

Р. Д. ЖАНТИЕВ

595.7
ЖС 31

ЖУКИ-КОЖЕЕДЫ
(СЕМЕЙСТВО DERMESTIDAE)
ФАУНЫ СССР

407635

Библиотека
Горьковского
с/х института



ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1976

Монография представляет собой первую сводку материалов о жуках-кожеедах фауны СССР. В работе рассматриваются 135 видов, 42 из которых являются вредителями запасов животного и растительного происхождения, шелководства и музейных коллекций. В вводном разделе подробно описано строение, развитие, экология, распространение и хозяйственное значение кожеедов. Специальная часть включает определительные таблицы жуков и личинок, диагнозы таксонов и обзор видов. Для большинства видов приводятся новые сведения о распространении, развитии и экологии.

*Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета*

Рецензенты:

член-корр. АН СССР Г. А. Викторов,
проф. Е. С. Смирнов

© Издательство Московского университета, 1976 г.

Ж $\frac{21008-022}{077(02)-76}$ 158-75

ПРЕДИСЛОВИЕ

Семейство Dermestidae (Coleoptera) — сравнительно небольшая, но очень важная в экономическом отношении группа жуков. Многие виды кожеедов являются опасными вредителями запасов животного и растительного происхождения, шелководства и музейных коллекций.

Как известно, результаты борьбы с вредными насекомыми в значительной мере определяются степенью изученности их систематики, образа жизни и распространения. Опыт борьбы с кожеедами в различных странах мира убедительно свидетельствует о том, что отсутствие необходимых сведений о видовом составе и биологии этих вредителей чрезвычайно затрудняет их уничтожение, а в ряде случаев делает его практически неосуществимым.

В список кожеедов, вредящих на территории Советского Союза, нами включено 42 вида, что составляет приблизительно $\frac{1}{3}$ всех видов Dermestidae фауны СССР. Несмотря на то что многие из этих вредителей имеют большое экономическое значение, их изучению в нашей стране до недавнего времени уделялось сравнительно мало внимания. Отсутствие определительных таблиц и элементарных данных о развитии и экологии подавляющего большинства видов кожеедов нашей фауны является основной причиной, препятствующей разработке достаточно эффективных и экономически выгодных мероприятий по борьбе с этими вредителями.

Стремясь в какой-то мере восполнить недостаток сведений о кожеедах, встречающихся на территории нашей страны, мы поставили при выполнении настоящей работы следующие основные задачи: 1) выяснить видовой состав и составить определительные таблицы кожеедов фауны СССР; 2) изучить их распространение; 3) получить данные об экологических особенностях большинства видов; 4) провести наблюдения за развитием в природе и лаборатории наиболее массовых и важных в экономическом отношении видов; 5) собрать сведения о хозяйственном значении кожеедов в нашей стране.

Решение этих первоочередных задач, по-нашему мнению, позволило бы получить ту минимальную сумму данных, на основании которых можно начать разработку системы мероприятий по борьбе с вредными видами кожеедов. В настоя-

щей работе рассматриваются все виды кожеедов, зарегистрированные на территории СССР. В определительные таблицы, кроме того, включены широко распространенные вредители, которые могут завозиться в СССР из других стран. Определительные таблицы личинок составлены только для видов, вредящих на территории СССР, и некоторых карантинных объектов. Используемая нами система сем. Dermestidae несколько отличается от классификаций, принятых другими авторами (Hinton, 1945; Beal, 1959; Mroczkowski, 1968). Ее обоснование будет дано в специальной работе.

В диагнозы большинства таксонов помимо морфологических признаков включены сведения о развитии и экологии кожеедов. Следует иметь в виду, что эти биологические характеристики представляют собой не простую сумму известных данных, а результат их сравнительного анализа, т. е. для диагноза каждого таксона отобран комплекс признаков, отличающих его от других таксонов такого же ранга. Для того чтобы составить более или менее полное представление о биологии определенного вида, целесообразно учитывать не только непосредственно относящиеся к нему сведения, но и характеристики высших таксонов, в которые он входит.

В специальной части работы помимо латинских и русских названий видов даны только наиболее употребительные или недавно установленные синонимы. Полную синонимику и ссылки на соответствующую таксономическую литературу можно найти в вышедшем сравнительно недавно кратком каталоге семейства (Mroczkowski, 1968).

Материал для настоящей работы был собран в 1957 — 1974 гг. в Московской области, в Крыму, Армении, Азербайджане, Центральном Казахстане, Узбекистане, Туркмении и Таджикистане. Кроме того, были изучены коллекции Зоологического института АН СССР, Зоологического музея МГУ, Института эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР, Зоологического института АН Армянской ССР, Музея природы АН Узбекской ССР, Института зоологии и паразитологии Таджикской ССР, Самаркандского, Таджикского, Ереванского и Одесского университетов, нескольких карантинных лабораторий и ряда других учреждений. Некоторые материалы получены из Венгрии, Польши, Чехословакии, Монголии, Афганистана, Англии, Италии и США.

Типы новых видов хранятся в Зоологическом институте АН СССР и Зоологическом музее МГУ.

Автор приносит глубокую благодарность всем энтомологам, оказавшим помощь при выполнении настоящей работы.

Большинство тотальных рисунков жуков выполнено Г. А. Бабаянцем, остальные (кроме заимствованных) — автором.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

СТРОЕНИЕ ВЗРОСЛОГО НАСЕКОМОГО

Тело овальное, реже удлинненное или почти круглое. Его длина колеблется от 1,3 до 11 мм, ширина от 0,5 до 5 мм. Верх, как правило, выпуклый, низ более или менее уплощенный. Кутикула пунктирована и почти всегда покрыта волосками или чешуйками. В ее окраске преобладают темно-коричневые и черные цвета. Довольно часто на надкрыльях имеются красноватые или желтые перевязи, однако характерный для многих кожеедов пестрый рисунок верха определяется не столько цветом самой кутикулы, сколько окраской покрывающих ее чешуек или волосков. Во многих случаях окраска последних не соответствует цвету покровов, на которых они располагаются.

Голова небольшая, наклоненная или вертикальная, реже подгибающаяся на вентральную сторону (*Tripodini*, *Orphilus*, некоторые *Anthrenus*). Наличник не отделен ото лба швом; горловые швы развиты хорошо у всех представителей семейства, кроме *Thorictodes*. На щеках имеется более или менее глубокая бороздка для вкладывания жгутика усика (отсутствует у *Thylodrias*).

Глаза умеренной величины, обычно слабо выступающие, овальные или бобовидные, с плоскими мелкими фасетками. Очень большие и выпуклые крупнофасеточные глаза у *Egidyella prophetea* Reitt. Сравнительно плохо развиты глаза у самок *Thylodrias contractus* Motsch., а у *Thorictodes* они почти полностью редуцированы. Непарный глазок отсутствует только у представителей *Dermestinae*, у *Egidyella prophetea* Reitt. сохраняется его рудимент.

Усики прикреплены перед глазами, у края лба. Число их члеников колеблется от 4 до 11. Большинство сенсилл локализуется на нескольких дистальных члениках усика, отчего их поверхность выглядит матовой. Эти членики отличаются также своей формой и все вместе образуют более или менее явственную булаву (рис. 1, 16). Чаще всего она состоит из 3

членников, но встречаются виды с 1—4- и даже 9-членниковой булавой.

Верхняя губа свободная, обычно поперечная, трапециевидная или почти треугольная (*Orphilus*). Ее наружные края, как правило, не склеротизованы, передний край часто дуго-

видно вырезан. По строению мандибул и максилл ротовые аппараты кожеедов могут быть сведены к трем основным типам, характеризующимся следующими признаками.

1. Все части мандибул и максилл (кроме простеки, галей и лацинии) очень сильно склеротизованы. Мандибулы (рис. 2А) массивные, трехгранные, с хорошо выраженными вершинным и резцовым зубцами и острым резцовым краем. Простека (отсутствует у *Thoricodes*) представляет собой пальцевидный вырост, несущий на вершине густой пучок волосков. Другой пучок волосков расположен в диастеме между резцовым зубцом и передним краем простеки (*Dermestes*). Максиллы (рис. 2В) короткие и широкие, расчлененные на кардо, стипес, субгалею, базигалею, пальпигер, галею, лацинию и 4-членниковый щупик. Кар-

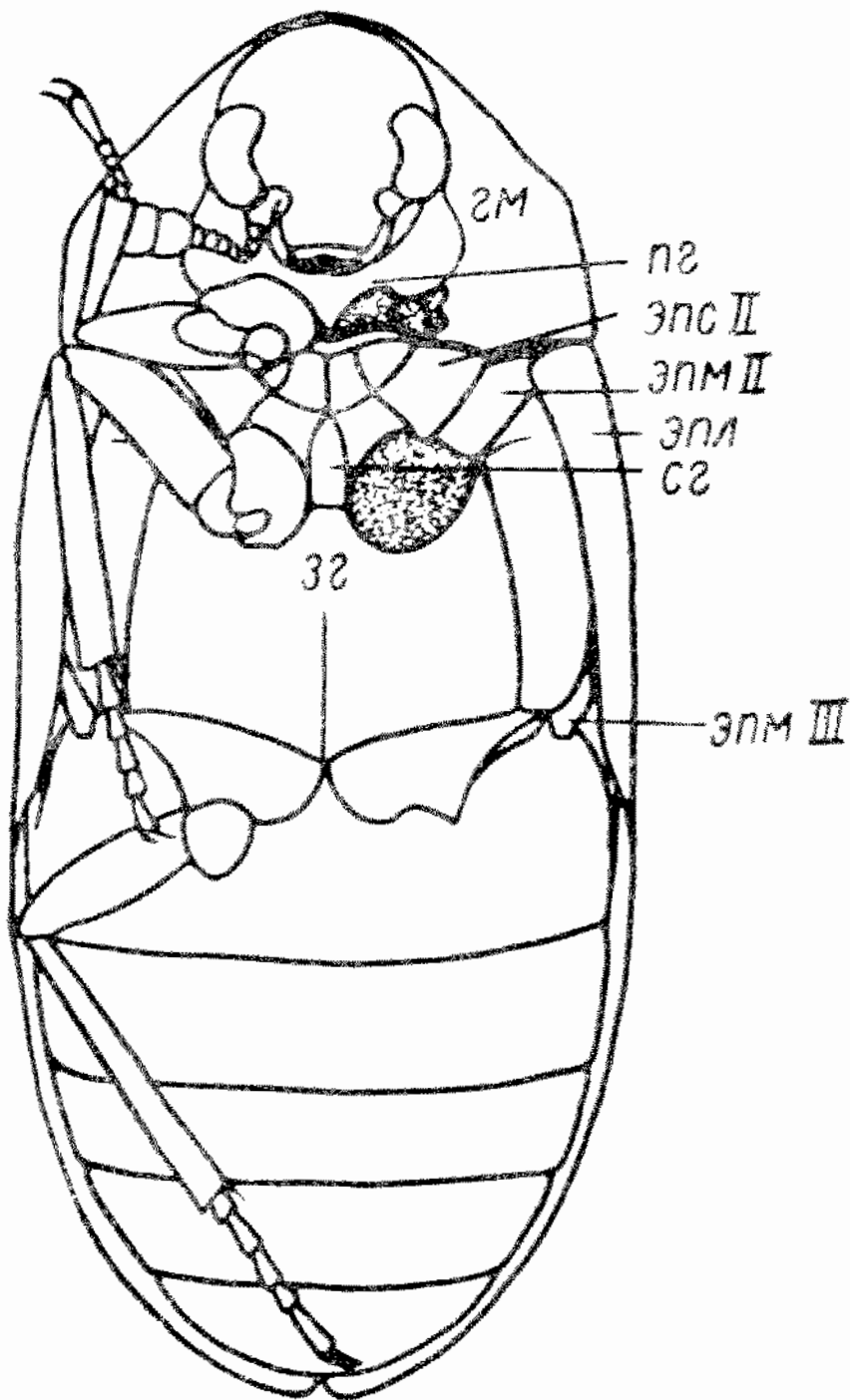


Рис. 1. Общий вид *Dermestes lardarius* L. снизу: гм — гнатомер, зг — заднегрудь, пг — переднегрудь, сг — среднегрудь, эпл — эпиплевр надкрылья, эпм II — эпимер среднегрудн, эпм III — эпимер заднегрудн, эпс II — эпистерн среднегрудн

до лежит почти в одной плоскости со стипесом и плотно примыкает к нему, поэтому максиллы не могут выдвигаться далеко вперед. Галея мясистая и широкая, ее дистальная часть веерообразно покрыта длинными прямыми волосками. Лациния вооружена толстым, крючковидно-изогнутым вершинным зубцом и щеточкой длинных волосков.

2. Все части мандибул и максилл (кроме простеки, галей и лацинии) умеренно склеротизованы. Мандибулы (рис. 2Б), как правило, сильно уплощены, их вершинный зубец развит

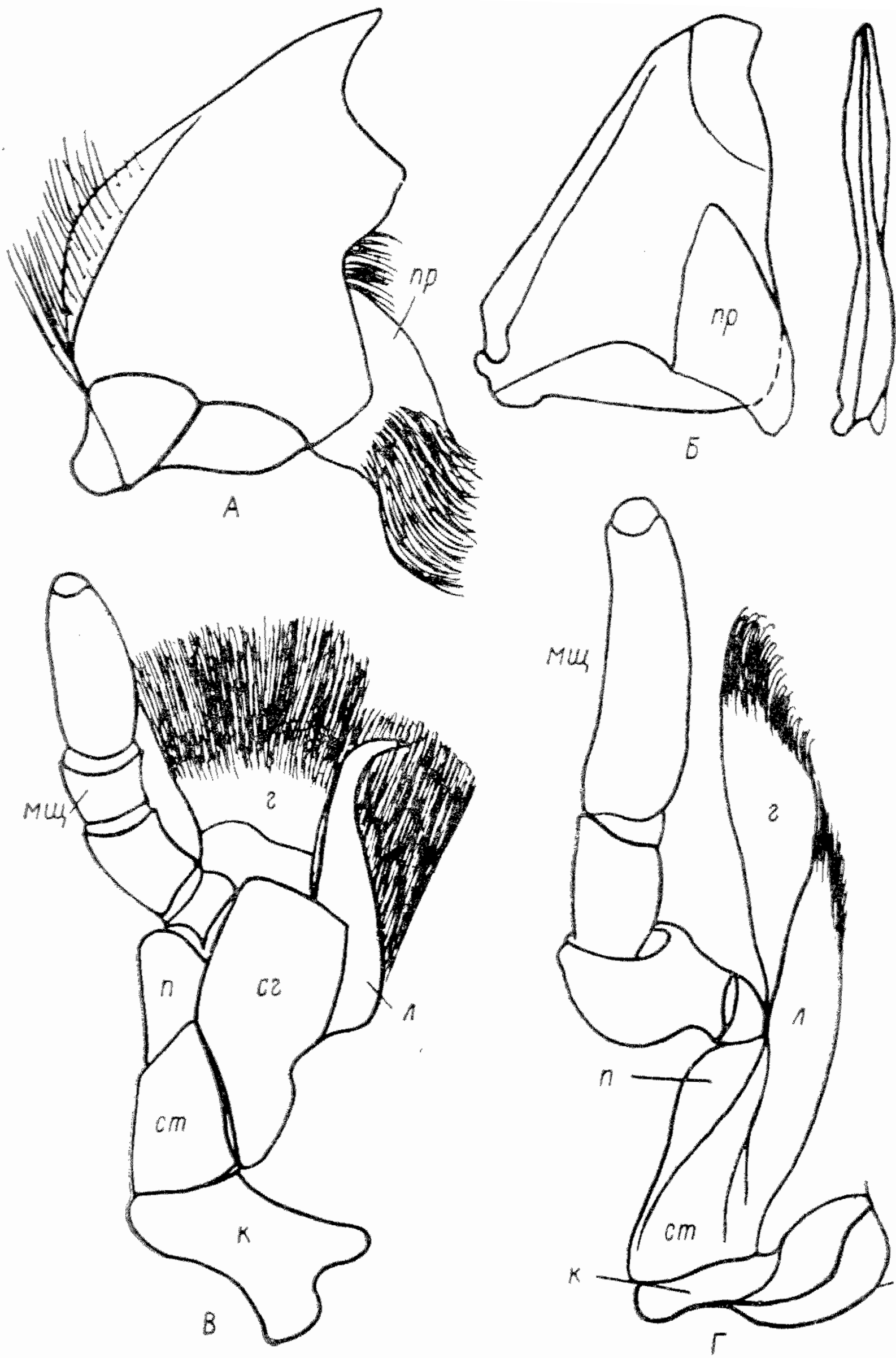


Рис. 2. Ротовые органы жуков: А — мандибула *Dermestes sibiricus* Eg.; Б — то же *Anthrenus picturatus* Sols.; В — максилла *Dermestes sibiricus* Eg.; Г — то же *Anthrenus picturatus* Sols.; г — галеа, к — кардо, л — лациния, мщ — максиллярный щупик, п — пальпигер, пр — простека, сг — субгалеа, ст — стипес

слабо, резцовый край притуплен, а резцовый зубец сглажен или полностью редуцирован. Иногда резцовый край бывает покрыт мелкими вторичными зубчиками (*Attagenus*). В большинстве случаев простека развита слабо (*Attagenus*), у некоторых форм ее вообще не удается обнаружить (*Trogoderma*, *Megatoma*), но у *Anthrenus* это образование достигает сравнительно больших размеров, причем в связи с уплощением мандибул оно перемещается на их дорсальную сторону. Простека лишена апикальной кисточки волосков и щеточки у основания, но на ее поверхности видны короткие папиллы. Все части максилл (рис. 2Г) заметно удлинены. У некоторых форм (*Trogoderma*) исчезает граница между стипесом и субгалеей и редуцируется базигалея (*Trogoderma*, *Anthrenus* и др.). Кардо лежит в плоскости, почти перпендикулярной к плоскости стипеса; поэтому при сокращении мышц, двигающих кардо, стипес, а вместе с тем и вся максилла может выдвигаться далеко вперед. Галея вытянута в длинную пластинку, на внутренней поверхности которой расположена щеточка из крючковидно-изогнутых волосков. Лациния также удлинена и, как правило, плотно прижата к галее, так что вместе они образуют единый стержень. Вершинный зубец лацинии развит очень слабо (*Attagenus*, *Megatoma*), либо полностью редуцирован (*Trogoderma*, *Anthrenus*).

