

## ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ ИВАНОВИЧА КУРЕНЦОВА

### A.I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings

---

2014

вып. XXV

УДК 595.764 (571.63)

#### СМЕНЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В ОНТОГЕНЕЗЕ СКАРАБАЕОИДНЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA, SCARABAEOIDEA) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

С.А. Шабалин

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

E-mail: oxcetonia@mail.ru

Для скарабаеоидных жесткокрылых Дальнего Востока России выделено 15 типов смен жизненных форм в онтогенезе. Наличие различных вариантов смен жизненных форм в онтогенезе у Scarabaeoidea позволяют им более полно использовать как трофические, так и топические ресурсы среды.

Изучение жизненных форм в динамическом аспекте широко распространено в ботанике. Идеи о динамичности и смене жизненных форм в онтогенезе организмов были заложены Е. Вармингом (1901), автором термина "жизненная форма" под которой он понимал "форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания". В отечественной энтомологии на проблему смены жизненных форм в онтогенезе обращали свое внимание В.Н. Беклемишев (1942), анализируя смены жизненных схем кровососущих членистоногих, Г.А. Мазохин-Поршняков (1954), выделяя основные приспособительные типы чешуекрылых и И.Х. Шарова (1981), выделив и проанализировав морфоэкологические типы жизненных циклов жуужелиц. Ю.Г. Аллеев (1986) отмечает, что динамизм экоморф обусловлен сменой важнейших биологических функций организма в онтогенезе и цикле развития вида; динамизмом и вариабельностью агрессивных факторов среды; ростом организма и изменением процессов его взаимодействия со средой. Он также указывает (Аллеев, 1980), что в некоторых отраслях зоологии, в частности в энтомологии, целесообразно описывать ряд стадий развития как последовательность сменяющих друг друга жизненных форм.

Нами были выделены группы жизненных форм имаго и личинок скарабеоидных жесткокрылых Дальнего Востока России (Шабалин, 2009). Целью настоящей работы является рассмотрение вариантов типов смен жизненных форм в онтогенезе скарабеоидных жесткокрылых исходя из жизненных форм имаго и личинок. Следуя работам И.Х. Шаровой, ставшими к настоящему времени классическими в энтомологии, в анализ включены жизненные формы только стадии развития жесткокрылых находящихся в трофодинамическом взаимодействии с окружающей средой. При этом покоящиеся в состоянии активного морфогенеза интерэкоморфные стадии (Расницын, 1965) нами из анализа были опущены. Типы смены жизненных форм в онтогенезе дальневосточных видов скарабеоидных жесткокрылых можно представить в виде схемы, линии на которой соответствуют этим типам (рис. 1).

Используя формулу, в числителе которой находится жизненная форма имаго, а в знаменателе – личинки для скарабеоидных жесткокрылых Дальнего Востока можно выделить 15 типов смен жизненных форм в онтогенезе. Рассмотрим эти типы.

**1 тип:**  $\frac{\text{Кератофаги} - \text{сирфетобионты}}{\text{Некробионты} - \text{кератофаги}}$

Имаго и личинки питаются шерстью млекопитающих и перьями птиц. К данному типу относятся представители семейства Trogidae. В ряде случаев отмечается забота о потомстве. Например, при содержании *Trox mandli* Balthasar в лабораторных условиях было отмечено, что имаго закапывают волокна шерсти, формируют из них неправильной формы клубочки, на поверхность которого откладывают яйца (Шабалин, 2012). Личинки обитают внутри кормового запаса. Имаго активны с мая по октябрь. За год мелкие виды способны давать до двух генераций, более крупные – по одной.

**2 тип:**  $\frac{\text{Мицетофаги} - \text{ботробионты}}{\text{Ботробионты} - \text{мицетофаги}}$

Жуки поедают подземные грибы (Николаев, 1989), для чего роют норки. Предположительно личинки обитают в норках, вырытых жуками, где питаются гумусом, пронизанным гифами грибов (Scholtz, Grebennikov, 2005). К этой группе мы относим представителей семейства Bolbosceratidae. Морфология личинок и сроки развития неизвестны.

