

На правах рукописи

БЕНЬКОВСКИЙ Андрей Олегович

БИОЛОГИЯ ПРЭСНОВОДНЫХ ЛИСТОЕДОВ-РАДУЖНИЦ  
(COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE: DONACIINAE)

03.00.09 - Энтомология

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва - 1998

Работа выполнена в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва)

**Научный руководитель:** доктор биологических наук,  
профессор **Н.Н. Смирнов**

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук,  
профессор **Л.Н. Медведев**

доктор биологических наук  
**К.В. Макаров**

**Ведущее учреждение:** Московский Государственный  
Университет им. М.В. Ломоносова

Защита диссертации состоится 1 декабря 1998 г. в 14 часов на заседании специализированного совета Д 002.48.02 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 117071 Москва, Ленинский проспект, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН

Автореферат разослан 16 октября 1998 г.

Ученый секретарь Совета  
кандидат биологических наук

**Л.Т. Капралова**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Объект исследования.** Радужницы (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae) - подсемейство жуков-листоедов, насчитывающее 160 видов, распространенных в Голарктике, Эфиопской и Ориентальной областях. Наибольшего видового разнообразия радужницы достигают в умеренных широтах Северного полушария. Это очень обычные насекомые, населяющие разнообразные пресные водоемы. Личинки радужниц обитают на погруженных частях, б. ч. на корнях, водных растений, где высасывают растительные соки. Они дышат с помощью брюшных крючков - придатков последней пары дыхалец, которыми они протыкают растительные ткани, достигая воздухоносных межклетников. Окукливание происходит в коконе, прикрепленном, как правило, к корню и заполненном воздухом.

**Актуальность проблемы.** Радужницы упоминаются во всех сводках по животному миру пресных водоемов. Однако их образ жизни изучен недостаточно. До сих пор не были описаны личинки многих, даже обычных видов. Это затрудняет любые исследования по биологии радужниц, особенно ввиду того, что личинки разных видов часто встречаются вместе (именно поэтому диссертация начинается с анализа морфологии и определителя личинок). Связь с растениями-хозяевами, кормовой спектр видов, поведение жуков исследованы недостаточно. Цикл развития радужниц был до сих пор неизвестен.

Недостаточность знаний по биологии радужниц вместе со сложностью определения видов по преимагинальным стадиям приводит к тому, что Donaciinae редко учитываются в экологических работах, несмотря на то, что их личинки достигают высокой численности и биомассы. Филогенетические реконструкции встречают затруднения в связи со слабой изученностью морфологии и биологии личинок (Askevold, 1990 a). В литературе встречаются ошибочные суждения, которые переходят из издания в издание. Это касается как разных аспектов биологии, так и морфологии и систематики преимагинальных стадий.

**Цель и задачи работы.** В связи с вышеизложенным было задумано комплексное исследование биологии радужниц.

Были поставлены следующие **основные задачи**:

1. Изучить общую и сравнительную морфологию личинок радужниц.
2. Сравнить видовые комплексы разных типов водоемов и установить закономерности биотопического распределения.

3. Составить списки растений-хозяев для максимального числа видов, изучить способы питания жуков и личинок.
4. Исследовать поведение жуков при спаривании. Описать яйцекладки.
5. Изучить жизненные циклы наиболее обычных видов.
6. Выявить диагностические признаки личинок и составить определительные таблицы для возможно большего числа видов.

**Научная новизна.** На большом материале изучена морфология личинок. Выделен ряд **новых** систематических признаков. Составлены **оригинальные** определительные таблицы и диагнозы родов и видов Donaciinae по личинкам. Личинки 9 видов описаны **впервые**. Достоверно установлены кормовые растения 22 видов радужниц, растения из 9 родов **впервые** регистрируются как кормовые для личинок 7 видов. Выполнен анализ трофических связей и на его основе предложена гипотеза о смене растений-хозяев в эволюции радужниц. Выполнены наблюдения по питанию имаго 12 видов, **впервые** для Donaciinae описан механизм питания жуков на поверхности листа. **Впервые** экспериментально подтверждено потребление пыльцы жуками нескольких видов. Изучено брачное поведение у 14 видов (у 12 из них - **впервые**), что позволило выделить неописанный ранее подготовительный этап спаривания. Обнаруженный у радужниц вариант ухаживания **впервые** отмечен для отряда Coleoptera. Установлена связь между степенью развития темных бугорков у самки и поведением самца во время спаривания. Рельеф темени, использовавшийся ранее как систематический признак, получил объяснение с точки зрения функциональной морфологии. Описаны яйцекладки 6 видов (2 - **впервые**). **Впервые** установлено число личиночных возрастов и продолжительность развития у радужниц. Выявлено 3 типа жизненного цикла, отмечена его связь с фенологией кормовых растений.

**Теоретическое и практическое значение.** Материалы диссертации составляют основу готовящейся монографии по биологии радужниц. Определительные таблицы личинок Donaciinae могут быть использованы как при выполнении исследований по экологии и систематике, так и при проведении гидробиологической студенческой практики. Сведения по морфологии личинок важны для работ по филогении. Данные по кормовым связям радужниц и поведению жуков будут полезны при написании учебной и справочной литературы по биологии пресноводных беспозвоночных.

**Апробация работы.** Основные результаты исследования доложены на семинарах Лаборатории экологии пресноводных сообществ и совместном коллоквиуме Лаборатории почвенной зоологии и экспериментальной энтомологии, Лаборатории морфологии и экологии насекомых и Лаборатории эко-

логии пресноводных сообществ Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 3 работы, 2 приняты к печати. Все статьи написаны без соавторов.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов и списка цитированной литературы. Рукопись содержит 138 страниц машинописного текста, 21 таблицу и 31 лист с рисунками. Список литературы включает 125 работ, из них 90 на иностранных языках.

