogystes*  
Sem. & Rchdt., строго приуроченные к песчаным пустыням, что  
было отмечено А.П.Семеновым-Тян-Шанским (1928) и С.И.Медве-  
девым (1969). У представителей этого рода полностью утрачены нах-  
ные крылья, а также произошли значительные изменения в строении  
накрылий. Ноги у жуков рода *Thinogystes* достигли высшей степени  
развития копательной способности типичного пескороя. В этом  
отношении у них видоизменение ног значительно превосходит из-  
менение таковых у *Cnemisus* и *Sugrames*, прибликаясь к форме  
у наиболее типичных пескороев других подсемейств семейства  
Scarabaeidae, таких как *Eutictus* (подсемейство *Dynastinae*).  
Особое строение приобретают шпоры средних и задних голеней, ко-  
торые имеют зубчатые вершины. Коготки у представителей рода  
*Thinogystes* Sem. & Rchdt., хотя и редуцированы в меньшей сте-  
пени, чем у *Sugrames* Reitt., однако и они приобрели щетинковый  
характер.

#### Практическое значение

Практическое значение многих представителей подсемейства  
*Aphodiinae* довольно велико. С одной стороны, такие виды, как

*Aphodius subterraneus* (L.), *A.melanostictus* A.Schm., *A.immu-*  
*nus* Scoutz., *A.lividus* (Oliv.) и некоторые другие могут яв-  
ляться промежуточными хозяевами опасных гельминтов-ленточных,  
круглых и скребней-домашних и диких животных, что отмечено в  
работах Сваджана, Шмитовой и Марджаняна (1964) и Мушкабмаро-  
вой (1967). Некоторые виды являются носителями болезнетворных  
бактерий и, в первую очередь, кишечных заболеваний, таких  
как брюшной тиф, паратиф, и других. Отдельные виды подсемейства *Aphodiinae* могут быть спонтанными носителями палочки некро-  
за, являющейся возбудителем некробиоза — заболевания, при-  
носящего огромный экономический ущерб овцеводству в Средней  
Азии и особенно в Киргизии. В настоящее время носителями *Bac.*  
песчаногрызки на территории Киргизии зарегистрированы (Галиев  
и др., 1964) следующие виды: *Aphodius nigrivittis* Sole., *A.gom-*  
*bezzewskyi* D.Kosh., *A.nasuta* L. и др. Как показали исследова-  
ния (Галиев и др. 1964), сохранение куколками в себе жизнеспособ-  
ных бактерий различно по времени. Нами были отмечены случаи  
факультативного энтомопаразитирования и ложно-энтомопаразитирова-  
ния куколками-афодиинами прямой кишкой сельскохозяйственных живот-  
ных. С другой стороны, все представители подсемейства *Aphodiinae*  
активно участвуют в почвообразовании, как агенты перера-  
ботки органических остатков, причем значение их как санитаров  
огромно, что подтверждают в своих исследованиях G.Helfter  
и E.Matthews (1966). В Австралии разработан биологический  
метод борьбы с кровососущими мухами — хигалками *Haematobia*  
*exigua* и др., являющимися злостными паразитами сельскохозяй-  
ственных животных. Для этой цели решали использовать жуков-  
копрофагов, в том числе и афодии.

В Австралии начали интродуцировать копрофагов из стран Африки и Южной Америки. Буки-афодиины, поселяясь в фекальных массах, нарушают биологический цикл развития мух хигалок. Наши наблюдения в Средней Азии вскрыли идентичную картину, указывающую на обратную пропорциональность количества афодиин на субстрате количеству личинок синантронных мух.

Случай поедания жуками-афодиинами трупов различных мелких животных представляют их в новой роли санитаров, уничтожающих места возможных природных инвазий различных инфекционных болезней.

#### Специальная часть

Раздел содержит таблицы для определения триб, родов, подродов и видов, распространенных на территории Средней Азии. Приведены краткие описания подсемейства, триб. Указано также распространение каждого вида на территории Средней Азии. Всего в Средней Азии отмечено 3 трибы, 14 родов, 31 подрод и 155 видов. Описано три новых вида для рода *Aphodius* и для пяти видов установлен приоритет описания. Впервые для Средней Азии отмечены 12 видов подсемейства *Aphodiinae*.

#### Выводы

1. На территории Средней Азии распространено 155 видов подсемейства *Aphodiinae*, относящихся к 14 родам и 3 трибам. Впервые для данной территории приведены 12 видов, из которых 3 оказались новыми для науки.

2. В формировании фауны *Aphodiinae* Средней Азии исключительную роль играют эндемики, как видового (60 видов), так и родового (5 родов) ранга. Помимо обширного эндемичного ядра,

среднеазиатская фауна включает такие в себя виды, распространенные в пределах Древнего Средиземья или других подобластей Палеарктики и даже Голарктики, а некоторые в тропических областях Старого и Нового Света.

3. В результате исследований была установлена зависимость циклов развития, периода спаривания, динамика численности от природно-климатических зон.

4. Изучено эмбриональное развитие *Aphodiinae* в каждой из рассматриваемых ландшафтных зон.

5. Определена зависимость пищевой специализации *Aphodiinae* от времени года и ее различие в каждой из ландшафтных зон. Установлено, что виды, имеющие широкий ареал, не имеют узкой пищевой специализации; виды, приуроченные к определенным ландшафтным зонам, имеют далеко зашедшую пищевую специализацию.

6. Выяснено распределение видов *Aphodiinae* по территории Средней Азии и определены различные группировки видов по общности своего распространения.

7. Установлено 18 видов *Aphodiinae*, непосредственно связанных снорами млекопитающих. По численности обитания в норах они разделены на 5 групп.

8. Проведен анализ морфологических приспособлений жизни в песках различных групп *Aphodiinae*.

9. Дан анализ практического изучения *Aphodiinae* как на территории Средней Азии, так и в своем естественном ареале подсемейства в целом.

Материалы диссертации изложены в следующих работах:

1. Никритин Л.М., 1970 Материалы к фауне *Aphodiinae* Средней Азии. Покл. VI Съезда ВЗО. Воронеж, 126.
2. Никритин Л.М., 1971. Два новых вида рода *Sugrames* Reitt. из Восточной Туркмении. Зоол. журн. том. L, вып. I: 142-145.
3. Никритин Л.М., 1970. "О таксономическом статусе *Sugrames* Reitt. Зоол. журн. том. X, вып. I2: 1879-1880. ( в соавторстве с С.И.Медведевым ).
4. Никритин Л.М., 1971. " Еще раз о самостоятельности рода *Cnemargulus* Sem. ( Coleoptera, Scarabaeidae ) и его отли-чиях от рода *Cnemisus* Motsch . Зоол. журн. том. 4, вып. I, 1910-1911 ( в соавторстве с С.И.Медведевым ).
5. Никритин Л.М., 1973. " Обзор видов рода *Aphodius* Ill. ( Coleoptera, Scarabaeidae ), распространенных в Средней Азии". - Энтомологическое обозрение, том. , вып. 3.

Зак. 765

Тир. 200

П М П

В Н И Э С Х