

Ю.М. Зайцев, Л.Н. Медведев

Личинки жуков-листоедов России



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Программа Отделения биологических наук РАН
«Биологические ресурсы России: оценка состояния
и фундаментальные основы мониторинга»

Ю.М. Зайцев, Л.Н. Медведев

Личинки жуков-листоедов России

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2009

УДК 595.768.12
ББК 28.691.89
З 17

Зайцев Ю.М., Медведев Л.Н. Личинки жуков-листоедов России. М.: Т-во научных изданий КМК. 2009. 246 с., ил.

В работе рассматривается одно из крупнейших семейств отряда жесткокрылых, многие из которых являются опасными вредителями растений сельского и лесного хозяйства. Дана морфо-экологическая характеристика преимагинальных стадий жуков-листоедов фауны России, включающая 448 известных видов, входящих в состав 122 родов и 15 подсемейств, а также таблица отличий личинок семейства листоедов от личинок других жесткокрылых. Приведена общая морфо-экологическая характеристика 15 подсемейств и 122 родов, составлены определительные таблицы личинок, подсемейств и родов и видов с указанием их общего распространения в регионе, с указанием трофических связей и некоторых аспектов их биоэкологии. Определительные таблицы сопровождаются оригинальными рисунками.

Работа рассчитана на энтомологов, экологов, а также специалистов в области защиты растений.

На обложке: личинки *Phyllodecta vulgatissima* L. Ориг. фото О.Г. Волкова.

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Программы Отделения биологических наук РАН
«Биологические ресурсы России:
оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»*

ISBN 978-5-87317-615-1

© Зайцев Ю.М., Медведев Л.Н., 2009
© Т-во научных изданий КМК, 2009
© Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, 2009

Содержание

Введение	4
Общая часть	6
Морфология	6
Развитие и экология	12
Хозяйственное значение	26
Сбор, хранение и препарирование личинок для определения	27
Специальная часть	29
Таблица для определения подсемейств семейства Chrysomelidae	29
1. Подсемейство Donaciinae	31
2. Подсемейство Megalopodinae	44
3. Подсемейство Zeugophorinae	46
4. Подсемейство Orsodacninae	48
5. Подсемейство Criocerinae	49
6. Подсемейство Clytrinae	57
7. Подсемейство Cryptocephalinae	72
8. Подсемейство Chlamisinae	87
9. Подсемейство Lamprosominae	88
10. Подсемейство Synetinae	90
11. Подсемейство Eumolpinae	91
12. Подсемейство Chrysomelinae	102
13. Подсемейства Galerucinae и Alticinae	148
14. Подсемейство Hispinae	205
15. Подсемейство Cassidinae	209
Литература	227
Алфавитный указатель латинских названий насекомых	235

Введение

Семейство жуков-листоедов является одним из наиболее крупных среди жесткокрылых, насчитывает в настоящее время почти 50 000 видов в мировой фауне и около 1 200 видов в России. Эта группа постоянно привлекала внимание исследователей, но особенно интенсивное ее изучение характерно для нескольких последних десятилетий. Это объясняется в основном большой практической значимостью листоедов, включающих значительное число серьезных вредителей сельскохозяйственных культур и древесно-кустарниковых пород. Вместе с тем совершенно очевидно, что успешное решение проблем борьбы с вредными формами и защиты растений возможно лишь при условии достаточной разработанности таксономии группы, обеспечивающей точное определение видовой принадлежности и знания экологии и преимагинальных стадий видов.

На фоне больших успехов в изучении имагинальной стадии наши познания о личинках значительно отстают, хотя их изучение представляет большой общебиологический и практический интерес. Построение естественной системы семейства невозможно без использования личиночных признаков, дающих богатый фактический материал для понимания родственных связей отдельных таксонов и филогенетических связей. В практическом отношении вред, причиняемый личинками листоедов, не уступает, а в ряде случаев даже превышает вред, приносимый другими жуками. Личинки листоедов в пределах одинаковых экологических групп внешне недостаточно однообразны, вследствие чего не вредящие формы неоднократно смешивались с вредителями. Поэтому определитель личинок листоедов окажется полезным не только для энтомологов-систематиков и экологов, но и для специалистов по защите растений и агрономии, а также для студентов биологических и сельскохозяйственных факультетов.