#### **ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО БИОЛОГИИ РАДУЖНИЦ**

Успехи систематики радужниц всегда значительно опережали накопленные знания по биологии этих насекомых. К середине XIX в. уже было описано 37 видов (Lacordaire, 1845), но практически до начала XX в. сведения по преимагинальным стадиям и образу жизни радужниц носили только общий характер (Mulsant, 1847, Sanderson, 1900 и др.). МакЖилливрэй (MacGillivray, 1903) составил первый определитель личинок радужниц (для 7 североамериканских видов), выполнил некоторые биологические наблюдения. Бёвинг (Böving, 1910) опубликовал первую и до сих пор единственную монографию по биологии *Dopacinae*, изучил анатомию, составил первую определительную таблицу личинок 10 европейских видов. Гофман (Hoffman, 1940 a,b,c) выпустил серию статей, посвященных образу жизни и преимагинальным стадиям 11 американских видов. Отечественные ученые составили самые полные на сегодняшний день определители личинок радужниц (Оглоблин, Медведев, 1971, Медведев, Зайцев, 1978). Длительное время предметом исследований и дискуссий была проблема подводного дыхания личинок (Schmidt-Schwedt, 1887, Ege, 1915, Varley, 1939, Hoffman, 1940 c, Houlihan, 1969, и др.). Адаптации к подводному обитанию у имаго *Macroplea* исследовал Броше (Brocher, 1911). Бактериальные симбионты, играющие роль в пищеварении у личинок, изучены Штаммером (Stammer, 1935). Описан процесс формирования кокона (Scherf, 1969). В недавние годы описаны неизвестные ранее личинки (Медведев, Зайцев, 1980, Зайцев, 1982, Зайцев, Павлов, 1986, Lee, 1991, Narita, 1991, Reid, 1993). Предпринимаются попытки использования морфологии личинок и биологических особенностей радужниц для изучения эволюции листоедов (Askevold, 1990 a, Lee, 1993).

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данное исследование проводилось с 1990 г. Материалом для изучения морфологии и составления определителя личинок, выяснения кормовой специализации, биотопической приуроченности видов послужили сборы из 31 местонахождения в Европейской части России, а также из отдельных мест Сибири, Дальнего Востока, Украины, Крыма, Польши и Монголии (8 местонахождений). Всего собрано 189 серий личинок (2932 экз.) и коконов (919 экз.). Изготовлено 78 постоянных препаратов личинок и личиночных экзувиев в канадском бальзаме по оригинальной методике. Для сбора яйцекладок были осмотрены подводные части растений, заселенных одним видом радужниц. Все преимагинальные стадии были фиксированы и хранятся в 90 % этаноле. Взрослые насекомые для выяснения биотопического распределения, кормовых растений, изучения поведения были собираемы в тех же местообитаниях, что и преимагинальные стадии. Дополнительные сведения по срокам лёта были получены при обработке коллекций Кафедры энтомологии Биологического факультета МГУ (г. Москва), Зоологического музея МГУ (г. Москва) и Зоологического Института РАН (г. С.-Петербург).

Морфология личинок была изучена по препаратам под микроскопом при увеличении от 80 до 700 раз, рисунки деталей строения выполнены с помощью рисовального аппарата РА-6. Спиртовые материалы по преимагинальным стадиям исследованы под биноклем при увеличении от 8 до 56 раз.

Видовая принадлежность личинок была определена путем их сравнения с препаратами личиночных экзувиев из коконов, содержащих сформировавшихся жуков.

Для наблюдений по питанию имаго, изучения репродуктивного поведения я помещал в чашку Петри, защищенную от прямых солнечных лучей, 1-4 пары жуков одного вида вместе с листьями и цветами кормового растения. Наблюдение велось под биноклем через прозрачную крышку.

Разработан метод изучения жизненного цикла радужниц. Из-за специфики местообитания и большой продолжительности развития (несколько лет) неприменим метод непосредственного наблюдения. Поэтому пришлось прибегнуть к косвенному методу - регулярным сборам и анализу размерного и возрастного состава личинок. В течение 6 летних сезонов был собран материал по жизненным циклам 6 видов. Для определения числа личиночных возрастов были измерены ширина головы и длина сильно склеротизованных брюшных крючков у личинок, собранных в природе, а также у личинок 1 возраста, выведенных из яиц в лаборатории. Размерный состав личинок в популяции исследован путем измерения длины их тела, которая

постепенно увеличивается между линьками. Данные по личиночным возрастам, размерному составу личинок и датам нахождения яиц, коконов и имаго были сопоставлены для выяснения общей продолжительности развития и длительности отдельных стадий. Для манипуляций с личинками при измерениях под бинокляром применялось оригинальное приспособление.

### ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ЛИЧИНОК

В главе представлены оригинальные данные по общей и сравнительной морфологии личинок из 4 родов: *Donacia*, *Plateumaris*, *Macrophea* и *Neohaemonia*. Выделены диагностические признаки, которые желательно включать в описания вновь найденных личинок, чтобы эти описания были сопоставимы и отражали межродовые и межвидовые различия.

**Диагностические признаки рода:** 1) пропорции лба, 2) число и размер лобных хет, 3) форма верхней губы, 4) форма отростка лацинии, 5) относительный размер брюшных крючков.

**Диагностические признаки вида:** общие: 1) окраска; 2) верхняя губа: число хет, взаимное расположение маргинальных хет, форма переднего края; 3) молярный край мандибулы: форма, зубчики; 4) форма ментального склерита; 5) средне- и заднегрудь: число рядов хет в группах: наружной и внутренней претергальной, внутренней посттергальной, стеральной; число хет в группах: боковой и срединной интеркалярной; 6) 1-4 сегменты брюшка: число рядов хет в группах: наружной и внутренней претергальной, ширина посттергальной группы относительно расстояния до внутренней претергальной группы; 7) шипики микроскульптуры на нижней стороне тела, перепончатых частях тазика и бедра.

Специфические признаки *Donacia*: 1) соотношение длины дистальных и медиальных хет верхней губы; 2) взаимное расположение наружной и внутренней претергальных групп средне- и заднегрудь; 3) взаимное расположение наружной и внутренней претергальных групп, ширина посттергальной группы относительно расстояния до внутренней претергальной группы на 1-4 сегментах брюшка; 4) форма и относительная длина хет тергальных групп грудных и 1-6 брюшных сегментов.

Специфические признаки *Macrophea* и *Neohaemonia*: 1) верхняя губа: длина медиальной хеты, ее положение относительно проксимальной и угловой хет; 2) число хет во внутренней претергальной группе средне- и заднегрудь; 3) число хет в претергальной группе 6-7 сегментов брюшка.

Специфические признаки *Plateumaris*: 1) пропорции верхней губы; 2) число хет в педальной и стеральной группах 4-6 сегментов брюшка; 3)

пропорции мандибулы.