3. К третьему типу мы относим те ротовые аппараты, в строении которых заметны признаки далеко зашедшей редукции. Ими обладают формы, не питающиеся в имагинальной фазе, — *Thylodrias*, *Trinodes* и *Egidyella*. По общему плану строения эти ротовые аппараты приближаются к первому типу, но хорошо отличаются от него чрезвычайно малыми размерами (абсолютно и относительно) и очень слабой склеротизацией. Редукции подвергаются все части ротового аппарата, и в первую очередь мандибулы и максиллы; в меньшей степени редуцируются максиллярные и нижнегубные щупики, поэтому они выглядят непропорционально большими.

Ротовой аппарат рода *Orphilus* по строению максилл занимает промежуточное положение между двумя первыми типами, а по строению мандибул должен быть выделен в особую группу, так как последние обладают хорошо развитым молярным выступом, отсутствующим у всех других кожеедов.

Нижняя губа явственно расчленена на более или менее склеротизованный ментум, кожистый прементум и 3-члениковые щупики. Субментум полностью слит с гуларной пластинкой, но у некоторых форм (*Trogoderma*, *Megatoma* и др.) на месте их слияния сохраняется хорошо заметная линия. Обычно ментум представляет собой сильно склеротизованную прямоугольную или трапециевидную пластинку. У форм с нефункционирующим ротовым аппаратом ментум склеротизован

слабо, а у *Thylodrias contractus* Motsch. вся его средняя часть занята мембраной. Прементум состоит из двух лопастинок, которые могут полностью сливаться (*Thylodrias, Anthrenus*). Прементум обычно в большей или меньшей степени втягивается под поверхность ментума, но иногда он прикрепляется непосредственно к переднему краю последнего (*Thylodrias, Trogoderma* и др.).

Переднеспинка выпуклая, поперечная, обычно трапециевидная; ее ширина у основания чаще всего соответствует ширине надкрылий в плечах, реже надкрылья заметно выступают за задние углы переднеспинки (*Mariouta, Thorictodes*). Передний край последней очень часто бывает дуговидно выемчатым; боковые края, как правило, от задних углов, реже от середины, более или менее закругленно суживаются кпереди. Задний край дуговидно двувыемчатый, его середина иногда выступает в виде закругленной или трапециевидной лопасти (*Attagenus, Anthrenus*). У *Trinodini* на боках переднеспинки имеются довольно глубокие продольные складки. Гипомеры (слившиеся эпиплевры переднеспинки и плейриты) обычно отделены от переднегруди явственным швом, однако в некоторых случаях граница между ними совершенно сглаживается (*Thylodrias, Orphilus*). Поверхность гипомер у всех кожеедов, кроме *Mariouta* и *Anthrenus*, вогнута. У представителей родов *Dermestes* и *Thorictodes* на ней расположены неглубокие ямки с закругленными краями, приспособленные для вкладывания булавы усиков. Все роды *Megatomini*, за исключением *Megatoma* и *Globicornis*, обладают сравнительно глубокими и резко очерченными усиковыми ямками, более или менее соответствующими по форме булаве усиков (рис. 10Б). У *Anthrenus* эти ямки смещены с гипомер на боковые края переднеспинки.

Переднегрудь в простейшем случае представляет собой поперечную пластинку, задний край которой посередине выступает назад в виде небольшой треугольной лопасти (*Dermestes*, см. рис. 1). У *Megatomini* передняя часть переднегруди подворачивается внутрь, а образующийся при этом воротничок полностью прикрывает снизу ротовой аппарат (рис. 10Б). Другая характерная модификация переднегруди связана с развитием ее заднего отростка. У *Dermestinae* и *Orphilus* он настолько мал, что передние тазики соприкасаются над его поверхностью. У самок *Thylodrias*, напротив, тазики разделены широкой прямоугольной лопастью. Все остальные кожееды обладают клиновидно суженным переднегрудным отростком, вершина которого, как правило, вкладывается в специальную ямку на среднегруди. У *Orphilus* и некоторых видов *Attagenus* чрезмерное увеличение передних тазиков приводит к укорачиванию переднегруди и перемещению ее из горизонтальной плоскости в вертикальную.

Щиток маленький, треугольный; у некоторых видов *Attagenus* он скрыт под задним краем переднеспинки. У самок *Thylo-drias*, обычно совершенно лишенных щитка, иногда сохраняется его рудимент. Центральная часть среднегруди, расположенная между тазиками, у всех кожеедов, кроме *Thylo-drias*, приподнята (если смотреть снизу). У всех представителей семейства, кроме *Dermestes*, *Orphilus* и некоторых видов *Attagenus*, на ней расположена ямка, в которую вкладывается переднегрудной отросток. Довольно часто на передней части среднегруди имеется небольшой продольный киль. Эпимеры среднегруди всегда, а эпистерны иногда образуют наружный край средних тазиковых впадин (см. рис. 1). Заднегрудь длинная, особенно у хорошо летающих форм. Эпистерны заднегруди имеют вид удлинненных, реже треугольных (*Thylo-drias*) пластинок. В некоторых случаях эпимеры заднегруди скрыты под надкрыльями (*Anthrenus*), но гораздо чаще снаружи бывает заметна их задняя часть (см. рис. 1).

Надкрылий полностью лишены только самки *Thylo-drias contractus* Motsch. (рис. 36) однако у некоторых экземпляров этого вида сохраняются их рудименты. В пределах семейства есть форма со слившимися (*Thorictodes*) и расходящимися вдоль шва надкрыльями (*Thylo-drias* и *Egidyella*). У представителей последнего рода надкрылья, кроме того, еще и укорочены, так что их вершины достигают только 6-го сегмента брюшка (рис. 31). Поверхность надкрылий лишена скульптурных образований; достаточно явственные продольные бороздки имеются только у некоторых видов *Dermestes*.

Крылья отсутствуют у *Thorictodes* и самок *Thylo-drias contractus* Motsch. Среди самцов последнего вида наряду с совершенно бескрылыми жуками встречаются особи с хорошо развитыми и функционирующими крыльями, а также экземпляры, у которых крылья находятся на разных этапах редукции. В состоянии покоя крылья целиком складываются под надкрылья, однако у *Egidyella* и крылатых самцов *Thylo-drias contractus* Motsch. их дистальная часть остается расправленной.

По характеру жилкования крылья кожеедов могут быть разделены на 2 основные группы¹. К первой из них относятся крылья всех родов семейства, кроме *Dermestes*. С наибольшей полнотой жилкование этого типа выражено у видов *Megatoma* (рис. 3А).

Все ветви радиуса, кроме *Rs*, редуцированы; *Rs* образует радиальную ячейку, от нижней части которой назад отходит короткая возвратная веточка. Четвертая ветвь медиальной жилки, сливаясь с кубитальной, дает характерную для кантаридонидного типа петлю. M_1 и M_2 , а также основная часть медиальной жилки, полностью редуцированы; M_3 сохраняет-

¹ Жилкование дается по работе Форбса (Forbes, 1922).

ся в виде расплывчатой темной полоски, а M_4 соединяется радиомедиальной жилкой с радиальной ячейкой. Первая анальная жилка (1A) на значительном протяжении слита с первой ветвью второй анальной жилки ($2A_1$), а так как вся часть 1A от основания крыла до ано-кубитальной жилки отсутствует, то кажется, что 1A берет свое начало от кубитальной жилки.

Вторая анальная жилка ($2A$) помимо $2A_1$ дает еще две ветви: $2A_2$ и $2A_3$. Третья делится соответственно на $3A_1$ и $3A_2$, а общий ствол $2A$ соединяется интеранальной жилкой с $3A_1$. Югальная жилка, как правило, отсутствует. Все модификации в пределах этой группы связаны преимущественно с редукцией отдельных жилок. Чаще всего исчезает первая ветвь второй анальной жилки (*Egidyella*, *Trogoderma*, *Orphilus*), иногда отсутствует и третья ее ветвь (*Trogoderma*, *Orphilus*, *Anthrenus*; рис. 3B), а у мелких форм совершенно редуцируется первая анальная жилка (*Anthrenus*, *Trinodini*). У *Thylo-drias contractus* Motsch.

удается рассмотреть только две анальных жилки: $3A_1$ и $3A_2$. M_3 помимо рода *Megatoma* представлена также у *Egidyella*. Жилкование

крыльев второго типа (*Dermestes*; рис. 3Б) отличается тем, что в анальной части крыла имеется клиновидная ячейка, образовавшаяся в результате слияния $3A_1$ и $2A_3$. У многих видов *Dermestes* сохраняется югальная жилка и следы первых трех ветвей медиальной жилки.

Передние тазики шаровидные, слегка поперечные или конические; последние характерны для родов *Dermestes*, *Mariouta*, *Attagenus*, *Thylo-drias* и *Egidyella* (см. рис. 1). У видов *Orphilus* передние тазики настолько сильно удлинены, что в бороздку на их поверхности целиком вкладывается бедро. Средние тазики шаровидные (у *Thylo-drias* — конусовидные), расставленные. Задние (см. рис. 1) соприкасающиеся (исключение — *Thylo-drias*), поперечные, с хорошо развитыми бедренными покрывками, реже без них (*Thylo-drias*, *Mariouta*) или

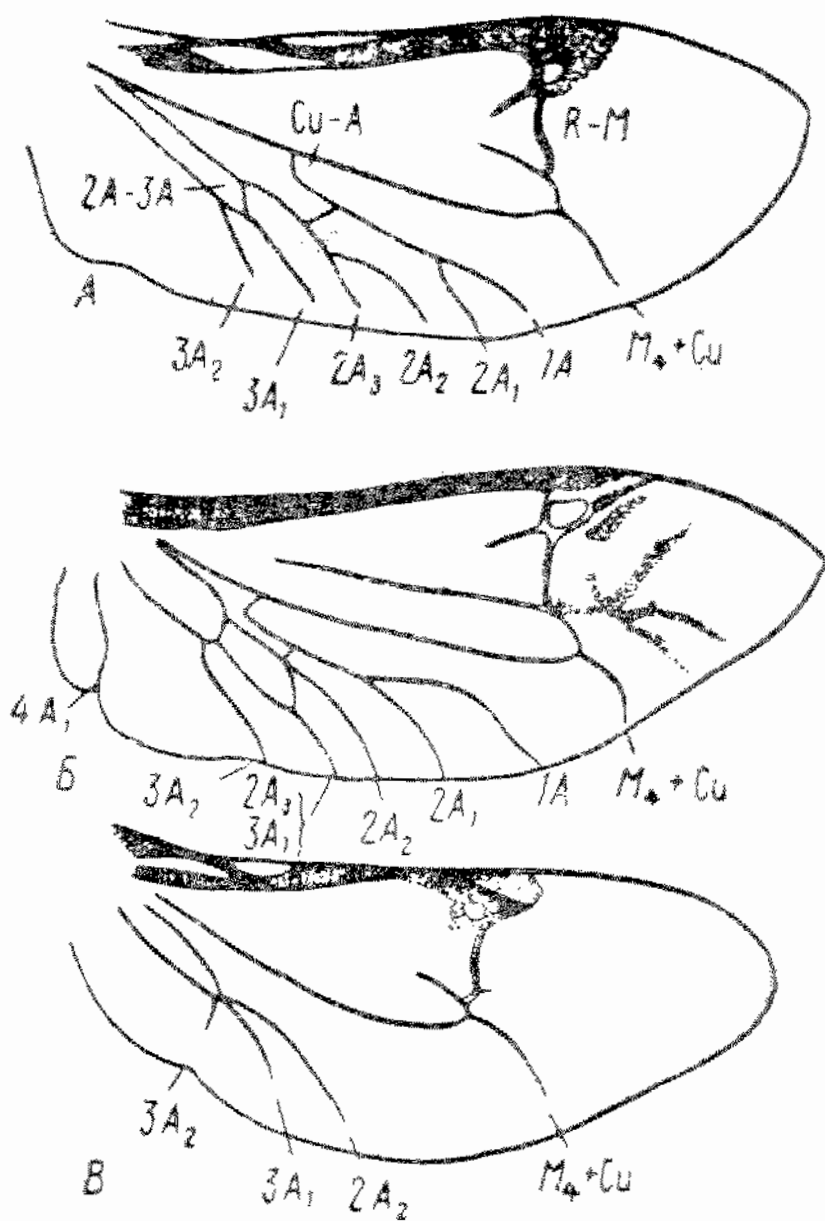


Рис. 3. Крылья: А — *Megatoma undata* (L.); Б — *Dermestes bicolor* F.; В — *Anthrenus picturatus* Sols. Обозначения в тексте

почти шаровидные (*Thorictodes*). Бедра чаще всего соответствуют по длине голеням, и последние в состоянии покоя вкладываются в бороздки на их внутренней поверхности.

Вооружение голеней состоит из апикального венчика шпор и беспорядочно рассеянных щетинок или собранных в продольные ряды шпиков (*Dermestes*). Лапки 5-члениковые: почти во всех случаях максимальной величины достигает последний членик, а первый бывает иногда чрезвычайно мал (*Attagenus*, *Egidyella*). У представителей рода *Orphilus* на передних голенях имеются специальные бороздки для вкладывания лапок. Многие виды *Attagenus* обладают копателными ногами. Их тазики (особенно передние) заметно увеличены, бедра укорочены и утолщены, поверхность голеней вооружена сильными шипами и щетинками, а передние голени, кроме того, уплощены и снабжены сильными крючковидными шпорами (рис. 11А, В).

У всех представителей семейства, кроме *Thylodrias contractus* Motsch., брюшко состоит из 7 видимых тергитов и 5 стернитов. У самцов *Egidyella prophetea* Reitt. наружу выдвигается 8-й сегмент брюшка, в результате чего число видимых тергитов возрастает до 8, а стернитов до 6 (рис. 31)². *Thylodrias contractus* Motsch. также обладает 8 видимыми тергитами, однако по строению вентральной части его брюшко резко отличается от описанной схемы. У самок этого вида целиком представлены 2 первых стернита, а у самцов сохраняются латеральные части 2-го из них.

У самцов подавляющего большинства видов *Dermestes* в центре 4-го стернита брюшка имеется небольшая ямка с плотным пучком желтых волосков (рис. 4А). У некоторых видов такая ямка есть и на 3-м, а в одном случае и на 5-м стерните. Сначала Руссо (Rousseau, 1838), а затем Зибольд (Siebold, 1840) нашли на внутренней стороне кутикулы, под ямкой, небольшое беловатое тельце. Было высказано предположение, что оно является либо железой, либо мышцей. Проведенные нами гистологические исследования³ показали, что это образование представляет собой многоклеточную железу (рис. 4Б). По своему строению она может быть отнесена к мешетчатым однослойным железам.

8-й сегмент брюшка сохраняет типичное для предыдущих сегментов строение. У самок (а иногда и у самцов) от его стернита вперед отходит более или менее длинный отросток. Тергит 9-го сегмента самцов срастается с довольно длинными плейритами, которые смыкаются или срастаются на вентральной стороне (рис. 14 Д—З). 9-й стернит превращен в длинную пластинку, передняя суженная часть которой помещается ме-

² У этого вида снаружи видна также задняя часть 9-го стернита.

³ Срезы окрашивали железным гематоксилином по Гейденхайну.

жду плейритами. 10-тергит сохраняется в виде небольшой лопасти, причленяющейся к заднему краю 9-го тергита (рис. 14 Д—З).

Копулятивные аппараты самцов можно свести к двум основным типам. У некоторых представителей семейства (Der-

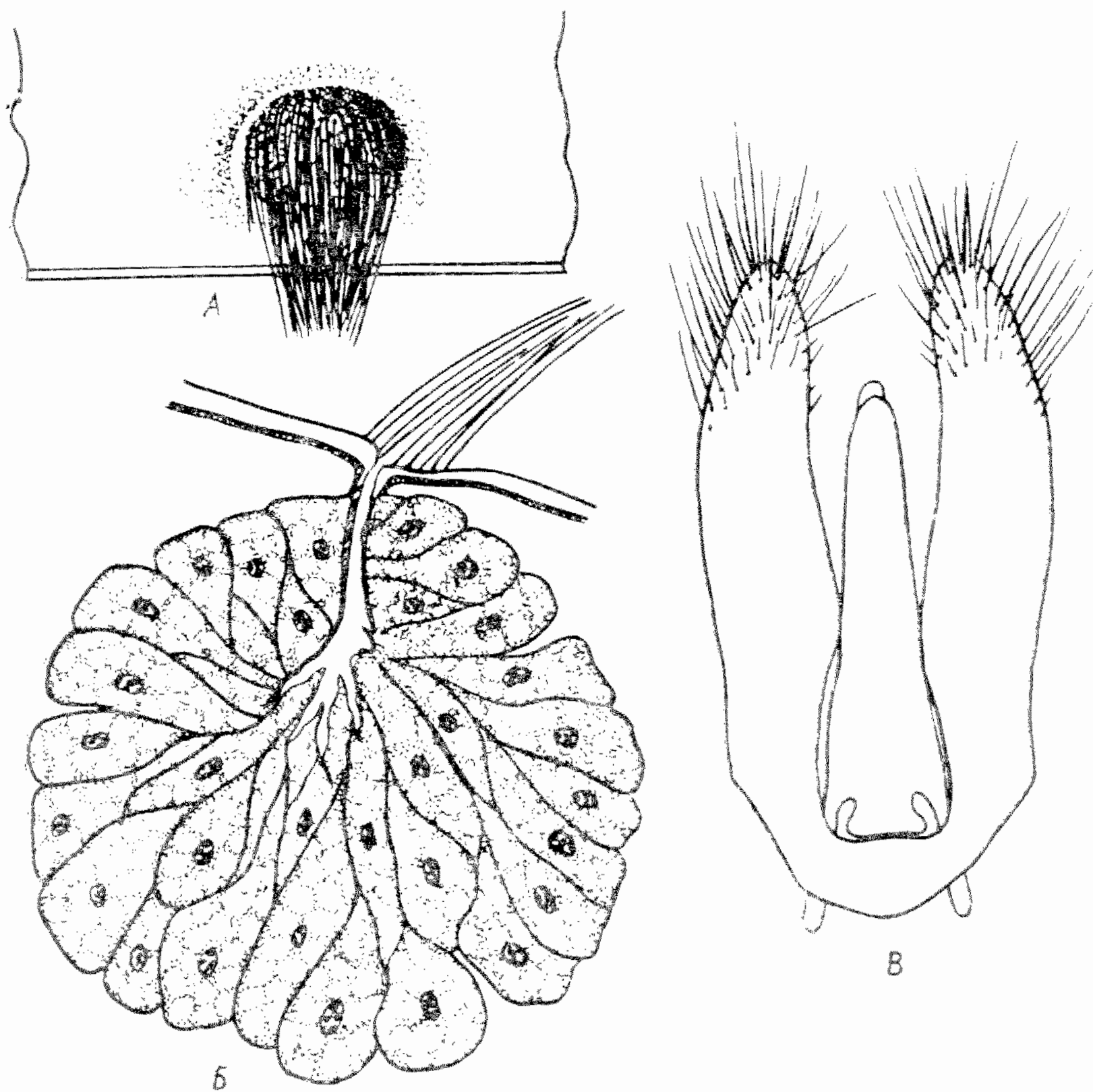


Рис. 4. Детали строения видов *Dermestes*: А — участок 4-го стернита брюшка (выход железы) *D. lanarius* Ill.; Б — схема строения железы (продольный срез) *D. sibiricus* Er.; В — половой аппарат самца *D. lardarius* L.

mestinae, Orphilinae) парамеры срастаются только у основания («дерместоидный» тип, рис. 4В), однако в большинстве случаев в связи с уклощением копулятивного аппарата вентральная часть их основания смещается далеко назад, поэтому они оказываются соединенными в двух местах: с дорсальной стороны — у основания, и с вентральной — у середины («мегатомоидный» тип; рис. 14 А—Б). Пенис имеет форму

трехгранного или округлого в сечении стержня, от переднего края которого отходят 2 небольших отростка. С дорсальной стороны он подвижно соединен с основанием парамер. Семяизвергательный канал открывается на его вентральной стороне, недалеко от вершины. Довольно длинный яйцеклад самки образован 9-м сегментом и группой терминальных склеритов, несущих 2 грифелька. В копулятивной сумке самки находится пара пальчатых склеритов (рис. 13 А—В), их форма и размеры используются для диагностики ряда трудноразличимых видов (*Trogoderma*).