Основоположником изучения личинок листоедов фауны СССР был Д.А. Оглоблин, который, однако, из-за преждевременной гибели в 1942 г. не опубликовал свои работы. Его материалы доработаны Л.Н. Медведевым, в 1971 г. был опубликован «Определитель личинок листоедов Европейской части СССР» (Оглоблин, Медведев, 1971). Появление определителя значительно облегчило задачу изучения личинок соседних регионов, в частности Сибири и Дальнего Востока. За короткое время появилось около двадцати работ, посвященных личинкам Сибири (Медведев, 1968; Медведев, Чернов, 1969; Медведев, Зайцев, 1971, 1973, 1974, 1975, 1976, 1977, 1977а; Дубешко, Медведев, 1972, 1975; Медведев, Дубешко, 1973; Медведев, Долгий, 1974, 1974а; Медведев, Воронова, 1976, 1977), и стало возможно составление достаточно полного определителя по этому региону (Медведев, Зайцев, 1978). В последующие тридцать лет опубликовано достаточно много работ отечественных и зарубежных авторов, в том числе определитель личинок Центральной Европы (Steinhausen, 1994а) и Японии (Kimoto, Takizawa, 1994), так что наши знания о личинках значительно пополнились.

Предлагаемый определитель построен по тому же принципу, что и предыдущие. Он содержит определительные таблицы подсемейств, родов и видов и подробные характеристики подсемейств и большинства родов. Видовые описания не включались во избежание перегрузки текста, но в видовых определительных таб-

лицах приводятся, помимо основных, и дополнительные признаки, а также сведения о кормовых растениях, экологии и распространении.

В определитель включено 16 подсемейств (все, встречающиеся в регионе), 122 рода и 448 видов. Если учесть, что фауна листоедов региона насчитывает около 1 000 видов, то, очевидно, что видовая изученность личинок еще очень далека от полной, особенно в подсемействе Alticinae. Тем не менее, все основные роды семейства уже известны. Для таких крупных родов, как *Donacia*, *Labidostomis*, *Cryptocephalus*, *Chrysolina*, *Gonioctena*, *Cassida*, выявлены неизвестные ранее признаки и разработана новая система, позволившая наметить естественные группировки.

Вместе с тем авторы отчетливо представляют, что определение видов в отдельных группах может быть затруднительно, так как выявленные видовые признаки не всегда достаточно надежны и подчас перекрываются индивидуальной изменчивостью. Однако совершенствование видовых таблиц неразрывно связано с накоплением дополнительных материалов, поиском новых морфологических признаков, дальнейшей разработкой методик препарирования, что является делом будущего. Авторы надеются, что появление настоящей работы ускорит и облегчит последующее изучение личинок листоедов.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

МОРФОЛОГИЯ

Тело личинок листоедов более или менее, иногда значительно удлиненное, реже широкоовальное, прямое или С-образно изогнутое, с выпуклой дорсальной и более плоской вентральной стороной, вальковатое или уплощенное дорсовентрально. Окраска скрытоживущих форм белая или желтоватая, открытоживущих личинок — более или менее темных тонов или пестрая, имеющая определенный рисунок, иногда желтоватая, зеленоватая. Покровы тела мягкие, за исключением головной капсулы (всегда склеротизованной, иногда очень сильно), а также во многих случаях — ног (особенно голенелапки), вершины брюшка и склеритов тела (особенно дорсального склерита переднеспинки).

Головная капсула (рис. 1, 1) небольшая, заметно уже грудных сегментов, полу-сферическая или уплощена спереди, в большинстве случаев гипогнатическая (до опистогнатической у *Cassidinae*), с хорошо развитыми лобными швами, соединяющимися назад в срединный, эпикраниальный шов, в типичном случае довольно, длинный. Иногда швы плохо заметны за счет сильной склеротизации головы (у чехликоносцев) или недоразвиты (*Cassidinae*) и различимы только при специальной обработке или при рассматривании головной капсулы изнутри. У специализированных минирующих форм голова сильно уплощена дорсовентрально, эпикраниальный шов сильно укорачивается вплоть до полного исчезновения, и тогда концы лобных швов доходят непосредственно до затылочного отверстия, а затылочные доли головы вытягиваются кзади.