В главе представлены оригинальные определительные таблицы и диагнозы личинок 27 видов из 4 родов. Специально исследованы детали строения личинок, в отношении которых имеются расхождения в современной литературе. Личинки всех изученных мной видов *Donacia*, *Neohaemonia* и *Macropilea* имеют по 8 лобных хет. У личинок *Plateumaris* 4 длинные лобные хеты. Число коротких хет, по-видимому, может различаться у разных видов, у *P. discolor* и *P. weisei* их по 6. На наличнике всегда 2 поры, на верхней губе - 4. У всех исследованных видов, кроме *D. tomentosa*, 16 хет на верхней губе, у последнего вида - 18 из-за удвоения угловых хет. Все личинки имеют по 2 хеты на мандибуле, 1 хету на коготке. Первая пара дыхалец находится на среднегруди, на других грудных сегментах их нет. Ресничный аппарат дыхалец обнаружен у всех изученных личинок.

#### ГЛАВА 4. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ОБРАЗ ЖИЗНИ

В данной главе я привожу описание образа жизни личинок и жуков, сведения о биотопическом распределении видов на основе собственных наблюдений.

*Биотопическое распределение.* В литературе отмечалась приуроченность видов рода *Donacia* к водоемам, а *Plateumaris* - к болотам и сырым лугам (Рейхардт, Оглоблин, 1940 и др.). По моим наблюдениям, большинство видов *Donacia*, действительно, предпочитает местообитания с открытой водной поверхностью, но некоторые виды также селятся на болотах: *D. obscura* регулярно попадалась на осоково-вахтовом болоте (Мурманская обл.), а *D. brevitarsis* в массе обнаружена на осоковом болоте в смешанном лесу (Московская обл.). Виды рода *Plateumaris* найдены на болотах, а также по берегам рек и прудов. Из двух широко распространенных видов *Macropilea* один, *M. appendiculata*, обитает во всех типах пресных водоемов. Другой, *M. mutica*, селится, кроме того, в устьях рек, впадающих в море.

Сравнение видового состава радужниц в водоемах разных типов в Московской области: озеро Глубокое (1200 x 850 м), маленькая загрязненная канава в г. Зеленоград и Москва-река в районе пос. Николина Гора показало, что наличие видов радужниц в водоеме определяется составом растительности и не зависит прямо от типа или чистоты водоема. Это любопытно, так как для многих других пресноводных насекомых, как например ручейников (Trichoptera), именно проточность, размер и загрязненность водоема являются определяющими факторами биотопического расп-



ределения (Лепнева, 1966).

*Образ жизни имаго.* Жуки *Donacia* и *Plateumaris* обитают на надводных частях растений, большей частью, открыто. Имаго *D. simplex*, *D. bicolor* и *D. marginata* часто заползают в пазухи листьев ежеголовника, *D. vulgaris* - рогоза, *D. clavipes* - тростника. Я неоднократно находил *D. sparganii* в цветах кубышки. Жуки *Donacia* заходят в воду нечасто: одни - только для яйцекладки (например, *D. thalassina*, *D. clavipes*, *D. semicuprea*), другие (*D. versicolorea*, *D. sparganii*, *D. vulgaris*) прячутся при опасности на нижнюю сторону плавающих листьев кормовых растений. Наконец, *D. crassipes* и, по-видимому, все виды *Plateumaris* никогда не опускаются под воду.

Среди изученных мной видов многие активно летают. Это *D. aquatica*, *D. dentata*, *D. bicolor*, *D. marginata*, *D. thalassina*, *D. impressa*, *D. crassipes*, *D. brevitarsis* и *P. discolor*. Не склонные к полету жуки *D. clavipes* перемещаются по воде, широко расставив ноги, раскрыв надкрылья и работая крыльями.

Жуки из рода *Macrolea* всю жизнь проводят в воде и имеют адаптации для дыхания в этих условиях. Они ползают по дну и подводным частям растений и имеют очень длинные, тонкие лапки с сильно удлинненным четвертым члеником, позволяющие хорошо цепляться за растения. Такое строение лапок демонстрирует конвергентное сходство с жуками-долгоносиками *Vagous*, *Phytobius leucogaster*, *Eubrychius velatus*, также перешедшими к подводному обитанию.

*Образ жизни личинок.* Вылупляющиеся из яиц личинки падают на дно водоема (я наблюдал в аквариуме вылупление у *D. crassipes*, *D. dentata* и *D. clavipes*) и углубляются в грунт, достигая корней кормового растения, за счет которых проходит дальнейшее развитие. По моим наблюдениям, личинки *D. bicolor*, *D. simplex*, *D. vulgaris*, *D. impressa* и *D. marginata* также могут заползать в пазухи листьев под водой, а личинки *D. tomentosa* обитают преимущественно в пазухах листьев и редко встречаются на корнях. С жизнью в толще грунта связаны светлая окраска тела и редукция глазков до пигментных пятен. Я установил, что личинкам радужниц свойствен отрицательный фототаксис: оказавшись в аквариуме на свету они стремятся уползти в темноту.

Передвижению в толще грунта способствуют хеты, имеющие вид коротких шипиков, густо покрывающих тело и наклоненных назад. Я наблюдал, как во время движения личинки по телу проходит волна, ноги одной пары двигаются одновременно, а пары ног - поочередно. Когда личинка ползет,

брюшные крючки, направленные вперед, плотно прижимаются девятому и десятому сегментам брюшка и не мешают движению. Внешне и по способу движения личинки радужниц очень напоминают личинок слепней (Diptera: Tabanidae), которые обитают в тех же условиях.

#### ГЛАВА 5. ОТНОШЕНИЯ РАДУЖНИЦ И ИХ РАСТЕНИЙ-ХОЗЯЕВ

Литературные данные о кормовых растениях радужниц основаны, большей частью, на находениях имаго на том или ином растении и не всегда достоверны. Гаевская (1966) и Медведев, Рогинская (1988) суммировали всю имеющуюся ранее информацию по трофическим связям Donaciinae. Мной изучены основные (т.е. пригодные для питания имаго и нормального развития личинок) кормовые растения 23 видов. Для личинок 7 видов впервые отмечены как кормовые растения из 9 родов, выдвинута гипотеза о смене кормовых растений в эволюции Donaciinae.