Половой диморфизм в некоторых группах выражен очень отчетливо (*Thylodriadini*), в других практически отсутствует (*Marioutini*, *Thaumaphrastini*, *Orphilinae*, некоторые *Anthrenus*). В большинстве случаев (*Attagenini*, *Megatomini*) он проявляется в строении усиков (особенно булавы, которая у самцов развита сильнее) или наличии у самцов абдоминальных желез (*Dermestini*).

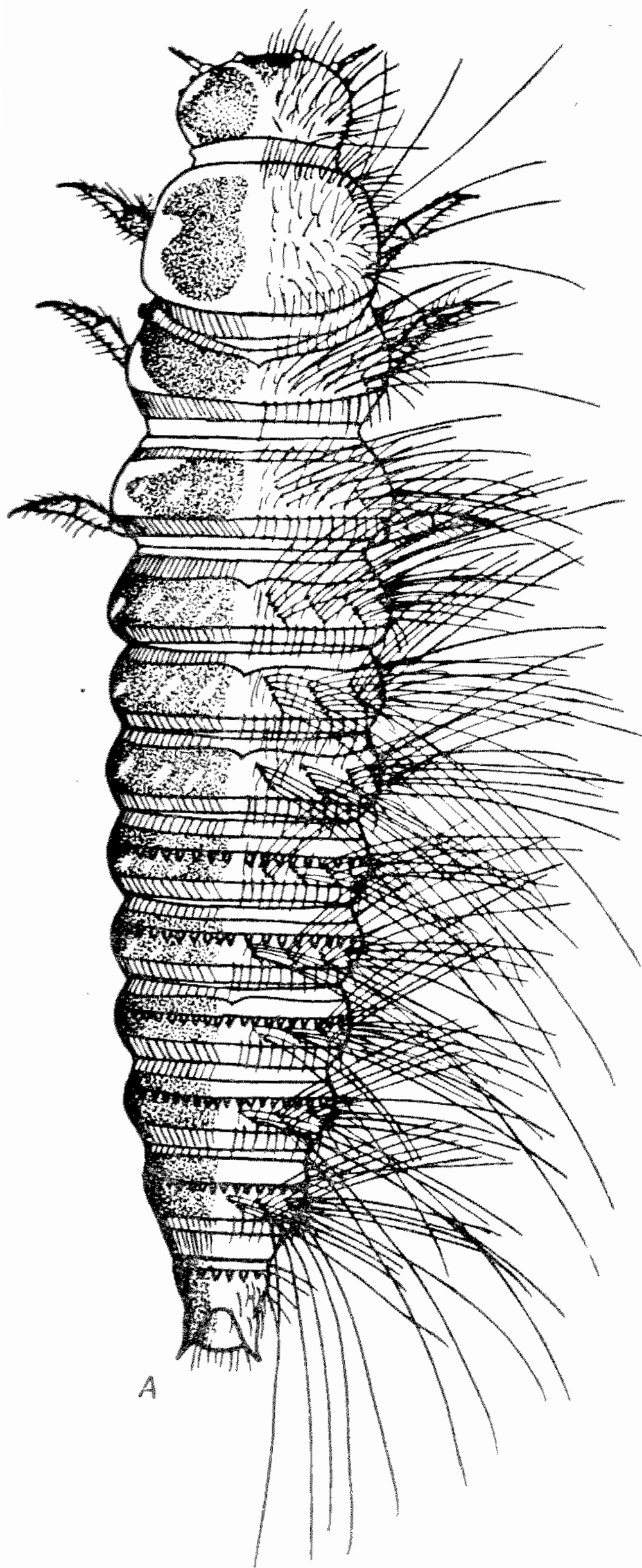
СТРОЕНИЕ ЯЙЦА, ЛИЧИНКИ И КУКОЛКИ

Яйца имеют форму более или менее удлинённых овоидов. Длина превышает ширину в 2—3 раза, но у большинства видов *Attagenus* они почти круглые. Длина яиц колеблется от 0,27 до 2,1 мм, ширина — от 0,08 до 0,8 мм. Их оболочки совершенно прозрачны, поэтому цвет яйца определяется окраской содержимого. На ранних этапах овогенеза они остаются молочно-белыми, затем постепенно желтеют, а в конце развития сквозь оболочку хорошо бывают видны склеротизованные части зародыша. Хорион почти везде гладкий, блестящий. Только на переднем конце часто имеются пучки тонких белых нитей.

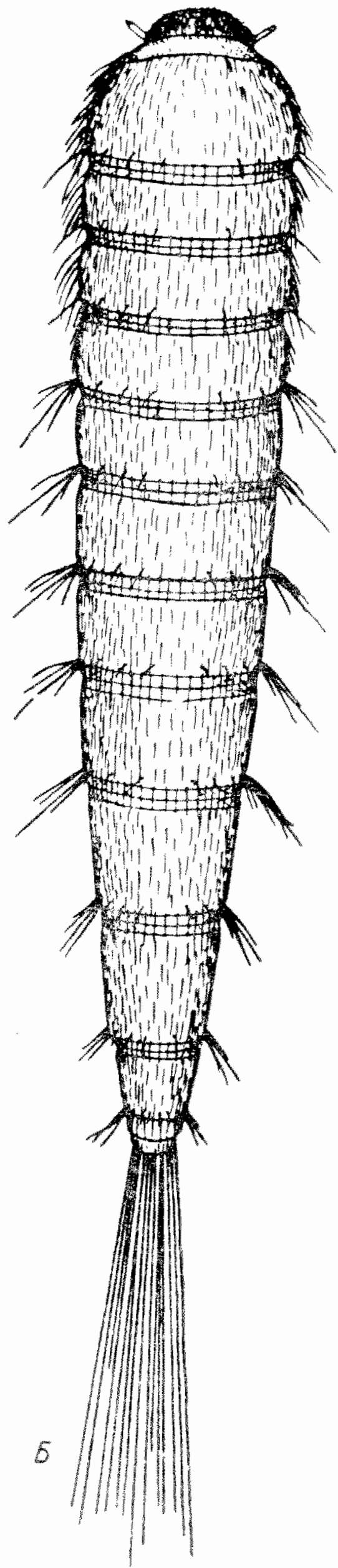
У **личинок** тело овальное, веретеновидное или полуцилиндрическое (рис. 5—6). Верх всегда выпуклый, низ более или менее уплощенный. Длина личинок последнего возраста от 1,5 до 17 мм, ширина — от 0,5 до 5 мм.

У *Thorictodes* склеротизованы только мандибулы, коготки и урогомфы; у всех остальных представителей семейства сильно склеротизованы тергиты, а иногда, в несколько меньшей степени, также стерниты груди и брюшка. Перепончатые участки покровов остаются белыми или слегка желтоватыми, окраска склеритов варьирует от желтой до буро-черной.

Все тело покрыто разнообразными по величине и форме хетами. Они подразделяются на простые, ребристые, колосовидные, стреловидные и чешуевидные (чешуйки) (рис. 7). Первые из них обладают совершенно гладкой поверхностью, у вторых она покрыта продольными ребрышками, а у третьих густо усажена тонкими шипиками. Утолщение апикальной части колосовидных волосков приводит к образованию булаво-



А



Б

Рис. 5. Личинки: А — *Dermestes maculatus* Deg. (по Коршевскому, Коршевский, 1944); Б — *Attagenus fasciolatus* Sols.

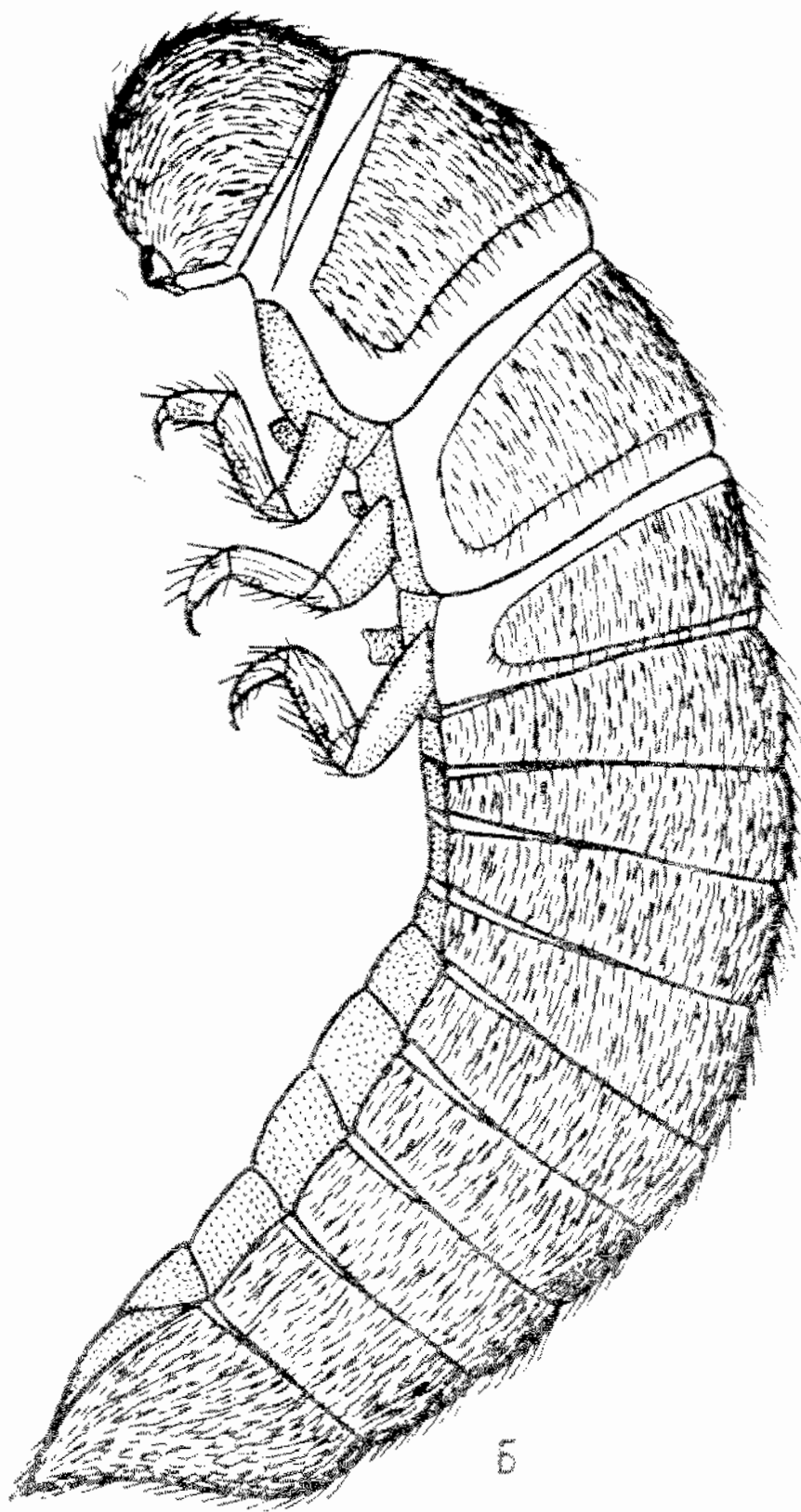
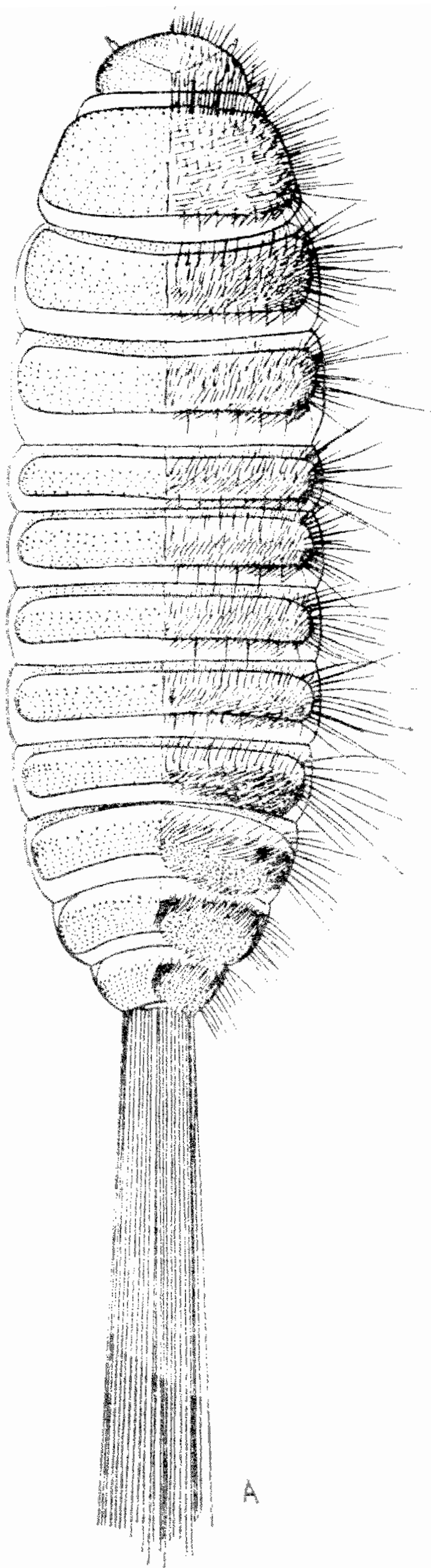


Рис. 6. Личинки: А — *Trogoderma variabile* Ball.; Б — *Orphilus niger* Rossi (по Пуллану, Paulian, 1942)

видных хет. Стреловидные хеты состоят из множества пирамидальных члеников и головки, разделенной глубокими продольными бороздками на 5—6 ребрышек, имеющих в сечении Т-образную форму (рис. 25). Чешуевидные хеты, или чешуйки, могут быть ланцетовидными, листовидными или круглыми. На их поверхности часто заметны продольные ребрышки.

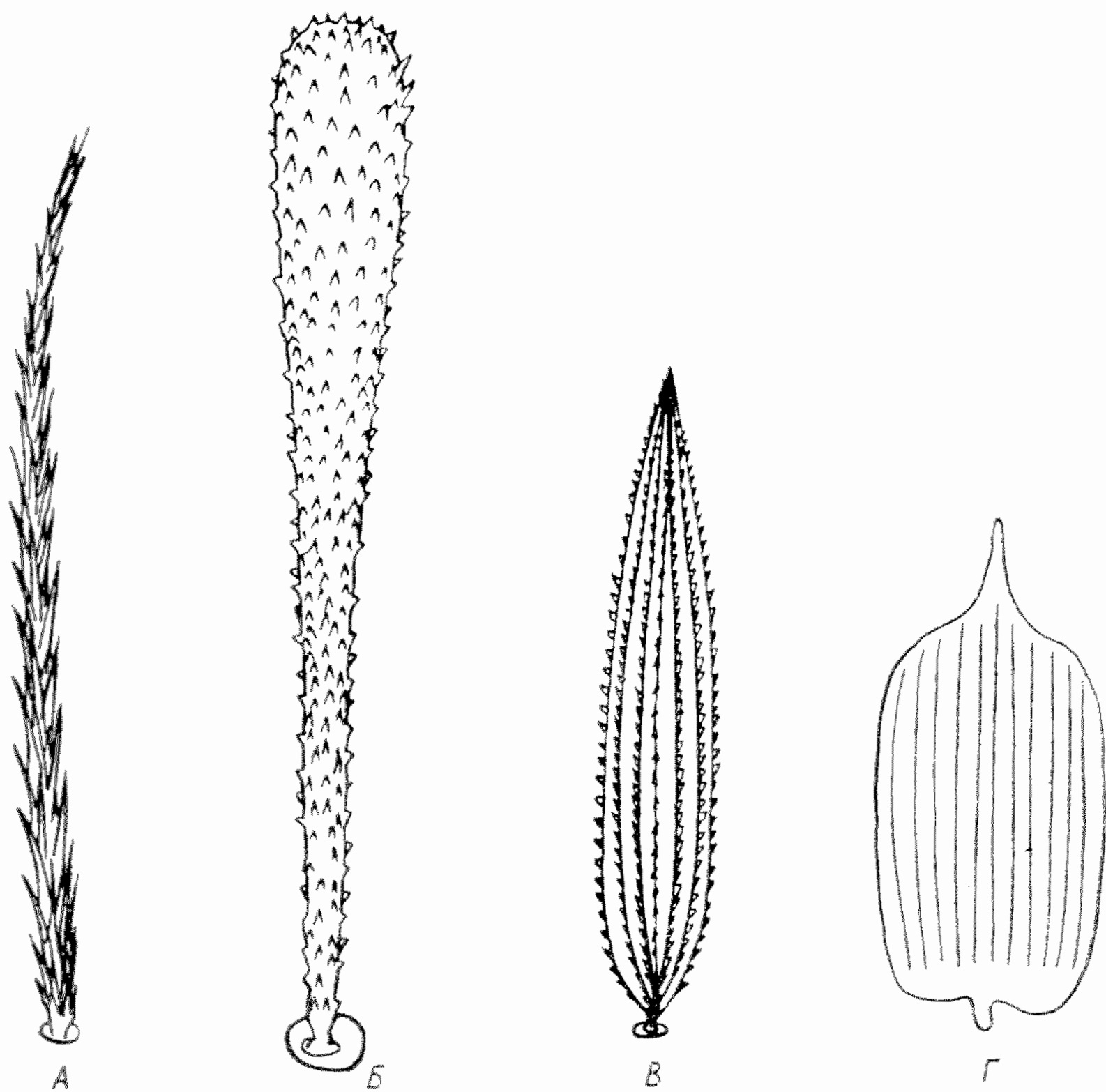


Рис. 7. Хеты личинок: А — колосовидная хета *Dermestes frischii* Kug.; Б — булавовидная хета *Thylodrias contractus* Motsch.; В — ребристая хета *Attagenus quadritinctus* Reitt.; Г — чешуевидная хета *A. pellio* (L.)