Эпикраниальный шов отделяет друг от друга более или менее выпуклые теменные участки, тогда как между ветвями лобного шва расположен лоб, обычно треугольной формы. Наличник и верхняя губа всегда развиты, более или менее поперечные, особенно наличник, отделены швами друг от друга и ото лба, реже наличник и верхняя губа сильно уменьшаются и сливаются со лбом, так что их границы почти не различимы; обыкновенно это связано с сильной склеротизацией головной капсулы. Первичная хетотаксия головы довольно постоянна, во всяком случае, в пределах каждого подсемейства; нередко появляются также дополнительные щетинки — вторичная хетотаксия, особенно на лбу и темени.

Первичные щетинки лба нередко получают нумерацию, которая имеет безусловное вспомогательное значение для описательных целей, но до сих пор базируется исключительно на топологической основе и используется в нескольких крупных подсемействах (*Cryptocephalinae*, *Chrysomelinae*, *Cassidinae*), причем для каждого подсемейства обозначения предлагались независимо, а потому они несопоставимы, хотя и построены по общему принципу, с использованием буквенного и цифрового индекса. Общеприняты четыре буквенных индекса: *v* — теменные, *f* — лобные, *s* — наличниковые, *l* — губные. Цифра обозначает условный номер щетинки в пределах группы (например, f_2 — вторая лобная щетинка). Гомологичность щетинок, особенно у разных подсемейств, совершенно не изучена.

Большое значение в таксономии личинок, особенно для низших систематических категорий, имеет верхняя губа (рис. 1, 3). Здесь обозначаются передний край,

боковые края, передние углы (в месте перегиба от переднего к боковым краям). Посередине переднего края часто имеется срединная выемка, очень разнообразная по форме. Щетинки губы подразделяются на группы: маргинальные — на переднем крае, дискальные — на центральной поверхности губы, щетинки срединной выемки; реже обозначаются угловые (на передних углах) и боковые (на боковых краях). Нижняя сторона верхней губы, переходящая в эпифаринкс, часто несет своеобразную скульптуру, обычно в виде мельчайших шипиков, собранных в отдельные группы или поля.

Глазки у открытоживущих форм хорошо развиты, лежат по бокам головной капсулы несколько выше основания усиков, плоские и темно пигментированные или светлые с более или менее выпуклой роговицей в числе 1–6. У скрытоживущих личинок глазки обыкновенно отсутствуют.

Усики всегда короткие, расположены у передненаружных углов лобной пластинки, 1–3-члениковые; предпоследний членик обычно несет крупный конусовидный или округлый сенсорияльный придаток, рядом с которым помещается последний членик, по размерам редко превосходящий придаток, но несущий короткие щетинки — сенсиллы, что позволяет отличить истинный членик от придатка. Иногда последний членик усика редуцируется до щетинки.

Мандибулы средней величины, сильно хитинизированные, без молярного выступа на внутреннем крае, большей частью треугольной формы или слабо удлинённые, обычно с 2–5 зубцами на вершине и с 1–2 щетинками на наружном крае, редко с простой острой вершиной. Максиллы состоят из небольшого кардо, крупного стипеса, более или менее слитых друг с другом галеи и лацинии, 2–4-членикового челюстного щупика, сидящего на крупном пальпигере (рис. 1, 2); у *Donaciinae* в связи с особенностями питания галеи и лацинии сильно модифицированы. Нижняя губа (рис. 1, 2) состоит из плохо обособленных друг от друга субментума, ментума и прементума, без настоящей лигулы. Нижнегубные щупики 1–2-члениковые, нередко окружены с боков и сзади узким дуговидным склеритом, который обозначается как ментальный склерит. Максиллы отделены от нижней губы перепончатым участком и подвижны относительно ее (за исключением личинок-чехликоносцев). Горло отсутствует.

Исключительно важную роль в систематике личинок листоедов играют хетотаксия и склериты грудных и брюшных сегментов. Хетотаксия развита в той или иной степени у всех личинок, а склериты — преимущественно у открытоживущих форм. Классификации и терминологии склеритов (в основном для подсемейств *Chrysomelinae* и *Galerucinae*) посвящено много работ, причем одни авторы уделяли большее внимание сравнительно-морфологической классификации, а другие ограничивались чисто топологической системой. Первая абсолютно необходима для филогенетических построений, но сложна для практических целей определения, ибо гомологизация отдельных склеритов подчас вызывает значительные трудности. Вторая — проста и удобна в практической работе, но затрудняет сравнительный анализ.