**3 тип:**  $\frac{\text{Мицетофаги} - \text{сирфетобионты}}{\text{Геобионты} - \text{мицетофаги}}$

Жуки питаются плодовыми телами грибов, преимущественно разлагающимися на поверхности почвы. Разлагающиеся грибные остатки жуки помещают в подземную камеру, формируют из них овоид, в который откладывают яйцо. Развитие личинки происходит в овоиде. К данному типу смены жизненных форм отнесен *Onthophagus uniformis* Heyden.

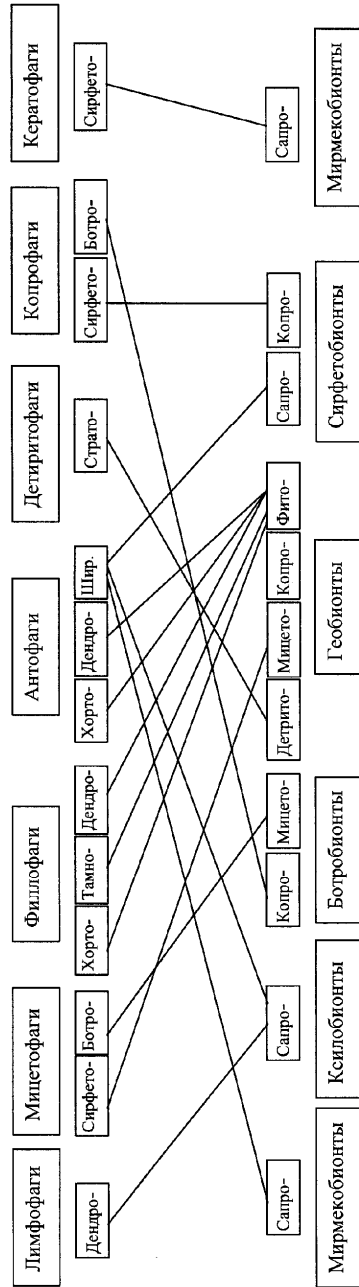


Рис. 1. Жизненные формы имаго (сверху) и личинок (снизу) скарabeидных жесткокрылых Дальнего Востока России в составе жизненного цикла. Обозначения ярусных группировок имаго: дендро – дендробионты, хорго – хортобионты, тамно – тамнобионты, сирфето – сирфетобионты, ботро – ботробионты, страто – стратобионты, шир – широкого спектра. Обозначения трофической специализации личинок: сапро – сапрофаг, копро – копрофаг, детрито – детритофаг, фито – фитофаг, мицето – мицетофаг, керато – кератофаг.

**4 тип:** Копрофаги – ботриобионты  
Ботриобионты – копрофаги

Жуки питаются экскрементами в норах мелких млекопитающих. Личинки, вероятно, обитают там же и поедают помет грызунов. К этому типу мы относим *Onthophagus olsoufieffi* Voucomont. Жуки исключительно редко попадают в экскрементах домашних животных (Кабаков, 2006), но, судя по коллекционным данным, в Приморье обычен в норах крысвидного хомячка (Шабалин, 2009). Имаго расселяется преимущественно в начале мая. Личинка и сроки развития не известны.

**5 тип:** Копрофаги – сирфетобионты  
Сирфетобионты – копрофаги

Жуки питаются экскрементами наземных позвоночных животных, находящимися над поверхностью почвы. Личинки развиваются как в подсыхших экскрементах позвоночных животных над поверхностью почвы, так и в запасах экскрементов, запасенных жуками в подземных камерах (овоидах). К пятому типу смены жизненных форм в онтогенезе отнесены представители родов *Geotrupes* Latreille, *Phellotrupes* Jekel, *Aphodius* Illiger, *Caccobius* Thomson, *Sisyphus* Latreille, *Copris* Geoffroy и большинство видов рода *Onthophagus* Latreille. Жуки активны с начала апреля по октябрь. Некоторые мелкие виды, например *Aphodius rectus* Motschulsky, способны давать до трех генераций в год, другие виды имеют одногодичную генерацию.

**6 тип:** Детритофаги – стратобионты  
Геобионты – детритофаги

Жуки питаются разлагающимися растительными остатками, обитают в листовом опаде, преимущественно по берегам рек. Личинки питаются детритом в верхних слоях почвы. Имаго активны с апреля по октябрь. Сроки развития личинок неизвестны.