Хеты различных типов распределены по поверхности тела неравномерно. Наиболее характерны для личинок кожсеедов колосовидные хеты. Они покрывают все тело, но максимальной длины достигают на тергитах груди и брюшка. У личинок *Thorictodes* и *Orphilus* их целиком замещают простые волоски. Последние встречаются и у других личинок, но здесь они, как правило, сосредоточены на конце брюшка, где образуют длинную кисточку (рис. 5Б). Булавовидные хеты найдены только

у некоторых видов *Trogoderma* и *Thylocladius contractus* Motsch., в обоих случаях они располагаются по краям тергитов. Стреловидные хеты свойственны всем представителям Megatomini⁴. Они всегда локализируются на тергитах груди и брюшка, причем большая их часть собрана в очень плотные пучки или подушечки (рис. 6А). Особенно велики эти скопления на задних сегментах брюшка. В большинстве случаев они совершенно неподвижны, но у личинок *Anthrenus* и *Ctesias* латеральные пучки стреловидных хет расположены на перепончатых участках кутикулы, к которым изнутри подходят специальные мышцы. При их сокращении хеты раздвигаются и образуют с каждой стороны тела по 3—4 веера. Чешуевидные и ребристые хеты характерны для личинок рода *Attagenus*. Первые из них (если они есть) покрывают почти всю поверхность тела, вторые локализируются на голове и по краям тергитов.

Голова гипогнатическая, хорошо заметная сверху. Эпикраниальный шов имеется (только у *Orphilus* он неясный). Эпистомальный и фронтальный швы выражены очень отчетливо. Короткие, 3-члениковые усики прикрепляются у переднего края щек в месте слияния эпистомального и фронтального швов. Вершина их второго членика снабжена небольшим коническим придатком (рис. 24 А, Б). Над основанием усиков расположена группа простых глазков: с каждой стороны по 6 стемм, но у *Thylocladius* их число сокращено до 3, а у *Orphilus* и *Thorictodes* они вообще отсутствуют. Гуларная пластинка отделена швом от субментума у всех представителей семейства, кроме *Dermestes*.

Верхняя губа сочленена с наличником подвижно, ее передний край всегда дуговидно вырезан, а передние углы закруглены. На лаброэпифарингеальном крае расположен поперечный ряд из коротких и часто расширенных хет. Между стержневидными формами сконцентрированы небольшие группы мелких сенсорных папилл (рис. 8А; 24 В, Г).

Мандибулы (рис. 8Б, Г) имеют форму более или менее уплощенных трехгранных пирамид. В подавляющем большинстве случаев они четко разделяются поперечной перетяжкой на слабо склеротизованную базальную и очень сильно склеротизованную апикальную части (рис. 8Г). Резцовый край вогнут и лишен зубцов. Другой тип строения мандибул наблюдается в родах *Dermestes*, *Thorictodes* и *Orphilus*. Здесь степень склеротизации постепенно возрастает от основания к вершинам мандибул, вследствие чего отсутствует граница между их апикальной и базальной частью (рис. 8Б). Кроме того, у личинок *Dermestes* резцовый край снабжен тремя, а у

⁴ Хеты подобного типа найдены также у некоторых Trinodini (Beal, 1959).

Orphilus двумя острыми зубцами. У многих представителей семейства на внутреннем крае мандибул имеется небольшая перепончатая простека. Ее вершина направлена назад и внутрь, а поверхность покрыта мелкими папиллами. Между

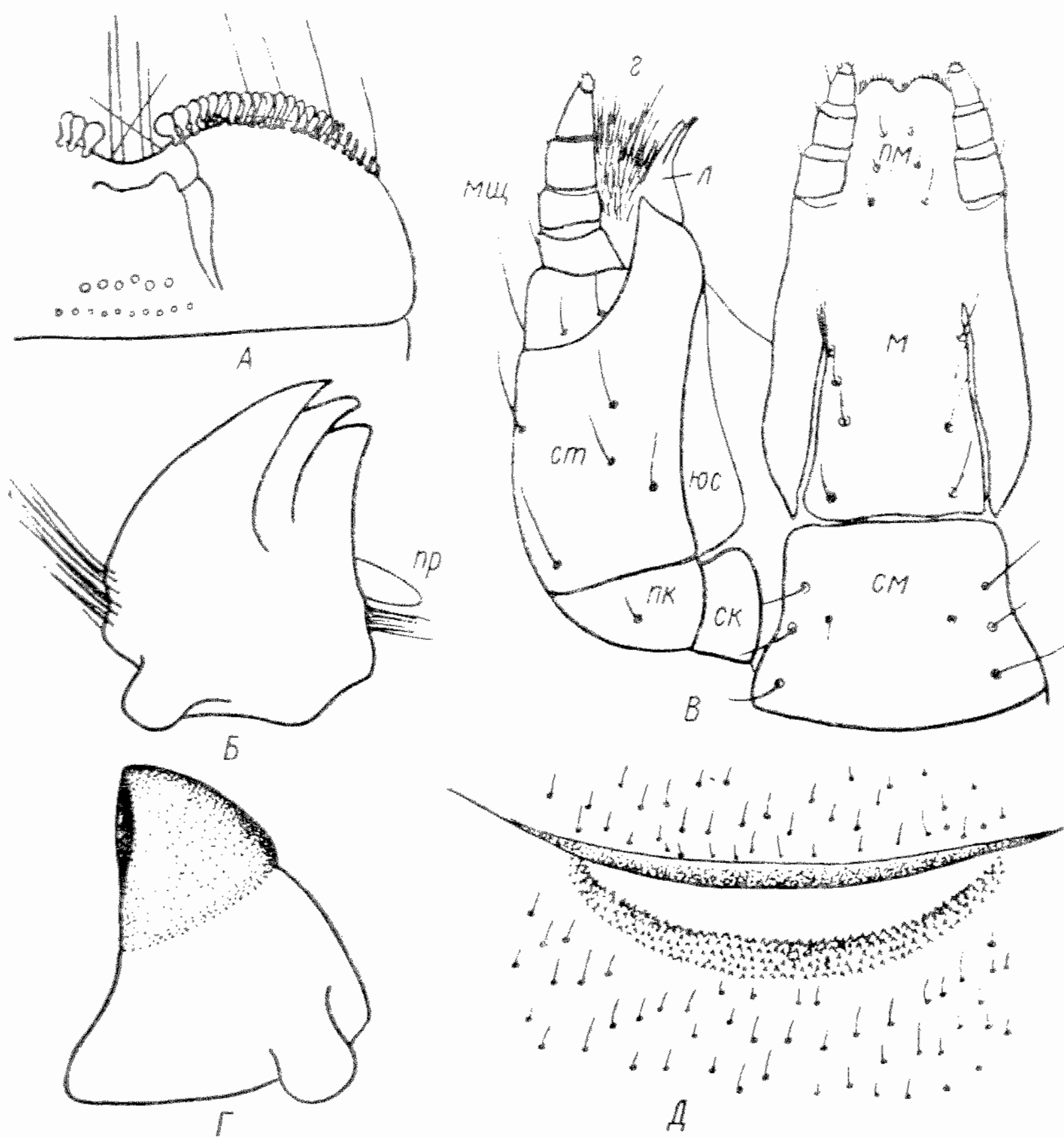


Рис. 8. Детали строения личинок и куколок: А — эпифаринкс, Б — мандибула, В — максилла и нижняя губа *Dermestes dimidiatus* Stev.; Г — мандибула *Thyloedrias contractus* Motsch.; Д — «зажим» куколки *Dermestes sibiricus* Eg. г — галеа, л — лациния, м — ментум, миц — максиллярный щупик, см — субментум, пк — прекардо, пм — прементум, пр — простека, ск — субкардо, ст — стипес, юс — юкстастипес

простекой и основанием мандибулы иногда (*Dermestes*, *Attagenus*) располагается густой пучок волосков. Молярный выступ развит только у личинок *Orphilus*.

Максиллы (рис. 8В) явственно расчленены на 4- или 3-члениковый щупик, кардо, стипес, галею и лацинию. Кардо разделяется продольным швом на две приблизительно равные

части: прекардо и субкардо. Продолжаясь далее на стипес, этот шов отделяет от него узкий треугольный склерит, носящий название юкстастипеса. Некоторые авторы объединяют последний с субкардо и употребляют для них общее название «максиллярной сочленовной области». Галеа представляет собой слабо склеротизованную, мясистую лопасть, ее дистальная часть густо покрыта тонкими щетинками или волосками. Лациния вооружена двумя слившимися у основания крючками и парой толстых щетинок. Только у некоторых видов *Anthrenus* первые отсутствуют.

Нижняя губа (рис. 8B) состоит из 2-члениковых щупиков, прементума, ментума и субментума. Последний в некоторых случаях полностью сливается с гуларной пластинкой. Ментум разделен двумя продольными швами на три части; узкие латеральные склериты носят название параментумов. Прементум склеротизован только по бокам. Его передний край по середине разделен небольшой выемкой на две лопасти.

Переднегрудной сегмент отличается от двух других сегментов груди большими размерами. Ноги состоят из 5 члеников (coxa, trochanter, femur, tibia, tarsungulus), лапка полностью слита с единственным коготком. Многие виды *Attagenus* обладают копательными ногами. Их коготки явственно удлинены, а голени укорочены и покрыты очень длинными и сильными щетинками.

Брюшко состоит из 10 члеников. У большинства видов их величина постепенно уменьшается к заднему концу тела, но у личинок *Ctesias* и *Anthrenus* максимальной ширины достигают средние сегменты (4—5). На дорсальной части грудных и большинства брюшных сегментов имеется явственный анте-костальный шов, отделяющий от тергита узкий и слабо склеротизованный акротергит (рис. 24Д). Стерниты брюшка у личинок кожеедов остаются перепончатыми, только в роде *Dermestes* 9, 10, а иногда и 8-й сегмент склеротизованы целиком⁵. При этом 10-й сегмент снабжен на вершине присоской и превращен в подталкиватель (rugorodium), а 9-й вооружен парой крючковидно изогнутых (реже прямых) урогомф (рис. 5А; 21). Последние есть также и у личинок *Thorictodes*. Во всех остальных случаях 9-й сегмент развит слабо, а 10-й превращен в небольшой перепончатый конус или кольцевидную складку.

Дыхальца овальные, простые (spiracula uniforia). Они располагаются на среднегрудном и первых 8 брюшных сегментах. У *Dermestes* окружающая их кутикула слегка приподнята, вследствие чего края дыхалец лежат на вершинах небольших усеченных конусов.

⁵ Частично склеротизованы стерниты брюшка и груди у личинок некоторых видов *Anthrenus*.

Куколка свободная (*rupe libera*). Длина 1,4—12 мм, ширина 0,6—6 мм.

Вся кутикула, за исключением небольших участков на тергитах брюшка и урогомфах, не склеротизована. Ее поверхность покрыта простыми волосками различной длины. У куколок, остающихся лежать в личиночной шкурке, на медиальных частях тергитов располагаются чрезвычайно густые скопления очень длинных, тонких волосков, к которым иногда пришиваются толстые жесткие щетинки. Остальная часть тела у таких куколок покрыта редкими, короткими волосками или щетинками. У открытых куколок (*Dermestinae*, *Attagenini*) поверхность тела опушена более равномерно. Для *Dermestinae* характерны сравнительно короткие жесткие волоски, сидящие иногда на специальных склеротизованных бугорках. У *Attagenini* преобладают очень длинные тонкие волоски, создающие вокруг куколки мягкую, «войлочную» оболочку.

У многих видов передние и задние края брюшных тергитов посередине дуговидно вырезаны и сильно склеротизованы, а медиальные участки межсегментных перепонки несколько углублены (рис. 8Д). В результате этого при движении брюшка края тергитов могут сходиться и расходиться подобно створкам капкана или зажима. Края этих образований noticeably заострены или зазубрены. При смыкании такого зажима его передняя створка всегда заходит на заднюю⁶. Число и степень развития данных структур находятся в определенной зависимости от способа окукливания личинок. Куколки *Dermestinae* и *Attagenini*, целиком сбрасывающие личиночную шкурку, обладают соответственно 5 или 6 хорошо развитыми зажимами. У куколок *Megatomini* и *Thylodriadini*, остающихся лежать в последней личиночной шкурке, зажимы отсутствуют (*Anthrenus*, *Trinodes* и др.) или их число сокращается до 3 (*Trogoderma*, *Anthrenocerus*).

У куколок *Dermestinae* и *Attagenini* на 9-м тергите брюшка имеется пара более или менее склеротизованных урогомф. В некоторых случаях они почти перпендикулярны к поверхности тела, в других — образуют с ней небольшой угол, в третьих — лежат в одной плоскости с последними тергитами. Как правило, эти образования крючковидно изогнуты, но у некоторых видов *Dermestes* они почти совершенно прямые. У куколок, защищенных личиночной шкуркой, урогомфы отсутствуют.

РАЗВИТИЕ

Самки откладывают яйца небольшими порциями в щели или на поверхность пищи. В момент откладки яйца покрыты

⁶ О функциях этих структур см. стр. 31.

клейкой жидкостью, но она не способствует прочному прикреплению их к субстрату. Продолжительность инкубационного периода зависит от температуры и может колебаться от 2 до 55 суток.

Личинки начинают питаться вскоре после выхода из яйца. Общая продолжительность их развития и число линек зависят от качества пищи и температуры. При оптимальных условиях личинки линяют 5—7 раз (у самок часто наблюдается дополнительная линька) с интервалом 4—9 дней. Вес личинок по мере роста быстро увеличивается, но за 5—10 дней до окукливания они перестают питаться, и их вес снижается на 15—25% (у некоторых видов *Dermestes* на 50%) (Knoche, 1960). Последний личиночный возраст, включающий пренимфальный период, длится около 2—3 недель. Ухудшение условий приводит к удлинению сроков развития и увеличению числа линек.

Почти все виды Megatominae могут при неблагоприятных условиях в течение длительного времени находиться в состоянии покоя. Особенно четко это явление выражено у видов из родов *Trogoderma* и *Thylodrias*, личинки которых впадают в особое состояние, называемое некоторыми авторами «факультативной диапаузой»⁷ (Burges, 1959). Наступление такой диапаузы вызывается снижением температуры и влажности за пределы оптимума или чрезмерным повышением влажности, уменьшением количества или ухудшением качества пищи, а также увеличением плотности микропопуляций (Burges, 1961, 1963). При наличии пищи диапаузирующие личинки достигают максимального веса, но не окукливаются, а продолжают линять, сохраняя постоянные размеры. Голодание приводит к ретрогрессивному метаморфозу — линькам, сопровождающимся уменьшением веса тела. Продолжительность этого процесса иногда измеряется годами (3—4 года). После устранения факторов, вызвавших диапаузу, личинки возвращаются к нормальной жизнедеятельности и вскоре окукливаются.

Перед окукливанием личинки *Dermestes* выкапывают в почве или выгрызают в плотном субстрате ход (длиной 5—10 см), заканчивающийся небольшой камерой. Другие кожееды окукливаются в щелях и полостях того субстрата, в котором протекает их развитие. У *Dermestini* и *Attagenini* последняя личиночная шкурка сбрасывается полностью, а у *Thylodriadini* и *Megatomini* она только лопается по шву, образуя вокруг куколки защитный чехлик. Продолжительность фазы куколки от 4 до 20 суток. Молодые жуки в течение нескольких дней остаются лежать в куколочной камере (*Dermestes*) или в последней личиночной шкурке.

⁷ Диапаузирующие личинки могут периодически питаться и передвигаться.

У *Dermestini* имагинальная фаза длится значительно дольше личиночной. Половые продукты созревают постепенно, яйца откладываются многократно в течение продолжительного периода (1—2 месяца и больше). При оптимальных условиях самки откладывают несколько сот яиц (до 940). У *Megatominae* половые продукты созревают одновременно в течение фазы куколки (у афагов) или дозревают при доплатнительном питании на цветах. Все яйца откладываются самкой за 2—10 дней, после чего жуки отмирают. Обычно самка откладывает менее 100 яиц (как исключение 120—140).

Самки некоторых кожеедов выделяют вещества, привлекающие самцов (и в несколько меньшей степени самок). Половые аттрактанты найдены у *Attagenus unicolor* (Brahm), *Trogoderma granarium* Everts, *T. inclusum* Lec., *T. variabile* Ball., *T. simplex* Jay., *T. sternale* Jay., *T. glabrum* (Herbst.) (Bar Ilan et al., 1965; Burkholder, Dicke, 1966; Silverstein et al., 1967; Rodin et al., 1969; Stanić et al., 1970; Vick et al., 1970). Для откладки яиц достаточно одной копуляции, но при высокой численности жуков в микробiotопе самки могут копулировать неоднократно.

Большинство кожеедов имеет однолетнюю генерацию. В южных районах нашей страны некоторые виды дают 2 поколения в год, а у отдельных представителей *Megatomini* даже при благоприятных условиях развитие длится не менее 2 лет. У *Dermestini* зимуют жуки, причем виды подрода *Dermestes* s. str. обладают стойкой имагинальной диапаузой. У *Megatomini* зимовка протекает в фазе личинки или имаго.

В лабораторных условиях цикл развития (от яйца до имаго) занимает у большинства видов 2—3 месяца. Минимальные из известных сроков развития не превышают 30—32 дней (*Trogoderma*, *Dermestes*). В отапливаемых помещениях многие виды кожеедов развиваются без диапаузы и дают от 1 до 4 поколений в год.

Некоторые данные о влиянии на развитие кожеедов абиотических факторов среды изложены в следующем разделе и при описании биологии отдельных видов.

ЭКОЛОГИЯ

Кожееды населяют все географические зоны, кроме тундры, но наибольшей численности и видового разнообразия достигают в районах с сухим и жарким климатом — в пустынях и полупустынях. В лесах умеренной зоны они представлены сравнительно небольшим числом видов, а в тропических лесах почти полностью отсутствуют. Многие виды приурочены к горным ландшафтам, но, как правило, населяют только те горы, которые расположены южнее 50° с. ш.