Для личинок, лишенных склеритов, разрабатывалась номенклатура хетотаксии (*Donaciinae*, отчасти *Eumolpinae*) независимо от вышеуказанных систем, но на той же топологической основе. Это привело к значительной номенклатурной пестроте. Н. Патерсон (1931) положил в основу своей классификации гипотезу, согласно которой каждый склерит возникает за счет хитинизации покровов вокруг основания каждой первичной щетинки, а, следовательно, в прототипе любой сегмент

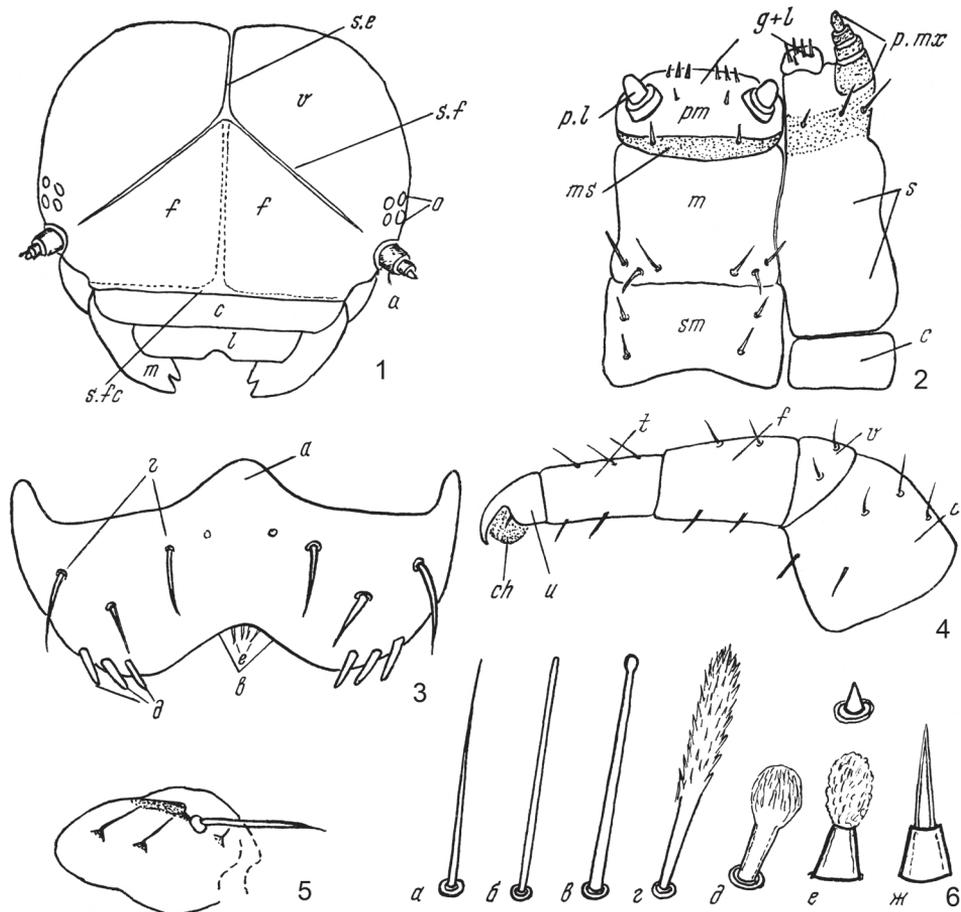


Рис. 1. Детали строения личинок листоедов:

1 — голова: *a* — усик, *c* — наличник, *f* — лоб, *l* — верхняя губа, *m* — мандибула, *o* — глаза, *s. e* — эпикраниальный шов, *s. f* — лобные швы, *s. f.c* — фронтоклипеальный шов, *v* — темя; 2 — нижняя губа и максилла: *c* — кардо, *g+l* — галера и лациния, *l* — лигула, язычок, *m* — ментум, *ms* — ментальный склерит, *pm* — прементум, *p. mx* — челюстные щупики, *p. l* — нижнегубные щупики, *s* — стипес, *sm* — субментум; 3 — верхняя губа: *a* — базальный выступ, *б* — базальные углы, *в* — срединная выемка, *z* — дискальные щетинки, *д* — маргинальные щетинки, *е* — срединные щетинки; 4 — нога: *c* — тазик, *ch* — хелониум, *f* — бедро, *t* — голенелепка, *u* — коготок, *v* — вертлуг; 5 — левый яйцевой зубчик среднегруди *Phratora* для разрезания хориона яйца; *б* — щетинки: *a* — щетинковидная, *б* — нитевидная, *в* — нитевидная с оплавленной вершиной, *z* — зазубренная, *д* — булавовидная, *е* — булавовидная на теке, *ж* — щетинковидная на теке, *з* — шиловидная.