**7 тип:** Лимфофаги – дендробионты  
Ксилобионты – сапрофаги

Имаго питается соком древесных растений. Личинки обитают в мертвой древесине лиственных пород. К данному типу отнесены виды семейства Lucanidae. Сроки развития разнообразны от года до пяти лет. Имаго активны в июне – сентябре.

**8 тип:** Антофаги – хортобионты  
Геобионты – фитофаги

К хортобионтам отнесен *Popillia quadriguttata* (Fabricius), жуки которого встречаются только на цветах травянистых растений – подмареннике

обыкновенным (*Gallium verum* L.) и лабазнике дланиевидным (*Filependula palmate* (Pall.) Maxim.) (Шабалин, 2005). Личинки обитают в поверхностных слоях почвы и поедают подземные части растений. Жуки активны с начала июля до середины августа. Генерация однолетняя. Эмбриональное развитие продолжается до 15 суток.

**9 тип:**  $\frac{\text{Антофаги – дендробионты}}{\text{Геобионты – фитофаги}}$

Имаго встречаются на цветках древесных растений, поедая нектар и пыльцу, иногда подгрызая лепестки. Личинки обитают в поверхностных слоях почвы и поедают подземные части растений. Часто фитофагия личинок носит сезонный характер и зависит от возраста личинок, температуры и влажности субстрата. К данному типу отнесен один вид – *Progopertha lucidula* (Faldermann). По нашим наблюдениям имаго этого вида встречаются на цветах садовых растений и клена приречного, с конца мая по июнь. Эмбриональное развитие личинок в условиях эксперимента продолжалось в течение 15 суток, генерация однолетняя.

**10 тип:**  $\frac{\text{Антофаги – широкие}}{\text{Мирмекобионты – сапрофаги}}$

Жуки питаются нектаром и пыльцой различных растений. В зависимости от сезона имаго могут встречаться на цветущих травах, преимущественно зонтичных, а также на цветах кустарников и деревьев. Личинки обитают в гнездах муравьев, где питаются материалами муравьиного гнезда. К этому типу мы относим личинок *Protaetia metallica* (Herbst) и *Clinterocera mandarina* (Шабалин, Калинина, 2005). Развитие личинок *Protaetia metallica* часто может происходить вне муравейника. Сроки эмбрионального развития неизвестны. Жуки активны с конца мая до середины сентября.

**11 тип:**  $\frac{\text{Антофаги – широкие}}{\text{Сирфетобионты – сапрофаги}}$

Жуки питаются нектаром и пыльцой различных растений. В зависимости от сезона имаго могут встречаться на цветущих травах, преимущественно зонтичных, а также на цветах кустарников и деревьев. Личинки поедают разлагающиеся растительные остатки. К этому типу относятся *Antracophora rusticola* Burmeister, *Protaetia brevitarsis* (Lewis), *Gametis jucunda* (Faldermann) и *Cetonia viridiopaca* (Motschulsky). Часто указанные виды тяготеют к антропогенному ландшафту, где находят необходимый субстрат для откладки яиц и большое количество цветков, на которых имаго способны питаться. Жуки активны в летний период. Сроки откладки яиц и развития личинок растянуты. Эмбриональное развитие около 10 суток. Генерация 1-2 летняя, в зависимости от даты откладки яиц (Шабалин, Калинина, 2006).

**12 тип:** Антофаги – широкие  
Ксилобионты – сапрофаги

Жуки питаются нектаром и пыльцой различных растений. В зависимости от сезона имаго могут встречаться на цветущих травах, преимущественно зонтичных, а также на цветах кустарников и деревьев. Личинки развиваются в разлагающейся древесине, преимущественно лиственных пород, поедают разлагающуюся древесину. Это *Trichius fasciatus* (Linnaeus), *Lasiotrichius succinctus* (Pallas), *Osmoderma davidis* Fairmaire, *Osmoderma caelestis* (Gusakov) и *Protaetia marmorata* (Fabricius). Имаго активны с конца мая по сентябрь. Эмбриональное развитие длится от 10 до 15 суток. Сроки развития личинок разнообразны и занимают от года у *Lasiotrichius succinctus* до трех лет у *Osmoderma davidis*.