В пределах каждой географической зоны кожееды распределяются неравномерно. В лесах они предпочитают открытые или разреженные, хорошо прогреваемые солнцем участки. В степной зоне большинство видов концентрируется в местах, благоприятных для гнездования птиц и перепончатокрылых насекомых, — в балках, по берегам рек, на сопках и т. п. Эта закономерность хорошо прослеживается и в полупустынях, но особенно резко она проявляется в зоне пустынь. Здесь на обширных пространствах равнин встречаются только 1—2 вида некробионтов из рода *Dermestes*, в то время как на участках, занятых останцами, обрывами или развалинами, попадает от 10 до 20 видов кожеедов, относящихся к 5—6 родам. В горных районах основная масса этих жуков сосредоточивается в полосе предгорий: в зоне от 1000 до 2000 м они встречаются значительно реже, а высоты 3000 м достигают только 2 или 3 вида.

Характер распределения кожеедов в различных биотопах в значительной мере определяется особенностями их популяций. В этом отношении все виды *Dermestidae* могут быть разделены на 2 группы. Подавляющее большинство кожеедов развивается в ограниченных скоплениях веществ животного происхождения, поэтому их популяции оказываются расчлененными на дискретные микропопуляции (Беклемишев, 1959). Вместе с тем нами было показано (Жантiev, 1963в), что некоторые виды *Dermestes* образуют истинные популяции, так как их имаго и личинки проводят всю жизнь на поверхности почвы, где они питаются мелкими трупами (преимущественно беспозвоночных животных).

Представители первой группы развиваются практически в любых местах, где имеются скопления веществ животного происхождения. Многие виды *Dermestes* относятся к категории некробионтов. Все их развитие протекает на открыто лежащих трупах птиц, рептилий или млекопитающих. Несколько видов этого рода питаются трупами рыб и амфибий на берегах водоемов. Другие представители *Dermestes* обитают в гнездах птиц, где кроме них развиваются также многие виды *Anthrenus* и *Attagenus*. Часть видов последнего рода относится к группе ботробионтов. Некоторые из них выплаживаются в норах птиц и хищных млекопитающих, другие приспособились к существованию в норах грызунов.

Очень многие представители семейства так или иначе связаны с насекомыми и отчасти с пауками. Значительная группа видов входит в число симбионтов⁸ различных *Hymenoptera*. Некоторые из них развиваются в гнездах шмелей (*Dermestes*), другие обитают в норах и гнездах пчел и ос

⁸ Термин симбиоз употребляется нами в широком смысле (Павловский, 1946).

(*Trogoderma*), третьи являются специализированными мирмекофилами (*Mirmecanthrenus*). Часть видов приспособилась к существованию в гнездах пауков (*Trinodes*) и оотеках богомолов (*Orphinus*, *Thaumaglossa*).

Помимо этих симбионтов среди кожеедов есть также виды, питающиеся трупами насекомых, но ведущие свободный образ жизни. Большинство из них развивается в дуплах и под корой деревьев (*Megaloma*, *Globicornis*, *Ctesias*), а некоторые мелкие виды обитают в ветвях кустарников и крупных травянистых растениях (Жантнев, 1960б, 1963в). Кроме того, кожееды из родов *Anthrenus* и *Attagenus* заселяют всевозможные полости и трещины в обрывах и скалах, где скапливаются трупы насекомых, пауков и других членистоногих.

Во всех перечисленных микробитопах личинки большинства кожеедов держатся на поверхности или в щелях субстрата. Исключение из общего правила составляют только личинки *Attagenus*. Во время наблюдений, проводившихся в Средней Азии и Закавказье, было установлено (Жантнев, 1963в), что личинки этого рода обитают в толще сыпучих веществ (песка, лёссовой пыли и т. п.) и по существу ведут роющий образ жизни. Кроме них в почву зарываются также личинки *Dermestes*, но они делают это только перед окукливанием.

В личиночной фазе все представители семейства Dermestidae питаются сухими или подсыхающими субстратами, богатыми белками животного (как исключение растительного) происхождения. Некробионты из рода *Dermestes* развиваются за счет тканей трупов позвоночных животных. Некоторые виды *Dermestes*, выделяемые нами в группу герпетобионтов (Жантнев, 1963в), питаются трупами беспозвоночных и очень мелких позвоночных животных на поверхности почвы. Нидиколы из этого же рода питаются трупами птенцов и остатками приносимой в гнездо пищи. Другие нидиколы (*Anthrenus* и *Attagenus*) являются высоко специализированными кератофагами. Их пища состоит почти исключительно из кератинсодержащих веществ — шерсти, перьев и ороговевшего эпидермиса кожи. К кератофагам относятся также ботробионты из рода *Attagenus*. В фазе личинки все они развиваются за счет личинной шерсти своих хозяев (в норах грызунов) и остатков их пищи (в норах хищников). Кожееды, живущие в гнездах перепончатокрылых и пауков, а также все дендробионты, питаются сухими трупами насекомых и некоторых других членистоногих животных.

Отклонение от этой пищевой специализации наблюдается только в роде *Trogoderma*. Проведенные нами наблюдения (Жантнев, 1963в) показали, что личинки этого рода питаются в гнездах одиночных пчел не только трупами своих хозяев, но и подсыхшим медвяным тестом, т. е. веществами растительного происхождения. Причем в большинстве случаев

кожееды сами вскрывают ячейки гнезд, что вызывает гибель хозяев и высыхание запасов. В результате лабораторных опытов было установлено, что виды *Trogoderma* могут полностью завершать цикл развития, питаясь исключительно смесью перги и меда (Жантнев, 1963в).

В имагинальной фазе многие кожееды питаются теми же веществами, на которых развиваются их личинки (*Dermestes*, *Thorictodes*), другие принадлежат к группе антофагов, третьи являются афагами. Две последние группы связаны рядом переходов, так как несколько видов могут рассматриваться как факультативные афаги.

Все представители семейства относятся к категории ксерофилов, однако потребность в воде выражена у разных видов далеко не в равной степени. Кожееды родов *Dermestes* и *Thorictodes* могут нормально развиваться только на тех субстратах, влажность которых превышает 15%. Все же остальные виды, и особенно кератофаги, использующие метаболическую воду⁹, питаются в природе веществами, содержащими менее 8—12% воды. По этому показателю все кожееды распадаются на две группы, но в пределах каждой из них в свою очередь могут быть выделены более или менее ксерофильные виды.

Исследование гигропреферендума жуков и личинок трех видов кожеедов показало, что *Trogoderma granarium* Everts и *Anthrenus verbasci* (L.) предпочитают минимальную (в условиях опыта) (Yipou, Shulov, 1967; Blake, 1970), а *Dermestes maculatus* Deg. — максимальную (выше 45%) влажность воздуха (Toye, 1970). Влияние влажности воздуха на развитие кожеедов в лабораторных условиях изучено пока только у нескольких видов *Dermestes*, *Trogoderma* и *Anthrenus*. Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы.

Видам рода *Dermestes* для нормального развития необходима относительная влажность воздуха, превышающая 40% (Howe, 1953), в то время как представители *Trogoderma* могут развиваться даже при 25%-ной влажности (Hadaaway, 1956). Изменение влажности воздуха не влияет на продолжительность инкубационного периода и развитие куколок, но оказывает некоторое воздействие на плодовитость, продолжительность жизни имаго и развитие личинок. Так, у видов *Trogoderma* повышение влажности воздуха (при постоянной температуре) увеличивает период яйцекладки, удлиняет время жизни имаго и несколько увеличивает число откладываемых яиц (Hadaaway, 1956). У всех изученных видов понижение влажности вызывало удлинение периода развития личинок

⁹ При переваривании кератина образование каждой молекулы цистина сопровождается выделением одной молекулы воды (Hinton, 1953).

и даже увеличение числа линек (Bellemaire, Brunelle, 1950; Howe, 1953; Hadaway, 1956).

К сожалению, во всех перечисленных работах влияние относительной влажности воздуха на развитие личинок и жуков невозможно было отделить от влияния существенных изменений влажности пищи. По мнению Хэдвэя (Hadaway, 1956), именно последний фактор, а не сама по себе относительная влажность воздуха оказывает воздействие на развитие личинок и жизнедеятельность имаго.

В природе влияние влажности на развитие кожеедов специально никем не изучалось. Наши собственные наблюдения, проводившиеся в различных зонах Советского Союза, дают основание считать, что влажность воздуха и атмосферные осадки оказывают значительное воздействие на жизнедеятельность кожеедов не столько прямым, сколько косвенным путем, регулируя размножение их мезофильных и гигрофильных конкурентов (стр. 29, 30). Эта закономерность особенно наглядно проявляется в степной и лесной зоне, а также в горах. В пустынях влияние метеорологических условий на жизнедеятельность кожеедов выражено менее отчетливо, так как там в течение большей части года стоит благоприятная для их развития сухая и жаркая погода.

Температурный оптимум у большинства изученных в этом отношении видов лежит в области 20—30°, но максимальная скорость развития наблюдается при 33—35°. Минимальные температуры, при которых возможно развитие, колеблются от 10 до 20°, максимальные — приближаются к 40—42°. Изменения температуры оказывают влияние на все стороны онтогенеза кожеедов. Снижение температуры за пределы оптимума вызывает удлинение жизни имаго и периода яйцекладки, уменьшение плодовитости и удлинение развития яиц, личинок и куколок. При температурах, лежащих выше оптимума, сокращается продолжительность жизни имаго и периода яйцекладки, уменьшается плодовитость самок, а также в известных пределах ускоряется развитие яиц, личинок и куколок. Кроме того, имеются данные, показывающие, что увеличение температуры вызывает у некоторых видов сокращение числа линек (Bellemaire, Brunelle, 1950) и изменение соотношения полов (Hadaway, 1956).

Подавляющее большинство кожеедов летают в дневные часы, но среди них есть и сумеречные формы (например, *Dermestes bicolor* F., *Egidyella prophetea* Reitt. и др.). У личинок наблюдается круглосуточная активность.

Реакция на свет зависит от фазы развития и физиологического состояния. Личинки, как правило, отрицательно фототаксичны, хотя в затененных местах они иногда ползают и по освещенным поверхностям. У имаго дневных видов отношение к свету меняется в течение суток и на протяжении их жиз-

ни. Днем они предпочитают освещенные места, а ночью затемненные (при возможности выбора). Только что вышедшие из куколок жуки всегда отрицательно фототаксичны, затем в период питания и расселения реакция на свет становится положительной, а во время яйцекладки у самок вновь может меняться на отрицательную. У кожеедов, летающих в сумерках или ночью, наблюдается отрицательный фототаксис, но в период спаривания и яйцекладки у некоторых видов реакция на свет становится положительной (Kreyenberg, 1928). По нашим наблюдениям, некоторые дневные виды, зимующие в имагинальной фазе, после выхода из куколки в течение 2—3 месяцев до наступления холодов остаются отрицательно фототаксичными, а весной начинают положительно реагировать на свет.

По данным Блейка (Blake, 1960, 1963), длина светового дня влияет на наступление диапаузы у *Anthrenus verbasci* (L.). Это дает основание думать, что фотопериодическая реакция может быть обнаружена и у других представителей семейства.

Связи кожеедов с другими животными многообразны и порой довольно сложны. Как ранее отмечалось, многие виды являются симбионтами млекопитающих, птиц, насекомых и пауков. Развиваясь в гнездах и норах различных животных, эти жуки обычно играют роль сапрофагов и поэтому должны быть отнесены к категории синойков. Так обстоит дело с нидиколами и ботробрионтами из родов *Attagenus* и *Anthrenus*, однако развивающиеся в гнездах птиц виды *Dermestes* иногда нападают на птенцов и таким образом переходят от сапрофагии к хищничеству. Не менее агрессивно ведут себя в гнездах пчел личинки *Trogoderma*. Как уже сообщалось, они активно прогрызают в гнездах отверстия, что приводит к гибели личинок пчел и высыханию их запасов. По свидетельству некоторых авторов (Hinton, 1943, 1945; и др.), в гнездах пауков личинки кожеедов проникают в коконы и выедают там яйца или нимф. Хорошо известны также случаи нападения кожеедов на кладки бабочек (Воронцов, 1950; Lepiney, 1933; и др.). По нашим наблюдениям, в пустынях некоторые некробионты из рода *Dermestes* поедают на трупах яйца и молодых личинок двукрылых (Жантнев, 1963в).

Перечисленные факты свидетельствуют о том, что кожееды могут питаться не только мертвыми, но и живыми тканями животных. По этой причине их, конечно, нельзя относить к категории паразитов или хищников, так как описанные явления носят факультативный характер и вызываются неблагоприятными условиями среды. Однако в целом следует признать, что кожееды в ряде случаев могут причинять своим хозяевам, а также некоторым другим животным существенный вред.

К пищевым конкурентам кожеедов относятся фактически все насекомые, развивающиеся за счет веществ животного происхождения (за исключением копрофагов). Наиболее существенными из них являются личинки двукрылых из семейств Sarcophagidae и Calliphoridae, некоторые виды Silphidae и моли семейства Tineidae (подсем. Tineinae). На взаимоотношения кожеедов с их конкурентами огромное влияние оказывает влажность пищевого субстрата. Так как во всех биотопах кожееды являются наиболее ксерофильными потребителями остатков животного происхождения, то любые условия, способствующие высыханию этих веществ, благоприятствуют кожеедам в их конкуренции с мезофильными и гигрофильными насекомыми. Наоборот, повышение влажности субстрата дает преимущество конкурентам кожеедов.

Особенно наглядно эти отношения проявляются в микробиоценозах¹⁰ некробионтов (Жантiev, 1960б, 1963в). Здесь основные конкуренты кожеедов — личинки двукрылых из семейства Sarcophagidae и Calliphoridae. Их развитие протекает на первых стадиях разложения трупа, а кожееды образуют второе и последнее звено в микросукцессии¹⁰ некробионтов. Поэтому полнота и продолжительность использования пищевого субстрата двукрылыми непосредственно отражаются на условиях развития кожеедов. Численность тех и других находится в некотором динамическом равновесии, испытывающем заметное влияние со стороны климатических и местных условий. Жаркая, сухая и ветреная погода, песчаная почва и открытое положение трупа сокращают время его высыхания и тем самым сдвигают равновесие в пользу ксерофилов, т. е. кожеедов. Наоборот, увеличение осадков и влажности воздуха замедляет высыхание пищевого субстрата, удлиняет время пребывания на нем личинок мух, увеличивает их численность и одновременно сокращает запасы пищи, необходимой для развития кожеедов, что неизбежно приводит к снижению численности последних.

Эти особенности экологии некробионтных кожеедов делают понятным приуроченность их к открытым пространствам и малочисленность в зоне лесов. Под пологом леса влажность всегда выше, чем на открытых местах, а ветер значительно ослаблен. При этих условиях трупы животных целиком уничтожаются мухами и разлагаются гнилостными бактериями, так что необходимые для развития кожеедов сухие остатки трупов в лесах почти никогда не встречаются. Напротив, в степях роль кожеедов в истреблении падали заметно возрастает, а в пустынях, где высыхание трупов идет настолько быстро, что они частично или полностью мумифицируются, все виды

¹⁰ Термин Беклемишева (1959).

Dermestes занимают доминирующее положение среди других некробионтов.

Приблизительно такое же воздействие оказывают климатические и местные условия на развитие кожеедов, питающихся мертвыми насекомыми и кератинсодержащими веществами. Во влажной среде трупы насекомых, благодаря небольшим размерам, быстро подвергаются бактериальному разложению или уничтожаются всевозможными гигрофильными сапрофагами. Кератин при повышенной влажности также разлагается некоторыми грибами и бактериями. Сколько-нибудь продолжительное сохранение таких субстратов в природе возможно только в случае их быстрого высыхания. Поэтому все те условия, которые ускоряют этот процесс, способствуют накоплению необходимых для кожеедов пищевых веществ и, следовательно, благоприятствуют им в конкуренции с другими организмами.

К числу хищников, питающихся кожеедами, следует отнести пауков, муравьев, некоторые виды *Saprinus* (Histeridae), *Necrobia* (Cleridae) и несколько некробионтных видов Staphylinidae. Паразиты кожеедов изучены еще очень слабо. Небольшая сводка по этому вопросу была дана Хинтоном (Hinton, 1945). У кожеедов найден 1 вид патогенных бактерий (*Nosema bombycis* Nag.), 1 вид грибов (*Beauveria bassiana*) (Charles, 1941, цит. по Beal, 1970), 4 вида грегариин из родов *Pyxinia* и *Actinocephalus*, 1 вид кокцидий из рода *Adelina* (Loscchiavo, 1969) и 3 вида гельминтов. Для последних имаго и личинки *Dermestes* служат промежуточными хозяевами. Список паразитирующих на кожеедах насекомых включает пока только 8 видов. Все они за исключением одной тахины (*Mydaea uliginosa* Fall.) принадлежат к семействам Ichneumonidae и Bethyilidae (роды *Hemiteles*, *Laelius* и *Scleroderma*). Кроме того, на многих некробионтных видах *Dermestes* формируют гамазовые и акароидные клещи. При повышенной влажности субстрата они иногда скапливаются на теле кожеедов в таких количествах, что жуки и личинки теряют подвижность и в конце концов погибают.

Наши наблюдения и анализ литературных данных свидетельствуют о том, что кожееды редко заражаются паразитическими насекомыми и сравнительно мало страдают от нападения хищников. Этому помимо прочих причин в немалой степени способствуют хорошо развитые защитные приспособления. Из них наибольшее значение, по-видимому, имеют 3 комплекса защитных средств: специализированные хеты личинок, защитная окраска жуков и высокая подвижность личинок.

Как ранее отмечалось, в личиночной фазе почти все кожееды ведут скрытный образ жизни, причем большинство из них держится во всевозможных полостях и щелях на поверх-

ности субстрата, а личинки рода *Attagenus* обитают в толще сыпучих веществ. В соответствии с этим личинки всех родов, кроме *Attagenus*, покрыты стреловидными или колосовидными хетами, представляющими собой эффективное средство защиты от врагов. Проведенные нами опыты показали, что специализированные хеты личинок не могут прокалывать даже слабо склеротизованную кутикулу насекомых или пауков, но благодаря своей структуре (стр. 17) они обладают способностью проникать в места сочленения склеритов и при движении последних, по-видимому, могут вызывать сильное раздражение в сочленовных мембранах. В результате этого хищник совершенно теряет способность нормально передвигаться и питаться. Особенно заметные последствия дает попадание стреловидных хет в ротовую полость насекомых. Как показали вскрытия, эти волоски не только забивают все щели между ротовыми органами, но проникают также в глотку и передние отделы кишечника. В отличие от других кожеедов личинки *Attagenus* не нуждаются в описанных приспособлениях, так как они хорошо защищены тем субстратом, в котором обитают. Их тело покрыто преимущественно прилегающими хетами, облегчающими скольжение в сыпучих веществах.