В главе дан список кормовых растений, составленный на основе сборов личинок, наблюдений и экспериментов по питанию имаго. Рдест плавающий и альпийский, ситник скученный и частуха подорожниковая впервые отмечены как кормовые растения личинок *D. aquatica*. Личинки *D. clavipes* впервые найдены на корнях ситняга игольчатого, личинки *D. marginata* и *D. tomentosa* - на корнях тростянки овсяницевидной, личинки *D. sparganii* - на корнях урути колосистой, личинки *M. appendiculata* - на корнях осоки вздутой, водяного лютика расходящегося, личинки *M. mutica* - на корнях бразении Шребера.

Личинки радужниц трофически связаны с растениями из 13 семейств. Наибольшее число видов (12) отмечено на осоковых, 8 - на злаках, по 5 - на ежеголовниковых, рдестовых и рогозовых. На растениях из остальных семейств развиваются личинки 1-3 видов. Среди личинок изученных видов преобладают монофаги (питаются на растениях из одного рода - 40 %) и биотопические олигофаги (питаются на растениях из разных порядков, произрастающих в одном биотопе - 44 %), полифагов значительно меньше (12 %), зоолигофаг (питается на растениях одного порядка) один (4%).

При питании личинки прогрызают круглое отверстие в корне, погружают туда голову и переднегрудь и высасывают растительные соки. Переднегрудь плотно затыкает собой отверстие и не позволяет воде и илу попадать в место питания. Личинки, живущие в пазухах листьев, прогрызают ямки, как на корнях, или выгрызают в листьях большие полости, в которых помещаются целиком.

Взрослые насекомые питаются на растениях из 11 семейств. Наиболь-

шее число видов (11) питается на осоковых. На втором месте ежеголовниковые - шесть видов радужниц. Злаки потребляются жуками пяти видов. На розовых и рдестовых питаются взрослые насекомые четырех и трех видов, соответственно. С остальными семействами растений связано по одному виду. Кормовая специализация у имаго ряда видов уже, чем у личинок. Среди имаго больше доля монофагов (60 %) и зоолигофагов (12 %), меньше - биотопических олигофагов (16 %). Полифаги - те же 3 вида (12 %).

У листоедов личинки обычно используют более узкий круг кормовых растений, чем имаго (Дубешко, Медведев, 1989). Обратное соотношение у радужниц может быть связано с тем, что яйца откладываются вблизи поверхности воды на большом расстоянии, иногда в нескольких метрах, от корней, на которых предстоит питаться личинкам. Выживаемость личинок повышается, если им удастся использовать более широкий круг кормовых растений.

*Способы питания имаго* изучены в лаборатории для 9 видов радужниц. Характерные видоспецифичные погрызы найдены также в природе.

#### 1. Питание на плоскости листа.

1) мелкие погрызы (0,5 x 1,5 мм), разбросанные по поверхности листа кувшинки и кубышки - характерно для *D. crassipes*. В литературе такой тип погрызов описан не был.

2) мелкие погрызы, почти такие же, как у *D. crassipes*, но расположенные в виде волнистой "дорожки" на листьях стрелолиста и частухи - принадлежат *D. dentata*.

3) канавки разной длины (от нескольких миллиметров до 2 см) и шириной 1-3 мм с неровными краями на листьях разных растений. Так питаются жуки *D. bicolor*, *D. marginata*, *D. vulgaris*, *D. sparganii*, *D. aquatica*, *D. semicuprea*, *D. versicolorea*, *D. cinerea* и *D. clavipes*. Жуки обычно выгрызают мякоть листа, оставляя эпидермис с противоположной стороны, *D. versicolorea* часто прогрызает лист насквозь. **Механизм питания** ранее не был изучен. У всех исследованных мной видов этой группы он одинаков (Рис. 1). Голова у радужниц достаточно подвижна относительно переднегруди. Жук наклоняет голову вперед, так что мандибулы оказываются в вертикальной плоскости к поверхности листа, поворачивает голову, допустим, влево и немного наклоняет ее влево относительно продольной оси. Жук начинает грызть, передвигая голову слева направо. Пройдя так 1,5-3 мм, он поворачивает голову направо, наклоняет ее вправо и продолжает грызть лист, но уже в обратную сторону, немного

продвинувшись вперед. Голова движется по волнистой траектории, как у *D. dentata*, но в отличие от последней, она не отрывается от поверхности листа, и получается сплошной погрыз.

4) сквозные погрызы округлой или неправильной формы на листьях кувшинки и кубышки - *D. crassipes*.

2. Питание свернутыми листьями. Листья тростника иногда несут поперечные ряды округлых сквозных отверстий. Это следы питания жуков *D. clavipes* на молодых листьях, свернутых в трубку. Жук прогрызает глубокую ямку через несколько слоев листа. Поэтому на развернутом листе один погрыз выглядит как серия отверстий (наблюдения в природе).

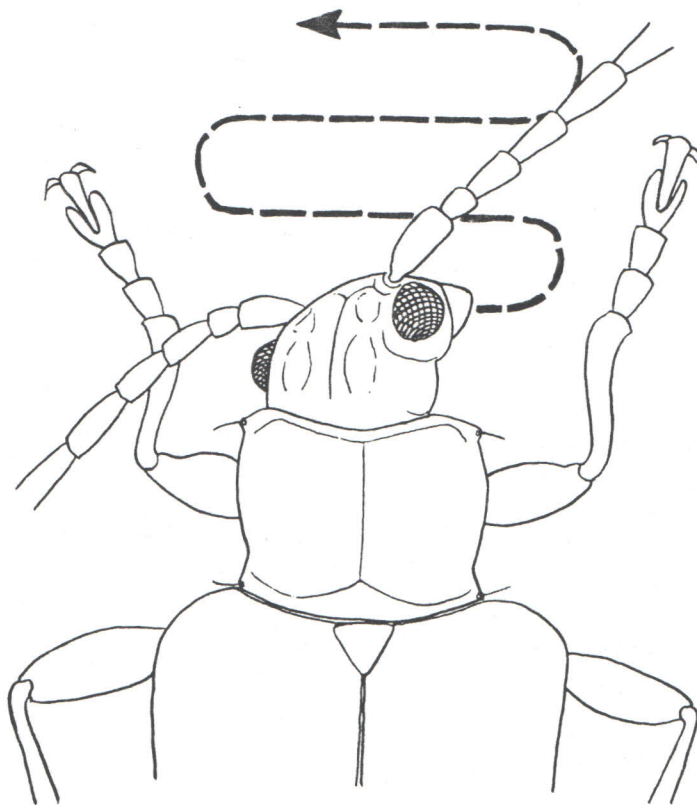


Рис. 1. Движение головы жука *Donacia bicolor* во время питания на листе ежеголовника прямого.