несет два поперечных ряда щетинок, каждая из которых расположена на небольшом округлом склерите. Кроме того, этот автор полагал, что хетотаксия исключительно постоянна на протяжении всей личиночной стадии. По мере накопления новых материалов выводы Патерсона неоднократно подвергались критике, но в своей основе они являются верными. Однако в процессе развития у многих личи-

нок появляются вторичные щетинки и склериты, что затрудняет гомологизацию при отсутствии полной серии личиночных возрастов. Особенно сложна гомологизация щетинок в тех случаях, когда на одном склерите появляется большое число щетинок. Поэтому для форм, имеющих склериты, удобнее сравнивать именно их, а не щетинки. Но, тем не менее, в основе хетотаксии лежит единая схема, позволяющая выделить гомологические группы, вне зависимости от наличия или отсутствия склеритов.

Мы предлагаем и используем далее следующую номенклатуру (рис. 2), основанную на используемой в отечественной литературе терминологии, с добавлением удачных индексов, введенных Kimoto (1962a), которые допускают составление формул и могут получить международное признание. Прописные буквы означают название группы, строчные имеют следующие значения: а — передний; р — задний; i — внутренний; е — наружный; ad — вторичный спинной (дорсальный); as — вторичный брюшной (стернальный). Номенклатура разработана для форм, имеющих склериты, но приложима для всех морфологических типов личинок (в последнем случае слово «склерит» следует заменять словом «группа» для хетотаксии или «поле» для соответствующего участка покрова).

Первичные склериты

I. Дорсальная группа (D) /
внутренний претергальный (Dai)
внутренний посттергальный (Dpi)
наружный претергальный (Dae)
наружный посттергальный (Dpe)

II. Стигмальная группа (DL)
крыловые (на груди) (DL)
стигмальные (на брюшке) (DL)
передние (DLa)
задние (DLp)

III Эпиплевральная группа (EP)
передние (Epa) задние (Epp)

IV. Гипоплевральная группа (P)
передние (Pa)
задние (Pp)

V. Стернальная группа (S)
парастернальные (PS)
внутренние (Psi)
наружные (Pse)
стернальные (ES)
стернеллярные (SS)

Вторичные склериты

1. Дорсальная группа (ad)
угловой (ad 1)
вставочный (ad 2)
передний (ad 2a)
задний (ad 2p)
переднекрайние (ad 3, ad 4)
интеркалярный (ad 5)

II. Стернальная группа(as) престернальный (as 1)
боковой (as 2)

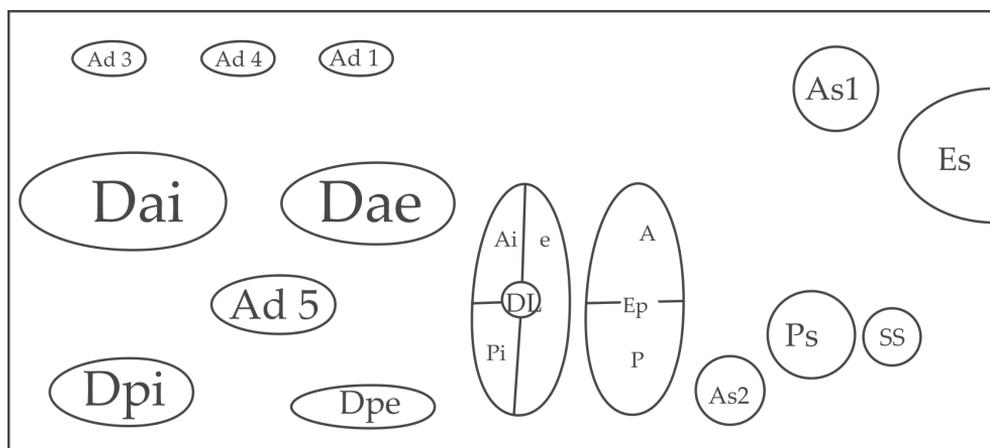


Рис. 2. Схема расположения и номенклатура склеритов. Объяснение в тексте.