Интересными защитными приспособлениями обладают куколки кожеедов. Некоторые из них остаются лежать в последней личиночной шкурке под защитой все тех же специализированных хет. Другие снабжены на спинной стороне склеротизованными зажимами. По наблюдению Хинтона (Hinton, 1946), эти образования рефлекторно сжимаются и отсекают конечности насекомых или клещей, попавшие между их створками.

В имагинальной фазе большинство кожеедов обладает криптоической окраской. У скрытоживущих видов преобладают темные, одноцветные тона; антофильные жуки, наоборот, покрыты разноцветными чешуйками или волосками, образующими довольно пестрый рисунок. Наряду с этим некоторые виды кожеедов дают примеры расчленяющей окраски. Их тело сверху окрашено в какой-нибудь темный цвет, на фоне которого резко выделяется белое пятно или очень широкая белая перевязь. Интересно, что такой тип окраски иногда характерен не только для верхней, но и для нижней стороны тела имаго. В этих случаях грудь бывает покрыта темными волосками, а все брюшко (за исключением черных пятен по краям стернитов) — белыми волосками (многие виды *Dermestes*). Целесообразность подобной окраски объясняется тем, что эти жуки при малейшей опасности переворачиваются на спину. Этот маневр, по-видимому, должен дезориентировать хищника, так как перед ним внезапно вместо движущегося темного жука оказывается неподвижное белое пятно с изорванными краями.

Личинки большинства кожеедов чрезвычайно подвижны. В сочетании со скрытым образом жизни эта особенность их поведения сама по себе является эффективным защитным приспособлением¹¹. У имаго почти всех видов хорошо развит танаторефлекс.

Влияние различных факторов среды на численность кожеедов в природе специально никем не изучалось, однако анализ наших полевых наблюдений и некоторых экспериментальных данных, а также опыт содержания многих видов в культурах дает основания думать, что ведущее положение в этом отношении занимает пищевой фактор и метеорологические условия. Паразиты и хищники влияют на численность кожеедов слабо, поэтому возможности их размножения практически ограничиваются только количеством имеющейся в природе пищи.

Метеорологические факторы, по-видимому, влияют на численность *Dermestidae* не столько прямым, сколько косвенным путем, изменяя численность их более влаголюбивых конкурентов. Таким образом, действия двух ведущих факторов среды, регулирующих размножение этих жуков, тесно связаны между собой.

Различные виды кожеедов по-разному реагируют на ухудшение условий существования. Представители рода *Dermestes* при сокращении пищевых запасов и понижении влажности переходят к каннибализму. В результате этого численность микропопуляции снижается, но какая-то часть личинок обязательно заканчивает свое развитие. У других кожеедов такая регуляция численности микропопуляций отсутствует (поэтому в культурах у них не удается вызвать каннибализм), но они могут переживать неблагоприятный период в состоянии факультативной диапаузы.

На распространение и размножение кожеедов значительное влияние оказывают не только естественные, но и антропогенные факторы. Подробно этот вопрос будет рассмотрен в следующем разделе, здесь же мы только отметим, что очень многие виды кожеедов имеют тенденцию к концентрации в населенных пунктах и переходу к синантропному образу жизни.

ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

ВИДОВОЙ СОСТАВ ВРЕДИТЕЛЕЙ И ХАРАКТЕР ПОВРЕЖДЕНИЙ

Многие кожееды являются вредителями всевозможных продуктов и материалов животного и растительного проис-

¹¹ Как известно, скрытоживущие, но малоподвижные насекомые сильно заражаются наездниками.

хождения. Особенно часто они повреждают кожи и кожевенное сырье, меха, перо, шерсть и шерстяные изделия, мясо и мясные продукты, сыр, сухое молоко, сушеную и копченую рыбу, клей, музейные экспонаты, зоологические и энтомологические коллекции, гербарии, переплеты книг, а также копру, зерно и некоторые зерновые продукты. Размножаясь в запасах тех или иных веществ, кожееды выгрызают в них многочисленные ходы и отверстия, загрязняют своими шкурками, трупами и экскрементами и тем самым очень быстро приводят их в полную негодность.

Кроме того, личинки многих видов *Dermestes* очень часто повреждают материалы и предметы, которыми они не питаются, а используют как субстрат для построения куколочной камеры. Перед окукливанием личинки покидают те вещества, в которых протекало их развитие, и вгрызаются в любые находящиеся поблизости предметы. Особенно часто от этого страдают стены зданий, в которых хранятся или перерабатываются продукты животного происхождения (мясокомбинаты, колбасные фабрики, склады и т. п.), и транспорт, регулярно использующийся для их перевозки. В литературе имеются многочисленные сообщения о повреждении кожеедами таких материалов, как асбест, картон, хлопок, хлопчатобумажные и синтетические ткани, лен, пластмассы, табачные изделия, телефонные кабели и т. п.

Другая область хозяйства, в которой очень остро стоит вопрос о борьбе с вредителями из семейства *Dermestidae*, — шелководство. В шелководческих предприятиях кожееды уничтожают грену и сильно повреждают коконы тутового шелкопряда. Обычно их личинки питаются погибшими или больными куколками *Bombyx mori* (L.), но довольно часто они нападают и на здоровых особей. В обоих случаях коконы приходится выбраковывать, так как, прогрызая в них отверстия, кожееды делают их непригодными для размотки. Не исключена также возможность участия среднеазиатских и закавказских видов *Dermestidae* в распространении болезней тутового шелкопряда. В этом отношении большой интерес представляют сообщения о том, что в Италии *Dermestes maculatus* Deg. и *D. lardarius* L. являются переносчиками возбудителя пембрины (*Nosema bombycis* Näg.) (Verson, 1872; Candura, 1931).

К сожалению, до сих пор остается не изученным эпидемиологическое значение кожеедов в нашей стране. Между тем многие некробионтные виды *Dermestes* могут легко переходить с трупов погибших от эпизоотий животных на пищевые запасы и переносить возбудителей заболеваний. Реальность такого пути распространения некоторых болезней подтверждается данными Хайма и Пруста (Heim, 1894; Proust, 1894, цит. по Heim, 1915), которым удалось обнаружить споры сибирской язвы на теле и в экскрементах трех видов кожеедов. Есть так-

же основания предполагать, что кожееды нашей фауны могут служить промежуточными хозяевами гельминтов. Исследованиями зарубежных авторов доказано, что некоторые виды *Dermestes* являются промежуточными хозяевами нематод и лентецов (Vacigalupo, 1929, 1938, цит. по Hinton, 1945; Oldham, 1938; Alicata, 1938, 1940).

Наконец, необходимо отметить, что личинки двух видов *Dermestes*—*D. lardarius* L. и *D. bicolor* F. иногда причиняют значительный ущерб в птицеводческих хозяйствах, нападая на молодых утят, цыплят и голубей (сводка литературы Hinton, 1945).

Убытки, причиняемые кожеедами хозяйству человека, в настоящее время еще не поддаются точной оценке. Однако по литературным данным все же можно составить приблизительное представление об их масштабах. Так, например, известно, что в 30-х годах в США, Новой Зеландии и АРЕ *Dermestes maculatus* Deg. ежегодно повреждал запасы кож на сумму в полмиллиона фунтов стерлингов (Hinton, 1945). В 1965 г. ущерб, причиненный кожеедами и молями в текстильной промышленности США, оценивался в 50 млн. долларов (Text, Weekly, 1965). Завоз в США капрового жука (*Trogoderma granarium* Everts) вызвал необходимость принятия правительством специальной программы, осуществление которой потребовало очень крупных затрат. Только в одном штате Аризона в 1955—1956 гг. на борьбу с этим вредителем было израсходовано более 1 млн. долларов. По данным Р. А. Сафоновой (1968), в СССР кожееды ежегодно повреждают пушно-меховое сырье на сумму 2,4 млн. рублей. Приведенные примеры касаются ограниченного количества товаров и немногих видов кожеедов. Если же принять во внимание, что зарегистрировано более 60 вредных видов *Dermestes* и количество повреждаемых ими товаров очень велико, то станет очевидным, что эти жуки причиняют весьма существенный вред.

При выполнении настоящей работы мы не занимались специальным изучением ущерба, причиняемого кожеедами хозяйству в нашей стране. Однако имеющиеся в литературе данные и наши собственные наблюдения позволяют дать приблизительную оценку вредности отдельных видов кожеедов и выделить среди них наиболее опасных. Основные материалы по этому вопросу помещены в табл. 1.

Из таблицы видно, что наиболее опасные вредители кожевенно-мехового сырья в нашей стране — 4 вида *Dermestes*, 2 вида *Attagenus* и 1 вид *Anthrenus*. Несколько меньшее значение имеют 6 других видов из этих родов. Остальные кожееды, отмеченные знаком «+», размножаются в запасах кожевенно-мехового сырья редко и сравнительно в небольших количествах. Мясные продукты (колбасы, копчености) и сыры повреждаются сравнительно редко, так как обычно хранятся

Продукты и материалы, повреждаемые кожеедами

Вид	Кожевенно-меховое сырье	Сушеная и вяленая рыба	Шерсть и перо	Шелко-вические коконы	Зерно	Музейные коллекции	Продукты и материалы в жилых помещениях
<i>Dermestes</i>							
<i>D. maculatus</i>	++ ++ ++	++ ++ ++	—	++ ++	—	—	+
<i>D. frischii</i>	++ ++ ++	—	—	—	—	—	+
<i>D. sibiricus</i>	++ ++ ++	—	—	—	—	—	+
<i>D. dimidiatus</i>	++ ++ ++	—	—	—	—	—	+
<i>D. elegans</i>	++ ++ ++	—	—	(++)	—	(+)	+
<i>D. coarctatus</i>	++ ++ ++	—	—	—	—	—	+
<i>D. murinus</i>	++ ++ ++	—	—	++ ++	—	—	+
<i>D. undulatus</i>	++ ++ ++	—	—	—	—	—	+
<i>D. lanarius</i>	++ ++ ++	—	—	—	—	—	+
<i>D. coronatus</i>	++ ++ ++	—	—	—	—	—	+
<i>D. lardarius</i>	++ ++ ++	++ ++ ++	—	++ ++	—	—	+
<i>D. vorax</i>	++ ++ ++	(++)	—	—	—	—	+
<i>D. ater</i>	++ ++ ++	(++)	—	—	—	—	+
<i>D. nidum</i>	++ ++ ++	(++)	—	—	—	—	+
<i>Attagenus</i>							
<i>A. unicolor</i>	++ ++ ++	—	++ ++ ++	—	+	++	+
<i>A. similans</i>	++ ++ ++	—	(++)	—	+	++	+
<i>A. pello</i>	++ ++ ++	—	++ ++ ++	—	+	++	+
<i>A. augustatus</i>	++ ++ ++	—	++ ++ ++	—	+	++	+
<i>A. schaefferi</i>	++ ++ ++	—	++ ++ ++	—	+	++	+
<i>A. cyphonoides</i>	++ ++ ++	—	++ ++ ++	—	+	++	+
<i>A. smirnovi</i>	++ ++ ++	—	++ ++ ++	—	+	++	+
<i>A. lobatus</i>	++ ++ ++	—	++ ++ ++	—	+	++	+
<i>A. suspiciosus</i>	++ ++ ++	—	++ ++ ++	—	+	++	+

Вид	Кожевенно-меховое сырье	Сушеная и вылененная рыба	Шерсть и перо	Шелководческие ковры	Зерно	Музейные коллекции	Продукты и материалы в жилищных помещениях
<i>Megatoma</i>							
<i>M. undata</i>	++	—	—	—	—	—	+
<i>M. graeseri</i>	++	—	—	—	—	—	+
<i>Trogoderma</i>							
<i>T. variabile</i>	(+)	—	—	(+++)	(+++)	(+++)	(+++)
<i>T. versicolor</i>	—	—	—	+	+	+	+
<i>T. glabrum</i>	—	—	—	+	+	+	+
<i>T. bactrianum</i>	—	—	—	+	+	+	+
<i>T. teucton</i>	—	—	—	+	+	+	+
<i>Anthrenus</i>							
<i>A. pimpinellae</i>	++	—	+	+	+	+	+
<i>A. scrophulariae</i>	++	—	+	+	+	+	+
<i>A. picturatus</i>	++	—	+	+	+	+	+
<i>A. flavipes</i>	++	—	(+++)	+	+	+	+
<i>A. verbasci</i>	++	—	(+++)	+	+	+	+
<i>A. museorum</i>	++	—	(+++)	+	+	+	+
<i>A. caucasicus</i>	++	—	+	+	+	+	+
<i>A. flavidus</i>	++	—	+	+	+	+	+
<i>A. fuscus</i>	++	—	+	+	+	+	+
<i>A. polonicus</i>	++	—	+	+	+	+	+
<i>A. coloratus</i>	++	—	+	+	+	+	+
<i>Thyodrias</i>							
<i>T. contractus</i>	—	—	—	—	—	++	++

Примечание. +++ вид вредит сильно, ++ вредит умеренно, + вредит слабо. Скобки означают, что вид вредит за пределами СССР.

в холодильниках. Если же эти продукты находятся в помещениях со сравнительно высокой температурой, то на них могут развиваться все виды *Dermestes*, отмеченные во второй графе табл. 1. Рыбные продукты кожееды портят главным образом в южных районах нашей страны — в Нижнем Поволжье, на каспийских, аральских и балхашских промыслах. Здесь очень сильно вредят только 3 вида *Dermestes*: *D. frischi* Kug., *D. sibiricus* Er. и *D. lardarius* L. (Сахаров, 1921; Дорохов, 1956).

Шерсть и изделия из шерсти повреждаются многими кератофагами из родов *Attagenus* и *Anthrenus*. Из них наибольшее хозяйственное значение имеют 2 вида — *Attagenus unicolor* (Brahm) и *Anthrenus pimpinellae* F. Они встречаются на территории Советского Союза почти повсеместно, но максимальной численности достигают в южной половине европейской части СССР и на Кавказе. В некоторых городах все большее значение приобретает *A. smirnovi* Zhanf. В Средней Азии *A. unicolor* (Brahm) замещен близким видом *A. simulans* Sols. Кроме того, в этом районе сильно вредят и другие местные виды — *A. cyphonoides* Reitt., *A. augustatus* Sols. и *Anthrenus picturatus* Sols. За границей кератинсодержащие вещества очень сильно повреждает *A. flavipes* Lec. У нас этот вид представлен подвидом *A. flavipes albopunctatus* Pic., который, хотя и встречается на складах и в жилых помещениях, но большого экономического значения, по-видимому, не имеет. Точно так же самый обычный в Западной Европе вредитель шерсти *Attagenus pellio* (L.) в нашей стране встречается настолько редко, что с ним практически можно не считаться.

Зерно и зерновые продукты повреждаются в СССР четырьмя видами кожеедов из рода *Trogoderma*. Два из них — *T. variabile* Ball. и *T. teucton* Beal. — являются серьезными вредителями зерна в Средней Азии, однако для нашей страны гораздо большую угрозу представляет другой вид из рода *Trogoderma* — *T. granarium* Everts. Этот кожеед признан самым опасным вредителем зерновых запасов. Происходит он, по-видимому, из Индии, но его современный ареал включает почти все страны тропического и субтропического пояса, а также некоторые районы Западной Европы. В 1962 г. *T. granarium* Everts (или как его иначе называют «капровой жук») был включен в список карантинных объектов для нашей страны.

По имеющимся у нас сведениям, в СССР *T. granarium* Everts не встречается, но она постоянно завозится в наши порты с арахисом, пшеницей, копррой и другими продуктами. В этой связи особенно важно отметить, что климатические условия некоторых южных районов СССР могут оказаться благоприятными для ее акклиматизации, поэтому проникно-

венне *T. granarium* Everts в нашу страну может иметь очень тяжелые последствия. Сообщения о повреждениях зерна кожеедами из родов *Attagenus* и *Dermestes* неоднократно опровергались или подвергались сомнениям (Hinton, 1945). Однако обследования, проводившиеся недавно в Казахстане, вновь показали, что такие виды, как *Attagenus simulans* Sols., *A. augustatus* Ball. и *A. cyphonoides* Reitt, могут питаться мукой и зерном (Косолапова, 1968; Соколов, 1972).

Шелководству в СССР вредят 8 видов кожеедов. Из них наибольшее значение, несомненно, имеет встречающийся во всех шелководческих районах нашей страны *Dermestes frischii* Kug. На Кавказе кроме него значительные убытки шелководческим хозяйствам наносят *D. maculatus* Deg., *D. lardarius* L. и *Anthrenus verbasci* (L.), а в Средней Азии довольно сильно вредят *T. variabile* Ball., *Attagenus lobatus* Ros. и *Anthrenus flavidus* Sols.

Каждому энтомологу на собственном опыте приходится убеждаться в том, что кожееды — злейшие враги музейных коллекций. Помимо сухих насекомых эти жуки довольно часто повреждают также чучела птиц и млекопитающих, гербарии и многие другие экспонаты, содержащие вещества животного происхождения. Список кожеедов, вредящих в музеях, включает более двух десятков видов. В нашей стране зоологические коллекции страдают главным образом от 8 видов *Anthrenus* и некоторых видов *Attagenus* и *Trogoderma* (табл. 1).

Почти все вредные виды кожеедов встречаются и в жилых помещениях. Раньше они имели несколько меньшее значение, чем моли (Tineidae), но в течение последних десятилетий, по-видимому, в связи с усовершенствованием способов отопления кожееды стали основными вредителями запасов и предметов, содержащих вещества животного происхождения (Lai-bach, 1966).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВРЕДНЫХ ВИДОВ КОЖЕЕДОВ В СССР

Вопрос о распространении кожеедов имеет немаловажное значение, так как одни и те же виды в различных районах могут вредить по-разному и в неодинаковой степени. Подобно многим другим вредителям запасов кожееды регулярно вывозятся с товарами за пределы их естественных ареалов. В этих случаях их дальнейшая судьба складывается по-разному. Некоторые виды не могут приспособиться к новым условиям и быстро погибают. Другие приспособляются к жизни в помещениях, но не могут существовать в природе, а третьи полностью акклиматизируются в новых районах. Кроме того, су-

ществуют виды, которые в течение теплой части года развиваются где-нибудь поблизости от жилищ, но зимуют только в отапливаемых помещениях.