**13 тип:** Филлофаги – тамнобионты  
Геобионты – фитофаги

Жуки поедают фотосинтезирующие части кустарников. Личинки обитают в поверхностных слоях почвы и поедают подземные части растений. Часто фитофагия личинок носит сезонный характер и зависит от возраста личинки, температуры и влажности субстрата. К этому типу мы относим виды родов *Sericania* Motschulsky и *Apogonia* Kirby, а также *Rhombonyx testaceipes* Motschulsky, *Popillia flavosellata* Fairmaire и *P. mutans* Newman. Жуки активны с мая по сентябрь. Эмбриональное развитие до 20 суток. Генерация преимущественно однолетняя, лишь у *Rhombonyx testaceipes* двухлетняя.

**14 тип:** Филлофаги – дендробионты  
Геобионты – фитофаги

Жуки питаются фотосинтезирующими частями древесных растений. Личинки обитают в поверхностных слоях почвы и поедают подземные части растений. Это *Ectinohoplia rufipes* (Motschulsky), известный как вредитель ясеня носолистного (Землина, Ануфриев, 1960), а также представителей родов *Holplostermus* Agassiz, *Holotrichia* Hope, *Lasiopsis* Erichson и *Brahmina* Blanchard. Жуки активны с середины мая по сентябрь, наибольшая активность отмечается в июне-августе. Эмбриональное развитие занимает до 20 суток. Генерация от года до 3 лет.

**15 тип:** Филлофаги – хортобионты  
Геобионты – фитофаги

Жуки питаются фотосинтезирующими частями травянистых растений. Личинки обитают в поверхностных слоях почвы и поедают подземные части растений. К этому типу мы относим представителей рода *Maladera* Mulsant et Rey, а также *Blitopertha pallidipennis* Reitter. Жуки активны с начала мая до октября. Эмбриональное развитие занимает до 10 суток. Генерация однолетняя.

## Заключение

Для скарабаеоидных жесткокрылых Дальнего Востока России выделено 15 типов смен жизненных форм в онтогенезе. Типы смен жизненных форм в онтогенезе можно разделить на 2 группы. Первая группа включает 6 типов (1–6), у которых имаго и личинки имеют одинаковую трофическую специализацию, при этом имаго проявляет различные виды заботы о потомстве (запасание корма). К первой группе относятся представители семейств Trogidae, Geotrupidae, Volboceratidae, а также часть пластинчатоусых жуков (Scarabaeidae: Leparosticti). Вторая группа представлена 9 типами (7–15), у которых имаго и личинки имеют различную трофическую специализацию, а забота имаго о потомстве не выражена. К этой группе типов смен жизненных форм в онтогенезе относятся растительноядные пластинчатоусые жуки (Scarabaeidae: Pleurosticti) и рогачи (Lucanidae).

Деление типов смен жизненных форм в онтогенезе скарабаеоидных жесткокрылых на две группы в общих чертах отражает дихотомическое ветвление надсемейства Scarabaeoidea по С.И. Медведеву (1976) на группы Leparosticti и Pleurosticti. В нашем случае ко второй группе относятся так же и семейство Lucanidae, представители которого на Дальнем Востоке России тесно связаны с древесной растительностью. Изменение трофической специализации имаго и личинок рядом авторов рассматривается как один из факторов эволюции скарабаеоидных жуков (Iablokov-Khnzorian, 1971; Scholtz, Grebennikov, 2005). Мы использовали этот фактор в качестве одного из критериев для выделения жизненных форм, а предложенная нами система смен жизненных форм в онтогенезе у скарабаеоидных жесткокрылых отражает лишь общее деление надсемейства на растительноядные формы и формы, поедающие мертвую органические вещества. Таким образом, разделение типов смен жизненных форм скарабаеоидных жесткокрылых в онтогенезе тесно связано с освоением жуками и их личинками различных кормовых субстратов. В целом можно отметить, что наличие различных вариантов смен жизненных форм в онтогенезе позволяют скарабаеоидным жесткокрылым более полно использовать как трофические, так и топические ресурсы среды.