3. Питание пыльцой. Впервые доказано в садках потребление пыльцы жуками *D. thalassina*, *D. obscura*, *D. brevitarsis* и *P. discolor*. Эти виды питаются исключительно пыльцой, так как даже при высокой численности жуков я не находил повреждений вегетативных органов. Живущая на камыше *D. impressa* часто встречается на колосках и, видимо, также питается пыльцой, так как отсутствуют погрызы вегетативных частей.

*Смена кормовых растений в эволюции радужниц.* Donaciinae произошли от наиболее примитивных листоедов подсемейства Sagrinae в середине Мелового периода (Bogowiec, 1984). По-видимому, радужницы жили исходно на берегах водоемов и болотах, питались осоковыми и злаками. Об этом говорит тот факт, что наибольшая доля монофагов приурочена к растениям из этих семейств, а также то, что осоковые и злаки присутствуют в рационе большинства видов. Личинки *Plateumaris*, обитающие на болотах и по берегам водоемов, менее специализированы, чем у *Donacia* и *Macropylea*. Эволюция радужниц была, вероятно, связана с заселением растений, произрастающих на небольших и средних глубинах (частуховые, рогозовые, ежеголовниковые, сусаковые) и имеющих как приподнятые над водой, так и плавающие листья. Виды, живущие на растениях из трех последних семейств, сохранили способность питаться также осоковыми и злаками. Наконец, некоторые виды радужниц освоили произрастающие на больших глубинах растения (рдестовые, сланягодниковые и кувшинковые) с плавающими и полностью погруженными листьями, но утратили связь с осоковыми и злаками. Параллельно с заселением новых кормовых растений взрослые насекомые осваивали водную среду. Ближе всего к предковому состоянию в этом отношении стоят виды *Plateumaris*: жуки никогда не опускаются под воду, промежуточные варианты есть у разных видов *Donacia*, а имаго *Macropylea* приспособились к подводному существованию.

*Растение как место постройки кокона.* Обычно личинки строят коконы для окукливания на корнях своих кормовых растений, но иногда коконы прикрепляются и к корням других растений. Так коконы *D. bicolor* были найдены на корнях кизляка кистецветного (сем. Primulaceae), *D. dentata* - на корнях осоки, *D. vulgaris* - на корнях тростника, частухи, осоки, камыша укореняющегося и ежеголовника прямого. По моим наблюдениям, у *M. appendiculata* отсутствует приуроченность к определенным видам растений для постройки кокона - последние попадались на самых разных водных растениях. Многие из этих коконов содержали куколок или полностью сформировавшихся жуков. Поэтому, я могу заключить, что для превращения

личинкам подходит не только корень своего кормового растения, но и других растений, растущих поблизости.

#### ГЛАВА 6. РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Репродуктивное поведение у листоедов складывается из следующих главных этапов: брачное поведение (прекопуляционное поведение, спаривание), откладка яиц, забота о потомстве (Медведев, Павлов, 1985, 1987). Ранее были описаны отдельные моменты брачного поведения у *D. fennica*, *D. crassipes*, *D. cinerea*, *D. aquatica* и *D. marginata* (Olsoufieff, 1903, Wesenberg-Lund, 1943, Michelsen, 1963, 1966, Медведев, Павлов, 1985, 1987). Процесс яйцекладки исследован у ряда европейских и североамериканских видов (Олсуфьев, 1913, Гоеке, 1935, MacGillivray, 1903, Hoffman, 1940b). Мне удалось наблюдать брачное поведение у 14 видов *Donacia* и *Plateumaris* (в том числе, у 11 видов - впервые). Впервые выделен подготовительный этап спаривания, который оказался характерным для *Donaciinae*. Вариант ухаживания, когда самец касается передними лапками головы самки, найденный у *Donaciinae*, впервые регистрируется для отряда Coleoptera. Найдены яйцекладки 6 видов (у *D. thalassina* и *D. dentata* - впервые).

Имаго радужниц обычно встречаются во множестве на своих кормовых растениях, что облегчает встречу полов. Мне не удалось наблюдать поискового поведения, свойственного некоторым другим листоедам. Не было отмечено также проявления агрессивности у самцов друг по отношению к другу. Однако одинокий самец, встретив копулирующую пару, пытается забраться сверху, что часто приводит к прекращению спаривания.

Для спаривания самец заползает сзади на надкрылья самки. Я выделяю **подготовительный этап** спаривания. У 12 из 14 изученных видов самец не приступает к копуляции сразу, как только займет позицию на надкрыльях самки, эдеагус остается убранным. Самцы 9 из этих видов осуществляют прекопуляционное ухаживание: ритмично почесывают усиковые или теменные бугорки на голове самки своими передними лапками попеременно. У 6 видов расположение самца различается во время подготовительного этапа и акта копуляции. У *D. brevitarsis* я наблюдал, как самка успешно сопротивлялась попыткам самца копулировать без подготовительного этапа. С другой стороны, *D. cinerea* и *D. vulgaris* всегда копулируют без подготовительного этапа. Оба варианта спаривания, с подготовительным этапом и без него, я отмечал у *D. crassipes*.

Во время акта копуляции самцы большинства видов продолжают поче-

сывать голову или начинают почесывать переднеспинку самки своими передними лапками (Рис. 2). Функция средней и задней пары ног самца во время спаривания - удержание самки, или задние ноги служат опорой о субстрат. Их положение видоспецифично. В главе подробно описана позиция и действия самца во время спаривания у всех изученных видов.