Некоторые кожееды получили почти космополитическое распространение, по-видимому, еще в доисторическое время. Но ряд видов расселился в XX в. Так, в 1911 г. из Старого Света в США был завезен *Anthrenus flavipes* Lec. (Lutz, 1911). В 1903 г. появились первые сообщения о нахождении в США *Thyrodrias contractus* Motsch. (Slosson, 1903). В 1927 г. в Америке был обнаружен *Thorictodes heydeni* Reitt. (Blaisdell, 1927). В 1946 г. в США и Мексику проник опаснейший вредитель зерна *Trogoderma granarium* Everts. Сравнительно недавно стало известно о завозе в США *Attagenus lobatus* Ros. и *A. cyphonoides* Reitt. (Beal, 1970). Наконец, нам удалось установить, что два вредителя зерна — *T. variabile* Ball. и *T. teucton* Beal. — завезены в эту страну из Центральной или Средней Азии. Таким образом, многие кожееды, список которых можно было бы увеличить, попали в Америку из Старого Света. В то же время ряд американских видов был в различное время завезен в Европу и Азию. Из них в первую очередь нужно отметить *Dermestes carnivorus* F., *D. peruvianus* Cast., *D. haemorrhoidalis* Küst., *Trogoderma megatomoides* (Reitt.) и *T. angustum* (Sol.).

Многочисленные факты свидетельствуют о том, что некоторые виды кожеедов нашей фауны также имеют тенденцию к расселению за пределы своих естественных ареалов, причем этот процесс идет не только внутри нашей страны, но иногда выходит и за ее границы. Так, например, в 1910 г. в Австрии впервые был обнаружен обитающий на Кавказе вид *Anthrenus caucasicus* Reitt., а к 1934 г. он полностью вытеснил из музейных коллекций обычных местных вредителей *A. museum* (L.) и *A. verbasci* (L.) и стал встречаться в жилых домах Вены (Holdhaus, 1934). В течение нескольких десятилетий можно было наблюдать расселение другого представителя нашей фауны — *Thyrodrias contractus* Motsch. В 1903 г. он появился в США (Slosson, 1903), а затем был обнаружен в Египте (Pic, 1921), Канаде (Twinn, 1932), Италии и Англии (Hincks, 1950). В 1909 г. Ф. А. Зайцев впервые сообщил о нахождении этого вида в Петербурге, а нам удалось обнаружить его в Москве и вблизи Куйбышева. Сравнительно недавно в Польшу из Средней Азии (или Закавказья) были завезены два вида *Anthrenus* — *A. picturatus* Sols. и *A. flavidus* Sols. (Mroczkowski, 1952, 1954). Первый из них был найден нами также в Москве, Ростове и Симферополе.

Эти факты свидетельствуют о том, что с развитием торговли и транспорта все новые виды кожеедов интенсивно расширяют границы своих ареалов. Особенно следует подчеркнуть то обстоятельство, что некоторые кожееды могут причинять

Виды, вредящие в пределах своих естественных ареалов (I)	Виды, вредящие за пределами своих естественных ареалов (II)	Наиболее опасные вредители, которые могут быть завезены в СССР (III)	Виды, завезенные в СССР из других стран (IV)
<i>Dermestes dimidiatus</i> <i>D. elegans</i> <i>D. coarctatus</i> <i>D. murinus</i> <i>D. undulatus</i> <i>D. laniarius</i> <i>D. coronatus</i> <i>D. vorax</i> <i>Attagenus angustatus</i> <i>A. schaefferi</i> <i>A. suspiciosus</i> <i>Megaloma undata</i> <i>M. graeseri</i> <i>Trogoderma bactrianum</i> <i>Anthrenus pimpinellae</i> <i>A. scrophulariae</i> <i>A. flavipes albopunctatus</i> <i>A. polonicus</i> <i>A. coloratus</i>	<i>Dermestes frischii</i> <i>D. sibiricus</i> <i>D. lardarius</i> <i>Attagenus unicolor</i> <i>A. simulans</i> <i>A. pello</i> <i>A. cyphonoides</i> <i>A. lobatus</i> <i>Trogoderma varabile</i> <i>T. versicolor</i> <i>T. teuton</i> <i>T. glabrum</i> <i>Anthrenus picturatus</i> <i>A. verbasci</i> <i>A. muscorum</i> <i>A. caucasicus</i> <i>A. flavidus</i> <i>A. fuscus</i> <i>Thyodrius contractus</i>	<i>Dermestes haemorrhoidalis</i> <i>D. peruvianus</i> <i>D. carnevorus</i> <i>Attagenus fasciatus</i> <i>Trogoderma granarium</i> <i>T. angustum</i> <i>T. megalomoides</i> <i>Anthrenus flavipes flavipes</i>	<i>Dermestes maculatus</i> <i>D. ater</i> <i>D. nidum</i> <i>Attagenus brunneus?</i> <i>A. smirnovi</i>

в новых районах значительно больший ущерб, чем у себя на родине.

Сравнив ареалы распространения вредных видов кожеедов, встречающихся в СССР и сопредельных странах, мы сочли возможным разделить их на 4 группы (табл. 2). Против видов из I группы необходимо проводить истребительные, но не ограничительные мероприятия. Представители II группы должны стать объектами внутреннего карантина. В III группу нами включены те виды, которые уже являются или должны стать объектом внешнего карантина. Наконец, в IV графе табл. 2 отмечены кожееды, завезенные в нашу страну из-за границы. Эти виды могут развиваться только в закрытых помещениях¹², поэтому есть основания думать, что со временем они будут полностью уничтожены.

Анализ имеющихся данных позволяет составить приблизительную схему распространения вредных представителей сем. Dermestidae в нашей стране. Для этого мы разделили территорию СССР на 7 зон: 1) север европейской части СССР — вся европейская часть СССР к северу от 52° с. ш.; 2) юг европейской части СССР — остальная часть европейской части СССР за исключением западных областей Казахстана; 3) Закавказье; 4) Сибирь; 5) Дальний Восток — юг Хабаровского и Приморский край; 6) Казахстан — вся Казахская ССР за исключением южных областей; 7) Средняя Азия — республики Средней Азии и южные области Казахстана. В табл. 3 дается представление о видовом составе и хозяйственном значении вредных кожеедов в каждой из зон.

Из таблицы видно, что во всех зонах за исключением Дальнего Востока вредит приблизительно равное число видов. Незначительное число вредящих видов на Дальнем Востоке является, по-видимому, следствием не столько слабой изученности вредителей запасов в этой области, сколько общей бедности фауны кожеедов данного района. Кроме того, сопоставляя данные табл. 3, необходимо отметить, что почти все кожееды в разных районах имеют различное хозяйственное значение. Так, например, *Dermestes frischi* Kug. интенсивно вредит в южной части СССР и совершенно не имеет экономического значения в других районах нашей страны. Напротив, зона вредности *D. lardarius* L. охватывает северные районы Советского Союза, на юге европейской части СССР этот вид встречается значительно реже, а в Средней Азии он практически не имеет никакого значения.

Наконец, сравнивая вертикальные графы табл. 3, мы приходим к выводу, что в каждой зоне наряду с местными видами вредят кожееды, происходящие из других областей, при-

¹² *D. maculatus* Deg. может развиваться и поблизости от построек, но на зиму он вынужден возвращаться в закрытые помещения.

Распространение вредных видов кожеедов в СССР

Вид	Север европейской части СССР	Юг европейской части СССР	Закавказье	Сибирь	Дальний Восток	Казахстан	Средняя Азия
<i>Dermestes</i>							
<i>D. maculatus</i>	(+ + + +)	(+ + + +)	(+ + + +)			(+ + + +)	(+ + + +)
<i>D. frischii</i>		+ +		+ +		+ + + +	+ + + +
<i>D. sibiricus</i>		+ +				+ + + +	+ + + +
<i>D. dimidiatus</i>							
<i>D. elegans</i>					+ +		
<i>D. coarctatus</i>							
<i>D. murinus</i>							
<i>D. undulatus</i>							
<i>D. laniarius</i>							
<i>D. coronatus</i>							
<i>D. lardarius</i>		+ + + +		+ + + +		+ + + +	+ + + +
<i>D. vorax</i>							
<i>D. ater</i>				(+)	(+)		
<i>D. nidum</i>							
<i>Attagenus</i>							
<i>A. unicolor</i>							
<i>A. simulans</i>	(+ + + +)	+ + + +	+ + + + (+)	(+)	+ +	+ + + +	+ + + +
<i>A. peltio</i>							
<i>A. augustatus</i>							
<i>A. schaefferi</i>		+ +		+ +		+ + + +	+ + + +
<i>A. cyphonoides</i>							
<i>A. smirnovi</i>							
<i>A. lobatus</i>	(+)						+ + + +
<i>A. suspiciosus</i>							+ + + +

Продолжение табл. 3

Вид	Север евро- пейской части СССР	Юг европеей- ской части СССР	Закавказье	Сибирь	Дальний Восток	Казахстан	Средняя Азия
<i>Megatoma</i>							
<i>M. undata</i>	+			+			
<i>M. graeseri</i>	(+)	(+)	(+)			++-	+++
<i>Trogoderma</i>							
<i>T. variabile</i>						++-	+++
<i>T. versicolor</i>						++-	
<i>T. glabrum</i>						++-	+
<i>T. bactrianum</i>						++-	++
<i>T. teucton</i>						++-	++
<i>Anthrenus</i>							
<i>A. pimpinellae</i>						++-	++
<i>A. scrophulariae</i>						++-	++
<i>A. picturatus</i>	(+)	(+)				++-	++
<i>A. flavipes</i>						++-	+
<i>A. verbasci</i>						++-	++
<i>A. museorum</i>						++-	++
<i>A. caucasicus</i>						++-	++
<i>A. flavidus</i>						++-	++
<i>A. tuscus</i>						++-	++
<i>A. polonicus</i>						++-	++
<i>A. coloratus</i>						++-	++
<i>Thylodrias</i>							
<i>T. contractus</i>	(+)	(+)				+	++

Примечание. Условные обозначения, как и в табл. 1; скобки означают, что вид завезен из других областей.

чем иногда завезенные виды причиняют бóльшие убытки, чем некоторые местные формы. Так, например, по данным Неби-еридзе (1952), в Грузии шелководство страдает от *D. maculatus* Deg. в значительно большей степени, чем от *D. undulatus* Brahm. По нашим наблюдениям, в Армении в помещениях встречается *Trogoderma variabile* Ball., в то время как в естественных условиях там развивается только *T. glabrum* (Herbst.). Можно привести и другие примеры подобного рода, однако в целом следует все же признать, что основная масса вредных кожеедов в каждой зоне состоит из местных видов. Это обстоятельство необходимо постоянно иметь в виду при планировании борьбы с вредными кожеедами, так как недооценка связей их с природными резервациями может значительно снизить эффективность любых истребительных мероприятий.

Несомненно, приведенная нами схема распространения вредных видов кожеедов на территории Советского Союза носит весьма приблизительный характер и обладает рядом недостатков. Однако нам кажется, что при современном уровне знаний эта схема все же позволяет составить общее представление о зонах вредности наиболее важных в экономическом отношении видов кожеедов.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВРЕДНЫХ ВИДОВ КОЖЕЕДОВ

При рассмотрении экологических особенностей вредных видов кожеедов нас будут в первую очередь интересовать следующие вопросы: в какой степени различные виды кожеедов связаны с запасами продуктов (или помещениями, в которых они хранятся) и в каких формах эти связи проявляются: к каким экологическим группам принадлежат вредители из сем. Dermestidae; как изменяется образ жизни кожеедов при переходе к существованию в синантропных условиях; какие экологические свойства способствуют или, наоборот, препятствуют развитию у кожеедов синантропного образа жизни; какие экологические особенности кожеедов делают их одними из наиболее опасных вредителей запасов?

Первое знакомство с вредными представителями сем. Dermestidae не оставляет никаких сомнений в том, что их связи с запасами продуктов имеют весьма разнообразный характер. В некоторых случаях они сравнительно легко поддаются расшифровке, но значительно чаще их изучение осложняется тем, что одни и те же виды кожеедов ведут себя совершенно по-разному у себя на родине и за ее пределами. Чтобы устранить это затруднение, можно использовать предложенное нами деление территории СССР на 7 зон и рассматривать кожеедов каждой зоны отдельно. В данном случае вредные виды Der-

mestidae любого из перечисленных районов могут быть разделены на следующие группы:

1. Виды, случайно попадающиеся в запасах.
2. Факультативные синантропы:
 - а) вредящие в имагинальной фазе;
 - б) вредящие в личиночной фазе;
 - в) вредящие в имагинальной и личиночной фазе.
3. Обязательные синантропы:
 - а) не питающиеся в природе;
 - б) питающиеся в природе.

К первой группе относятся те виды, которые время от времени попадают на складах и в жилых помещениях, но постоянной связи с запасами продуктов не имеют и практически почти не вредят.

Факультативные синантропы в каждом районе представляют собой наиболее многочисленную группу, в которую входят почти исключительно местные виды. Иначе говоря, сюда относятся те кожееды, которые постоянно развиваются как в природе, так и в синантропных условиях. Некоторые из них проводят в помещениях только часть своего жизненного цикла, другие же проходят здесь все фазы развития. Примером первых могут служить несколько видов *Dermestes* (вредят жуки, личинки развиваются в природе) и очень многие виды *Anthrenus* и *Attagenus* (вредят личинки, жуки питаются на цветах или не питаются вообще). Ко вторым относятся только представители рода *Dermestes* (вредят и жуки и личинки).

Группа обязательных синантропов включает те виды кожеедов, которые в данном районе не могут завершить цикл развития в природе. Вполне понятно, что сюда попадают только завезенные виды. Их акклиматизации препятствуют неблагоприятные природные условия и конкуренция со стороны местных видов, но это не лишает их возможности частично использовать природные пищевые ресурсы. Многие из этих кожеедов весной и летом питаются на цветах и трупах животных, а для откладки яиц возвращаются в закрытые помещения. Другие виды, среди которых преобладают афаги, за пределами своих естественных ареалов в природных условиях не встречаются.

Просматривая список вредных кожеедов (стр. 35, 36), можно заметить, что в него включены виды, относящиеся к нескольким экологическим группам. Особенно хорошо представлены здесь некробионты, нидиколы и симбионты перепончатокрылых. Вместе с тем обращает на себя внимание почти полное отсутствие в списке ботробионтов¹³ и дендробионтов¹⁴. По всей вероятности, эти факты объясняются тем, что образ

¹³ Исключение составляет только *Attagenus lobatus* Ros.

¹⁴ Из всех дендробионтов в список включены только 2 вида *Megatoma*, но и они почти не имеют практического значения.

жизни некоторых кожеедов благоприятствует их переходу к существованию в синантропных условиях, в то время как экологические свойства других видов затрудняют такой переход или делают его совершенно невозможным.

Как известно, в природе личинки кожеедов питаются сухими веществами животного происхождения — шерстью, перьями, сухими насекомыми, тканями трупов позвоночных животных и в некоторых случаях (*Trogoderma*) растительными запасами пчел. Все эти вещества в том или ином виде есть и в запасах человека. Правда, некоторые из них подвергаются термической и химической обработке (крашение, дубление, копчение и т. п.), однако факты свидетельствуют, что после этого они не теряют привлекательности для кожеедов. Ранее отмечалось, что различные виды кожеедов повреждают разные материалы далеко не в равной степени, а некоторые из них отдают предпочтение только какому-нибудь одному продукту (см. табл. 1). Эти факты объясняются тем, что подавляющее большинство кожеедов сохраняет в синантропных условиях свою естественную пищевую специализацию. Так, например, мясные продукты и кожи, а также рыба повреждаются преимущественно саркофагами из рода *Dermestes*; на изделиях из шерсти развиваются кератофаги из родов *Attagenus* и *Anthrenus*, а на энтомологические коллекции нападают главным образом те виды *Anthrenus* и *Trogoderma*, которые в природных местообитаниях питаются сухими трупами насекомых.

Не следует, однако, думать, что подобная зависимость наблюдается всегда и при любых условиях. Как правило, она имеет место в тех случаях, когда на складах, зараженных кожеедами, в изобилии есть необходимые для их питания продукты. Если же эти материалы истощаются или заменяются другими продуктами, то кожееды могут длительное время поддерживать свое существование за счет веществ, которыми они обычно не питаются. Так, например, по данным Хиттендена (Chittenden, 1895, 1897) и Фелта (Felt, 1919), *Attagenus unicolor* (Brahm) и *Anthrenus verbasci* (L.) могут некоторое время развиваться на чистом зерне, а Тесье (Tessier, 1941, цит. по Hinton, 1945) приходилось наблюдать, как личинки *Dermestes lardarius* L. питались древесиной, смоченной рыбьим жиром.

Наряду с такими экстраординарными случаями в некоторых отраслях хозяйства переход кожеедов к питанию новыми для них веществами носит более регулярный характер. Прежде всего это касается шелководческих предприятий, где значительные скопления мертвых куколок *Bombyx mori* L. привлекают не только обычных истребителей трупов насекомых из рода *Anthrenus*, но также саркофагов из рода *Dermestes* и некоторых других кожеедов.

Другая инверсия подобного рода наблюдается у нескольких видов *Trogoderma*, ставших опасными вредителями зерна. Образ жизни этих кожеедов в естественных условиях до недавнего времени был изучен очень слабо. Большинство авторов строило свои заключения на отрывочных наблюдениях, поэтому сведения об экологии видов *Trogoderma* и, в частности, пищевой специализации их личинок носили весьма противоречивый характер. Все же из этих сообщений можно было сделать вывод, что в природе кожееды рода *Trogoderma* развиваются на сухих трупах насекомых. Такая точка зрения, как будто, находила подтверждение в том, что многие виды *Trogoderma* повреждают энтомологические коллекции. Однако оставалось совершенно неясным, почему некоторые представители этого рода частично или даже целиком переходят к питанию зерном и почему подобное явление не наблюдается у других кожеедов, развивающихся в природе на трупах насекомых.

Чтобы получить ответы на эти вопросы, мы проводили систематические наблюдения в природе над 4 видами *Trogoderma*: *T. glabrum* (Herbst.), *T. variable* Ball., *T. teucton* Beal. и *T. bactrianum* Zhant. Полученные результаты показали, что несмотря на кажущуюся эвритопность все виды являются довольно узко специализированными симбионтами одиночных пчел. Причем в гнездах своих хозяев эти кожееды питаются не только и даже не столько трупами пчел, сколько подсохшим медвяным тестом. Следовательно, данные жуки представляют собой единственную группу кожеедов, естественная пища которых включает растительные белки. Способность переваривать вещества растительного происхождения и явилась, по-видимому, тем условием, которое обеспечило возможность перехода личинок *Trogoderma* к питанию мукой и зерном.

Таким образом, суммируя сведения о пищевом режиме кожеедов в синантропных условиях, мы приходим к выводу, что на складах и в других закрытых помещениях эти вредители могут, как правило, развиваться на тех же самых веществах, которыми они питаются в природе. Анализ других наиболее важных факторов среды свидетельствует о том, что в синантропных условиях они также благоприятствуют развитию кожеедов.