## Благодарности

Исследование выполнено при поддержке грантов Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых ученых и ведущих научных школ Российской Федерации № МК–493.2013.4 и № НШ–150.2014.4, грантов РФФИ № 14–04–31014 и № 14–04–00649, а также гранта Президиума ДВО № 12–I–ОБН–02.

## Литература

- Аллев Ю.Г.* Жизненная форма как система адаптаций // Успехи современной биологии. 1980. Т. 90, вып. 3. С. 462–477.  
*Аллев Ю.Г.* Экоморфология. Киев: Наукова думка, 1986. 424 с.

- Беклемишев В.Н. О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих членистоногих // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. М.: Медгиз, 1942. С. 39–44.
- Варминг Е. Ойкологическая география растений. М.: Типография И.А. Баландина, 1901. 542 с.
- Землина А.Г., Ануфриев Л.А. Хрущи *Ectinohoplia rufipes* Motsch. – новый вредитель ясеня в Приморском крае // Сообщения ДВ филиала СО АН СССР. Вып. 12. Владивосток, 1960. С. 153–155.
- Кабаков О.Н. Пластинчатоусые жуки подсемейства Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) фауны России и сопредельных стран. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006б. 374 с.
- Мазохин-Поршняков Г.А. Основные приспособительные типы чешуекрылых (Lepidoptera) // Зоологический журнал. 1954. Т. 33, вып. 4. С. 822–840.
- Медведев С.И. К систематике и филогении пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) Палеарктики // Энтомологическое обозрение. 1976. Т. 55, вып. 2. С. 400–409.
- Николаев Г.В. 28. Сем. Scarabaeidae – Пластинчатоусые [общая характеристика семейства] // П.А. Лер (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Л.: Наука, 1989. С. 380–382.
- Расницын А.П. Некоторые аспекты взаимоотношений морфогенеза и роста в эволюции насекомых // Энтомологическое обозрение. 1965. Т. 44, вып. 3. С. 476–485.
- Шабалин С.А. К экологии и биологии *Popillia quadriguttata* (Fabricius) (Coleoptera, Scarabaeidae) в Приморском крае // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 16. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 68–72.
- Шабалин С.А. Почвенные жесткокрылые (Coleoptera) Южного и Среднего Сихотэ-Алиня. Автореферат дис... канд. биол. наук. Владивосток, 2009. 23 с.
- Шабалин С.А. Описание личинки и куколки *Trox mandli* (Coleoptera, Trogidae) с Дальнего Востока России // Зоологический журнал. 2012. Т. 91, № 12. С. 1530–1532.
- Шабалин С.А., Калинина О.И. Редкие бронзовки (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae) Приморского края // Животный мир Дальнего Востока. Вып. 5. Благовещенск: БГПУ, 2005б. С. 67–70.
- Шабалин С.А., Калинина О.И. К экологии и биологии Дальневосточной оленки – *Oxusetonia jucunda* (Faldermann, 1835) (Coleoptera, Scarabaeidae: Cetoniinae) в Приморском крае // Чтения памяти А. И. Куренцова. Вып. 17. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 89–93.
- Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Carabidae). М.: Наука, 1981. 360 с.
- Iablokov-Khnzorian S.M. Essais sur la phylogenie des Lamellicornes // Труды XIII Международного энтомологического конгресса. Т. 1. Л.: Наука, 1971. С. 253.
- Scholtz C.H., Grebennikov V.V. 12. Scarabaeiformia Crowson, 1960 // Handbook of Zoology, Vol. IV, Arthropoda, Part II, Insecta. Coleoptera, Vol. 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Mухophaga, Polyphaga partim). Berlin: Walter De Gruyter, 2005. P. 345–365.



CHANGES OF LIFE FORMS IN ONTOGENESIS OF SCARABAEOID  
BEETLES (COLEOPTERA, SCARABAEOIDEA) OF THE RUSSIAN FAR EAST

S.A. Shabalin

Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian  
Academy of Science, Vladivostok, Russia

Fifteen types of the changes of life forms in the ontogenesis of Scarabaeoidea are defined in the Russian Far East. Presence of different combinations of imago and larvae life forms allows Scarabaeoid beetles better use trophic and topical resources.