У самок 7 из тех видов, у которых самцы осуществляют ухаживание почесыванием теменных бугорков, последние более выпуклые. У самцов бугорки развиты так же или слабее, чем у самок. Я не нашел выпуклых теменных бугорков у видов, самцы которых не осуществляют такого ухажива-

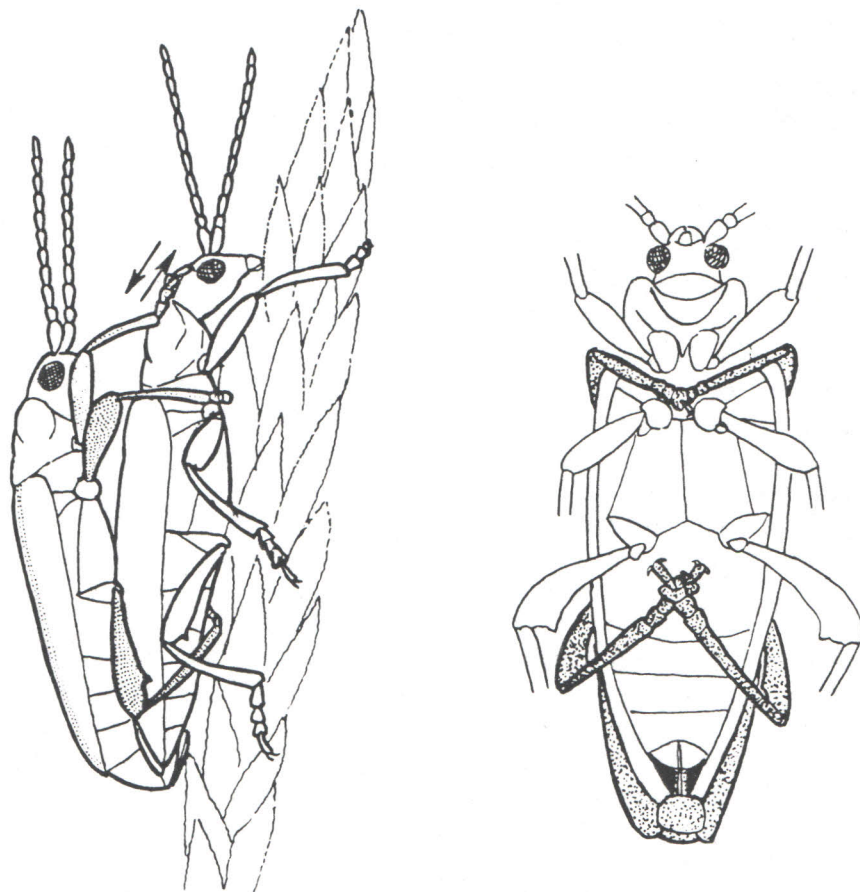


Рис. 2. Спаривание *Donacia brevitarsis* на мужском колоске осоки пузырчатой.

ния. Рельеф темени используется в систематике радужниц (например, Лопатин, Куленова, 1986), но функциональное назначение бугорков до сих пор не было известно.

Самки *D. bicolor*, *D. versicolorea*, *D. dentata*, *D. crassipes* и *P. discolor* могут питаться во время спаривания. В конце спаривания самец обычно оставляет самку без её предварительных попыток прогнать его.

Описание неизвестных ранее яйцекладок. *D. thalassina*. Самка откладывает яйца под водой на внутреннюю сторону нижнего чешуевидного листа кормового растения, ситняка болотного. В кладке 11-35 яиц. Они располагаются в два ряда в верхней части кладки и в один ряд внизу, или всюду в два ряда, или образуют группу из трех правильных рядов. Кладка параллельна краю листа, а яйца немного наклонены к краю листа своим верхним концом. Эмбрионы ориентированы головой вверх. На листе обычно одна, реже две кладки, в последнем случае одна над другой или на разных краях листа.

*Donacia dentata*. Кладки находятся на нижней стороне плавающих листьев стрелолиста обыкновенного и иногда между двумя частично перекрывающимися листьями. Кладки всегда располагаются на расстоянии 1-1,5 мм от края листа, содержат 18-34 яйца. Продольная ось яйца обычно направлена параллельно краю листа, или под небольшим углом к нему, хотя встречаются яйца, ориентированные в разных направлениях, вплоть до перпендикулярного, большей частью, на краю кладки. Только в одной из найденных кладок все яйца располагались перпендикулярно краю листа.

В главе также описаны ранее известные яйцекладки 4 видов.

#### ГЛАВА 7. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ

В XIX в. господствовало представление о том, что развитие радужниц протекает в течение одного теплого сезона (Mulsant, 1847, Perris, 1848 и др.). Бёвинг (Böving, 1910) изучал жизненный цикл *D. semicuprea* и *D. marginata*. Он опроверг мнение о том, что жизнь личинки подходит к концу в летнем полугодии, но не смог выяснить, завершается ли развитие в течение второго лета, или требуется третье. О числе личиночных возрастов у радужниц сообщает только Рейд (Reid, 1993). Он нашел 4 размерных класса по ширине головы и длине брюшных крючков у *D. australasiae*, соответствующих 4 возрастам. Сейчас преобладает мнение о том, что жуки-радужницы зимуют в коконах перед вылетом, но для некоторых



американских видов отмечается, что постройка кокона происходит в год вылета (Hoffman, 1940b). Имеются сообщения о зимовке имаго *D. aquatica*, *D. bicolor*, *D. marginata*, *D. impressa* и нескольких американских видов вне водоема (Goecke, 1933, Hoffman, 1940, Marx, 1957, и др.).