Как известно, почти все продукты животного и растительного происхождения во избежание гниения хранят при пониженной влажности. В то же время мы знаем, что кожееды являются ксерофилами. Следовательно, проникая в поисках корма в закрытые помещения, они находят там не только обильные запасы подходящей пищи, но и необходимый для них уровень влажности.

Температурные условия также не могут служить препятствием для размножения кожеедов в запасах, хотя в некото-

рых случаях один и тот же температурный режим может быть не одинаково благоприятным для различных видов. Отапливаемые в зимнее время помещения обычно заселяются как местными, так и завезенными видами, а в неотапливаемых, как правило, развиваются только местные виды, хорошо приспособленные к естественной смене температур. Так, например, в средней полосе в неотапливаемых зданиях вредит *Dermestes lardarius* L., а в отапливаемых — *D. maculatus* Deg. Наконец, рассматривая условия среды в закрытых помещениях, следует отметить и то обстоятельство, что там почти всегда отсутствуют естественные враги и конкуренты кожеедов.

Таким образом, условия, в которых обычно хранятся запасы продуктов животного и растительного происхождения, в целом благоприятствуют развитию в них кожеедов. Однако к синантропному образу жизни переходят далеко не все представители семейства Dermestidae. Некоторые виды кожеедов все же не находят на складах необходимых для развития условий или не могут по тем или иным причинам туда проникнуть.

Сравнивая синантропные виды Dermestidae со свободно живущими, в ряде случаев можно выделить те экологические черты, которые способствуют или, наоборот, препятствуют переходу кожеедов к жизни в закрытых помещениях. Прежде всего приходится учитывать такой фактор, как численность вида в природе. Как правило, интенсивно размножающиеся и вредящие в запасах человека кожееды относятся к наиболее массовым видам¹⁵. Напротив, виды, обладающие сравнительно низкой численностью, гораздо реже становятся вредителями, и если проникают на склады, то никогда не размножаются в больших количествах.

Другой важный фактор, способствующий синантропизации кожеедов, — непосредственный контакт их местообитаний со складами и жилыми постройками. В этом отношении особенно выгодное положение занимают нидиколы и некоторые симбионты перепончатокрылых. Первые из них чрезвычайно интенсивно размножаются в гнездах синантропных птиц (воробьев, ласточек, голубей, сычей и др.), чему в значительной степени способствует сконцентрированность гнезд и многолетнее их существование. Отсюда личинки и жуки легко проникают в жилые помещения и на склады. Симбионты перепончатокрылых непосредственно связаны с постройками главным образом в южных районах нашей страны. Эта связь осуществляется через гнезда одиночных пчел и ос, которые устраиваются на чердаках и в щелях саманных и каменных стен. Такие гнезда являются постоянным источником заражения

¹⁵ Это, конечно, не означает, что все массовые виды становятся обязательно вредителями, так как их синантропизации могут препятствовать некоторые особенности их биологии.

кожеедами складов зерна, шелководческих хозяйств и музейных коллекций.

При переходе кожеедов в синантропные условия большое значение имеет также степень их естественной экологической пластичности. Многочисленные полевые наблюдения показали, что у некоторых видов определенная часть особей иногда развивается за пределами их основных микробиотопов. Использование таких дополнительных местообитаний может иметь случайный или относительно регулярный характер, однако во всех случаях в них развивается незначительная часть популяций кожеедов. Вместе с тем способность находить пищу в нетипичных для данного вида условиях приобретает очень важное значение при заселении той или иной местности человеком. Кожееды, обладающие этим свойством, заражают склады и жилые помещения гораздо быстрее и интенсивней, чем стенотопные виды. Например, по нашим наблюдениям, в некоторых частях своего ареала *Anthrenus pimpinellae* F. иногда развивается не только в гнездах птиц, но и на сухих шкурах, остающихся после разложения трупов. Вполне понятно, что в населенных пунктах эти кожееды без труда находят и заселяют те шкуры и изделия из них, которые хранятся в помещениях. В то же время другие кератофаги — представители рода *Attagenus*, развивающиеся в норах грызунов, никогда не встречаются в иных местообитаниях и никогда не повреждают запасы шерсти или других продуктов, содержащих кератин.

Заметное влияние на синантропизацию кожеедов оказывает пластичность в выборе пищевого субстрата. В закрытых помещениях особенно успешно размножаются те кожееды, которые могут развиваться за счет нескольких веществ животного (в случае *Trogoderma* и растительного) происхождения. В подсемействе *Megatominae* переход некоторых видов из природных биотопов на склады может иногда задерживаться или, наоборот, стимулироваться пищевой специализацией не только личинок, но и жуков. Обычно при прочих равных условиях к синантропному образу жизни успешней приспособляются те кожееды, которые в имагинальной фазе являются факультативными или облигатными афагами. Напротив, виды, нуждающиеся в дополнительном питании на цветах, гораздо реже и менее интенсивно повреждают запасы. Примером в этом отношении могут служить 2 вида *Attagenus*: *A. bifasciatus* (Ol.) и *A. unicolor* (Brahm) или 2 вида *Trogoderma*: *T. bactrianum* Zhant. и *T. variabile* Ball. Объясняются эти различия тем, что антофаги ежегодно вынуждены покидать места выплода в поисках цветов¹⁶, в то время как афа-

¹⁶ При этом многие жуки погибают, не найдя выхода из помещения, а другие привлекаются естественными источниками пищи и не возвращаются обратно.

ги могут непрерывно увеличивать свою численность в течение многих поколений.

Наконец, рассматривая приспособительные свойства кожеедов, оказывающие влияние на их переход к существованию в закрытых помещениях, нельзя не упомянуть такую важную экологическую особенность, как диапаузу. В подавляющем большинстве случаев наличие диапаузы в развитии вида если и не исключает, то заметно затрудняет его существование в синантропных условиях. Эта зависимость особенно наглядно проявляется в отапливаемых помещениях, однако, в «холодных» складах некоторые кожееды также не могут успешно размножаться, потому что они не всегда находят там условия, необходимые для реактивации. В отапливаемых помещениях, как правило, интенсивно развиваются виды, лишенные диапаузы, или те кожееды, у которых реактивация возможна при сравнительно высоких температурах. По этой причине в средней полосе завезенные южные виды вредят иногда сильнее, чем местные.

Резюмируя сказанное, можно отметить, что переходу кожеедов в синантропные условия благоприятствуют следующие свойства: 1) высокая численность вида в природе; 2) непосредственная связь местообитаний с постройками; 3) высокая экологическая пластичность (особенно в выборе местообитаний и пищевого субстрата); 4) афагия имаго; 5) отсутствие диапаузы. Перечисленные признаки не исчерпывают всех свойств, облегчающих приспособление кожеедов к жизни в закрытых помещениях. Однако нам кажется, что при решении вопроса о потенциальной опасности того или иного вида как вредителя запасов следует прежде всего обращать внимание именно на эти признаки.

Мы уже не раз говорили о том, что некоторые виды кожеедов — чрезвычайно опасные и очень устойчивые вредители продуктов животного и растительного происхождения. Аналогичные сообщения можно найти в многочисленных работах, посвященных вредителям запасов и специально кожеедам. Поэтому интересно рассмотреть те экологические свойства кожеедов, которые затрудняют проведение с ними борьбы.

Первое, что бросается в глаза при сравнении кожеедов с другими вредителями запасов, это их феноменальная устойчивость к действию неблагоприятных факторов среды. Как ранее уже отмечалось, все виды *Dermestidae* — ксерофилы, а представители подсемейства *Megatominae* успешно развиваются на веществах, содержащих всего 8—10% влаги. В то же время значительное повышение влажности хотя и оказывает влияние на развитие кожеедов, однако не приводит к их гибели. То же самое можно сказать и о действии термического фактора. Многие виды сохраняют жизнеспособность в широких температурных границах — от -15 до 50° .

Чрезвычайно существенной особенностью представителей подсемейства *Megatominae* является их удивительная устойчивость к голоданию. Почти все они способны обходиться без пищи в течение нескольких месяцев, а некоторые из них возвращаются к нормальной жизнедеятельности после 4—5-летнего голодания. Вполне понятно, что такие виды могут заражать все новые и новые партии продуктов даже в том случае, если они будут поступать на склады через очень большие промежутки времени. Кроме того, устойчивость к голоданию делает возможным перевозку кожеедов с тарой и транспортом на огромные расстояния, что в немалой степени способствует их интенсивному расселению.

У наиболее устойчивых к голоданию видов эта особенность очень тесно связана с другим интересным свойством — факультативной диапаузой (см. стр. 22). Покоящиеся личинки кожеедов представляют собой большую угрозу для запасов продовольствия, так как они чрезвычайно устойчивы к действию любых неблагоприятных условий и, как правило, не погибают при обычной дезинсекции складов.

Относительно высокая устойчивость к ядохимикатам характерна не только для диапаузирующих личинок *Trogoderma*, но и для всех других кожеедов, хотя у них она выражена и не в столь сильной степени. В целом можно сказать, что большинство вредных видов почти не чувствительно ко многим контактными инсектицидам. Это обстоятельство особенно осложняет борьбу с кожеедами на складах с пищевыми продуктами и в шелководческих хозяйствах, где невозможно применение сильнодействующих и стойких ядохимикатов.

Как ранее уже отмечалось, в природных условиях кожееды мало страдают от нападения хищников и паразитов и очень редко гибнут от эпизоотий. В закрытых же помещениях отсутствуют не только их враги, но и конкуренты, поэтому здесь почти каждая вышедшая из яйца личинка при наличии пищи завершает цикл развития и достигает половозрелой фазы.

Высокая устойчивость кожеедов к действию неблагоприятных факторов среды, сравнительно высокая плодовитость жуков в сочетании с низкой смертностью личинок служат причиной того, что их численность на складах увеличивается с очень большой скоростью, и в некоторых случаях размножение вредителей принимает катастрофические размеры. Все эти обстоятельства необходимо учитывать при планировании борьбы с вредными видами кожеедов.

НЕКОТОРЫЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПЛАНИРОВАНИЮ МЕР БОРЬБЫ С ВРЕДНЫМИ ВИДАМИ КОЖЕЕДОВ

В настоящей работе мы не ставили себе целью разработку конкретных методов борьбы с кожеедами. Однако данные, по-

лученные при изучении их экологии, развития и распространения, позволяют наметить несколько положений, которые следует принимать во внимание при планировании мероприятий по борьбе с этими вредителями.

1. Одной из важнейших предпосылок успешной борьбы с кожеедами является точная диагностика видов. К сожалению, до недавнего времени многих энтомологов вполне устраивал диагноз, указывающий на принадлежность вредителя к «жукам-кожеедам». А между тем, получив такое определение, мы не только ничего не узнаем о том, как бороться с этим вредителем, но не будем знать, стоит ли с ним вообще бороться. Сплошь и рядом наличие в складах кожеедов вовсе не означает, что хранящимся продуктам угрожает опасность. Иногда это касается не только безвредных видов, но и опасных вредителей. Так, например, появление на складах, в которых хранится шерсть или шерстяные изделия, любых видов *Dermestes* или *Trogoderma* не представляет угрозы для этих товаров, но свидетельствует о том, что в помещениях созданы антисанитарные условия. Для ликвидации этих кожеедов достаточно провести тщательную влажную уборку. Однако положение резко изменится, если на те же склады будут завезены меха или шкуры. В этом случае возникает необходимость в срочном проведении истребительных мероприятий.

2. После точного определения вида кожееда нужно попытаться выяснить, принадлежит ли он к местной фауне или завезен из другого района. От решения этого вопроса во многом зависит весь ход дальнейшей борьбы. Против завезенного вредителя необходимо проведение энергичных, но кратковременных истребительных мероприятий и последующий контроль поступающей продукции. Если же кожееды проникают на склады из окружающей местности, то основной упор должен быть сделан на профилактические меры, направленные на предотвращение залета жуков в здания, и постоянный контроль за их численностью в помещениях.

3. При борьбе с любыми видами кожеедов должны максимально учитываться их биологические свойства. Если же развитие и образ жизни какого-нибудь вида почти или совершенно не изучены, во внимание могут быть приняты биологические характеристики тех таксонов, к которым он принадлежит.

Так, если вредитель относится к подсемейству *Dermestinae*, то необходимо иметь в виду следующее: а) жуки и личинки не могут голодать более 10—15 дней, поэтому для борьбы с ними можно использовать чередование товаров (пищевых и непищевых) или временное освобождение складов от запасов; б) развитие личинок протекает быстро, так что виды, лишенные диапаузы (преимущественно относящиеся к подроду *Dermestinus*), могут давать несколько поколений в год и очень быстро увеличивать свою численность; в) жуки

живут долго, нуждаются в белковой пище и постоянно мигрируют, поэтому для их сбора и уничтожения можно с успехом применять ловушки или отравленные приманки; г) личинки перед окукливанием вгрызаются в стены, пол и другие плотные предметы и становятся недоступными для контактных ядов и малодоступными для фумигантов; д) в подсемействе нет кератофагов, которые могли бы повреждать шерсть; е) в природе эти виды развиваются на трупах и отчасти в гнездах птиц; для предотвращения их залета в помещения целесообразна ликвидация всех свалок и скотомогильников в радиусе 1 км, а также уничтожение голубятен и гнезд птиц на территории склада и в ближайших постройках.

Если же кожееды принадлежат к подсемейству *Megatomidae*, то следует помнить, что они обладают иными биологическими особенностями: а) их личинки могут голодать в течение многих месяцев и даже несколько лет, поэтому они сохраняют жизнеспособность в пустых складах и легко перевозятся с зараженной тарой; б) личинки *Attagenini* и большинство видов *Megatomini* развиваются медленно, многие виды обладают диапаузой, в результате чего в году развивается одно поколение жуков; но некоторые виды *Trogoderma* на юге и в отапливаемых помещениях могут давать в течение года несколько поколений и очень быстро наращивать свою численность; в) личинки не вгрызаются в плотные предметы, но охотно прячутся в щели (*Anthrenus*) и в пыль (*Attagenus*); довольно часто они выползают на наружные части построек и спасаются от действия фумигантов; г) жуки живут не долго и не питаются в помещениях, поэтому против них бесполезно применять кишечные яды или ловушки с пищевыми приманками; д) личинки многих видов питаются кератинсодержащими веществами и могут повреждать шерсть и изделия из шерсти; е) в природе личинки развиваются преимущественно в гнездах птиц и перепончатокрылых насекомых, а жуки большинства видов питаются на цветах; для борьбы с ними необходимо уничтожение гнезд синантропных птиц, ос и пчел, а также выкашивание травы на территории, непосредственно примыкающей к складам.

4. Как ранее отмечалось, некоторые кожееды регулярно вывозятся за пределы своих естественных ареалов с товарами и транспортом. Поэтому важным средством сокращения убытков, причиняемых этими видами, может служить тщательный контроль за зараженностью продукции предприятий, выпускающих товары животного происхождения, а также включение наиболее опасных вредителей в число объектов внутреннего карантина.

5. Сравнительный анализ эффективности различных методов борьбы с вредными видами кожеедов позволяет сделать следующие выводы:

а) скрытый образ жизни и высокая подвижность личинок ограничивают возможности применения механических способов очистки помещений и хранящейся продукции;

б) ловушки с пищевыми (в том числе отравленными) приманками могут использоваться для борьбы с жуками рода *Dermestes*. Выкладывание «отвлекающих» приманок — веществ, на которые самки кожеедов из подсемейства *Megatominae* могут откладывать яйца, не способствует существенно снижению численности вредителей. Значительно более перспективным представляется использование для сбора и уничтожения кожеедов половых аттрактантов. Как ранее отмечалось (стр. 23), эти вещества уже выделены у нескольких видов и в дальнейшем, по-видимому, будут найдены и у других кожеедов;

в) хранение пищевых продуктов и некоторых материалов (меха, ткани) при низких температурах (ниже 12°) полностью предохраняет их от повреждения кожеедами. Использование промораживания для истребления этих вредителей возможно только в тех случаях, когда склады заражены южными (особенно тропическими) видами;

г) высокие температуры могут применяться для дезинсекции (в специальных камерах) тех предметов и материалов, которые не портятся при нагревании их до 80° в течение 1—2 час (ткани, гербарии и т. п.);

д) в течение последнего десятилетия ведутся исследования влияния на кожеедов γ -излучения, лазеров (Howden, Auerbach, 1958; Nair, George, 1965; Tilton et al., 1966; Pointel, Phan Van Sam, 1969; Rahalkar, D'Souza, 1971; Brower, Tilton, 1972; Kobylnyk, Wilde, 1973; и др.) и некоторых стерилизующих веществ (Cohen, Levinson, 1968, 1972; Metwally et al., 1972a, 1972б), но эти методы еще не получили практического применения;

е) существующие в настоящее время летучие репелленты обладают очень слабым отпугивающим действием; химические и физические свойства этих веществ делают нежелательным применение их в жилых помещениях и исключают возможность использования для защиты пищевых продуктов и в шелководческих хозяйствах; ограниченное применение некоторых репеллентов (камфара, камфен, креозот) возможно только для защиты зоологических коллекций и гербариев при наличии в помещении герметических шкафов и совершенной вентиляционной системы.

К числу достаточно эффективных защитных мер следует отнести пропитку тканей и других материалов стойкими и нетоксичными для человека веществами, предотвращающими нападение личинок кожеедов. Некоторые из этих веществ обладают репеллентными свойствами (например, тетраметрин, поверхностно активные препараты), другие являются более

или менее сильными инсектицидами (лаурилпентахлорфенатом, гардона, С-9491 и др.; Whitmore, 1965; Bry et al., 1972; Lang, Bry, 1972);

ж) для уничтожения кожеедов на складах и в жилых помещениях широко применяются контактные инсектициды. Многие из них существенно снижают численность вредителей, но, как правило, не приводят к их 100%-ной гибели. Из многих препаратов, испытанных в нашей стране и за границей, наибольшей эффективностью обладают дилор, дильдрин, ДДВФ, карбарил, фоксим, неопинамин и некоторые другие.

Сравнительное изучение многих инсектицидов свидетельствует о том, что даже близкие виды кожеедов иногда проявляют разную чувствительность к одним и тем же препаратам, поэтому при расчетах дозировок инсектицида необходимо проводить предварительные лабораторные эксперименты на тех видах, с которыми предполагается вести борьбу;

з) полное уничтожение всех фаз развития любых видов кожеедов может быть достигнуто только при фумигации хранилищ или материалов. Из применяющихся в настоящее время фумигантов наилучшими показателями обладают бромистый метил, дающий прекрасный эффект даже при борьбе с диапаузирующими личинками капрового жука. При камерной фумигации могут использоваться такие вещества, как дихлорэтан, парадихлорбензол или карбоксид.