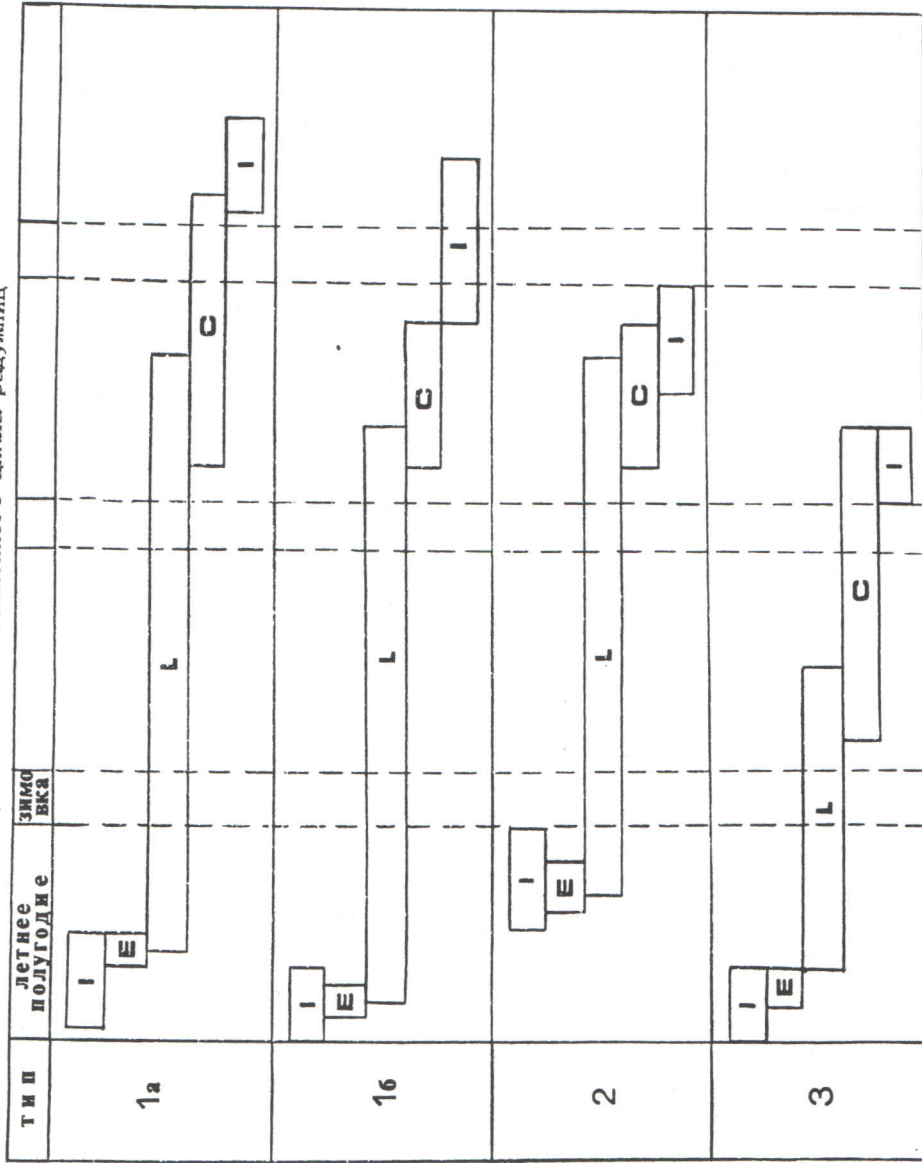
В диссертации описание жизненных циклов радужниц приводятся в отдельности для каждого вида. В результате проведенного мной исследования выявлены 3 типа жизненного цикла (Рис. 3): 1 тип (трехлетний): 1а - у *D. semicuprea*, *D. thalassina* и *D. clavipes*, 1б - у *D. aquatica*; 2 тип (двухлетний) - у *D. dentata* и 3 тип (двухлетний) - у *M. appendiculata*. Тип развития *D. semicuprea*, *D. clavipes* и *D. thalassina* с одной стороны и *D. aquatica* с другой различаются лишь местонахождением зимующего имаго. У трех первых видов осенью в коконах уже обычно находятся окрепшие, жизнеспособные жуки, у последнего жуки осенью выходят из коконов и зимуют вне водоема. Эти два способа развития я считаю вариантами одного типа жизненного цикла. Оба способа зимовки жуков могут встречаться в популяции одного вида (Goecke, 1933).

Для *D. semicuprea*, *D. thalassina*, *D. clavipes* и *D. dentata* достоверно найдено 5 личиночных возрастов, отличающихся один от другого размером головной капсулы и длиной брюшных крючков (Рис. 4).

Рассмотренные пять видов *Donacia* сходны по срокам развития яйца (около месяца), и периоду активной жизни личинки (23-24 месяца). Главное различие - общая продолжительность жизненного цикла: три года у *D. semicuprea*, *D. thalassina*, *D. clavipes* и *D. aquatica*, два года у *D. dentata*. Это различие возникает из-за разных сроков существования стадий, заключенных в кокон: личинки, куколки и имаго. У *D. semicuprea*, *D. thalassina* и *D. clavipes* жуки, в отдельных случаях также куколки и личинки, зимуют в коконах, прикрепленных к корням кормовых растений. Внутреннее пространство кокона сообщается с воздухоносными межклетниками корня. Кормовое растение *D. dentata*, стрелолист, зимует в районе исследований только в виде клубней, все корни отмирают осенью. Поэтому зимовка в коконах для этой радужницы невозможна; образование кокона и вылет имаго происходит в одном и том же летнем сезоне.

Период лёта *D. thalassina* совпадает со сроком цветения кормового растения, так как жуки питаются пыльцой. Такую же синхронность заметил Гофман (Hoffman, 1940 b) для североамериканских *D. pubescens* и *D. piscatrix*, питающихся цветами *Scirpus occidentalis* и *Nymphaea advena* соответственно. Выход из коконов имаго в конце сезона, позже нормального периода лёта может быть вызвано повреждением коконов (проверено экспе-

Рис. 3. Типы жизненного цикла радужниц



I ИМАГО  
E ЯЙЦО  
L ЛИЧИНКА  
C КОКОН

риментально).

Жизненный цикл *M. appendiculata* отличается, главным образом, меньшей продолжительностью развития личинки - 14 месяцев.

Я попытался использовать сведения по срокам лёта *Donaciinae* в одной местности (Московская обл.), дополненные данными по нахождению коконов с жуками для выяснения типа жизненного цикла других видов. По моему мнению, ряд видов *Donacia* имеет тип жизненного цикла "1а", для которого характерно: 1) период лёта весной и в первой половине лета, 2) зимуют жуки в коконах. По такому плану развиваются *D. cinerea*, *D. simplex*, *D. brevitarsis*, *D. vulgaris*, *D. crassipes*, *D. obscura*. Тип жизненного цикла "1б" свойствен *D. impressa* и *D. marginata*. Два вида, *D. sparganii* и *D. tomentosa* имеют жизненный цикл 2 типа, для которого характерно: 1) период лёта, преимущественно, во второй половине лета и осенью, 2) нет стадий, зимующих в коконах, жуки в коконах встречаются

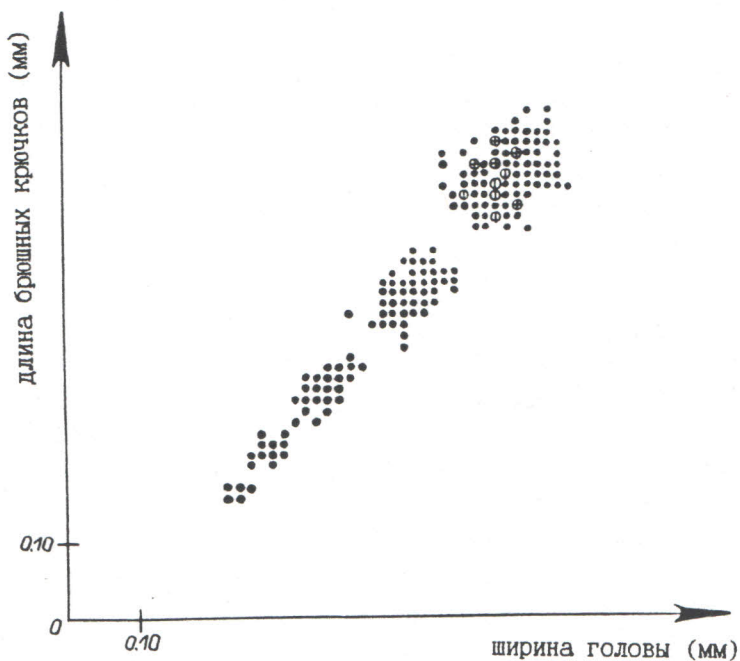


Рис. 4. Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia semicuprea*.

только в середине лета. Коконь *D. tomentosa* всегда прикрепляются к внутренней стороне листьев кормового растения (сусак зонтичный) под водой и никогда не бывают на корнях (Goescke, 1935, а также мои наблюдения). Листья отмирают осенью. Поэтому, несмотря на наличие зимующих корневич, зимовка *D. tomentosa* в коконах невозможна. Жизненный цикл большинства видов рода *Plateumaris*, по-видимому, сходен с 1а. В то же время, возможна зимовка имаго *P. discolor* вне кокона.

#### ВЫВОДЫ

1. Исследована морфология личинок 25 видов из четырех родов Donaciinae. **Впервые** описаны личинки девяти видов. Составлены оригинальные определительные таблицы личинок 27 видов - на 11 видов больше, чем в опубликованных до сих пор ключах. Для различения видов используется ряд **новых** признаков: форма ментального склерита, микроскульптура покровов нижней стороны тела и ног, число и форма лобных хет, соотношение длины дистальных и медиальных хет верхней губы.

2. **Впервые** установлено, что присутствие в водоеме того или иного вида радужниц не зависит прямо от размера, загрязненности и других характеристик водоема, а определяется наличием соответствующего кормового растения.

3. Составлен наиболее полный на сегодняшний день список основных кормовых растений радужниц. В него включена информация о питании имаго и личинок 28 видов. Donaciinae связаны с растениями из 13 семейств. Девять родов растений **впервые** регистрируются как кормовые для личинок 7 видов радужниц. Наибольшее число видов (имаго 11 и личинки 12 видов) связано трофически с осоковыми. На злаках питаются имаго 5 и личинки 10 видов. От трех до шести видов развиваются на рогозовых, ежеголовниковых и рдестовых. Личинки ряда видов имеют более широкую кормовую базу, чем имаго.

4. **Впервые** для Donaciinae исследован механизм питания имаго девяти видов на поверхности листа. Погрызы ряда видов оказались видоспецифичными. **Впервые** в экспериментах показано питание жуков *D. thalassina*, *D. obscura*, *D. brevitarsis* и *Plateumaris discolor* пыльцой.

5. Подробно исследовано репродуктивное поведение 14 видов (для 12 из них **впервые**). **Впервые** для листоедов установлен подготовительный

этап, предшествующий копуляции. Самцы девяти видов осуществляют прекопуляционное ухаживание - почесывают передними лапками лобные или теменные бугорки самки. Копуляционное ухаживание имеет место у десяти видов: самец почесывает передними лапками голову или боковые бугры переднеспинки самки. Вариант ухаживания, когда самец касается головы самки **впервые** отмечен для отряда Coleoptera. Описаны яйцекладки шести видов, в том числе у *D. dentata* и *D. thalassina* - **впервые**.

6. **Впервые** успешно исследованы жизненные циклы радужниц. Выделено три типа: 1) генерация трехлетняя, два раза зимует личинка, третий раз - жук в коконе (вариант "а") или вне водоема (вариант "б"), лёт весной и в первой половине лета, свойственно большинству изученных видов *Donacia* и *Plateumaris*; 2) генерация двухлетняя, зимует личинка, образование кокона и вылет жука происходит в один сезон, лёт во второй половине лета и осенью, установлено для *D. dentata*, *D. sparganii* и *D. tomentosa*; 3) генерация двухлетняя, первый раз зимует личинка, второй раз - жук в коконе, жуки активны весной и в начале лета, свойственно *Macrolea appendiculata*. **Впервые** выяснено число личиночных возрастов у Donaciinae - их оказалось пять. Показана связь жизненного цикла радужниц с фенологией кормовых растений: период лёта жуков, питающихся пыльцой, совпадает с временем цветения кормовых растений, зимовка в коконах невозможна для видов, прикрепляющих коконы к листьям или связанным с растениями, не имеющих зимующих корневищ.

**РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:**

1. Bienkowski A.O., 1993. New data on morphology and systematics of the larvae of Donaciinae (Coleoptera Chrysomelidae) from Palaearctic. Russian Entomological Journal. 1, 2: 3-15.

2. Bienkowski A.O., 1996. Life cycles of Donaciinae (Coleoptera, Chrysomelidae). In: P.H.A. Jolivet, M.L. Cox (Eds.) Chrysomelidae Biology. 3: General Studies. Amsterdam: SPB Academic Publishing: 155-171.

3. Bienkowski A.O., 1997. New distributional records for several Palaearctic Chrysomelidae (Coleoptera) species, with some systematic remarks // Faunistische Abhandlungen, 21: 91-104.

**Находятся в печати:**

4. Беньковский А.О. Листоеды-радужницы (Chrysomelidae, Donaciinae) - В кн. Алексеев В.Р. (ред.) Определитель пресноводных беспозво-

ночных России и сопредельных территорий. 4. Насекомые. С-Петербург, Изд. ЗИН (принята в печать в апреле 1995 г.).

5. Bienkowski A.O. Mating behaviour in Donaciinae (Coleoptera, Chrysomelidae) - In: M. L. Cox (ed.) Biology of Chrysomelidae. Netherlands, Leiden: Backhuys Publ. (принята в печать, будет опубликована в начале 1999 г.).

A handwritten signature in cursive script, likely belonging to the author of the text, is positioned below the bibliographic entries.