Настоящая классификация является в своей основе филогенетической, но следует иметь в виду, что точная практическая интерпретация отдельных склеритов, особенно у личинок старших возрастов, нередко вызывает значительные затруднения в уклоняющихся от основного типа вариантах. В таких случаях нередко интерпретация на типологической основе, правильность которой может быть проверена только специальными исследованиями, невозможными при практическом определении. Приведем следующий пример. При слиянии внутреннего и наружного тергального склеритов объединенный склерит почти всегда выглядит поперечным. У *Phratora* на груди имеется округлый претергальный склерит и поперечный посттергальный. Первый находится на месте Dai и обозначается как внутренний претергальный; задний ряд принимается за Dpi+Dpe, а наружный претергальный признается исчезнувшим. Топологически такая классификация верна, но филогенетически кажущийся склерит Dai является в действительности слитым Dai+Dae, но его округлая форма и расположение на месте Dai приводят к филогенетически неверному обозначению, которое, однако, более удобно в практическом определении. Подобные неточности вполне допустимы и часто даже неизбежны при описаниях личинок и составлении таблиц, если не затрагиваются филогенетические вопросы.

Для точной гомологизации склеритов аберрантных форм необходимо изучение всех возрастов, особенно молодых, и достоверное выявление первичных щетинок.

Сегменты тела большей частью слабо хитинизированы, мягкие; покровы часто имеют характерную микроскульптуру в виде мельчайших многоугольников, шпиков или гранул, обычно более или менее склеротизованных; густота и расположение микроскульптуры в значительной степени определяют окраску и рисунок личинок. Переднегрудной сегмент без поперечной складчатости, в большинстве случаев с крупным склеритом, занимающим большую часть дорсальной поверхности. Тергиты прочих сегментов (кроме последнего и предпоследнего) с 2–3 поперечными складками. Последние сегменты часто модифицированы: 9-й тергит нередко сильно склеротизован, может нести характерную скульптуру, толстые щетинки, а иногда — короткие крючки или шипики на вершине, что связано с его опор-

ными функциями. 10-й сегмент обычно небольшой, чаще подогнут на нижнюю сторону тела и выполняет функцию подталкивателя. Анальное отверстие, лежит на 10-м сегменте, имеет вид щели, реже оно трехлучевое.

Отдельные щетинки могут отличаться друг от друга по длине; если эта разница значительная, то длинные щетинки обозначаются как макрохеты, а короткие — микрохеты. Во многих случаях, но далеко не всегда, макрохеты представляют первичные щетинки, а микрохеты являются вторичными щетинками. Форма щетинок очень разнообразна (рис. 1, б). Чаще всего они щетинковидные, т.е. утончающиеся к вершине и заостренные на ней, но могут быть также нитевидными — одинаковой толщины по всей длине и с притупленной вершиной, пиловидными — с зазубринками по краям, булавовидными, веретенновидными, пузыревидными или с утолщенной цилиндрической базальной частью — текой. Место сочленения щетинки с покровом обычно хорошо заметно в виде круглого колечка, но у *Cassidinae* сочленения щетинок не выражены, а различия между щетинками и выростами не всегда явственные.

Стигмы имеются на переднегрудном и 1–8-м брюшных сегментах; переднегрудные стигмы часто сдвинуты кзади, в область среднегруды. Иногда последняя пара брюшных стигм редуцируется или, напротив, превращается в удлиненные, сильно хитинизированные шипы. К стигме может примыкать стигмальная пластинка. Строение стигм и стигмальных пластинок весьма разнообразно (рис. 32, 33) и служит хорошим диагностическим признаком.

Ноги 4-члениковые, состоят из тазика, вертлуга, бедра и голенелапки (рис. 1, 4), редко граница между вертлугом и бедром неясственная и ноги выглядят 3-члениковыми; коготок хорошо развит, короткий или удлиненный, часто с зубцом при основании, у многих видов с более или менее развитым хелониумом. У некоторых минирующих форм ноги редуцированы, на их месте остается небольшой округлый склерит.

Личинки младших возрастов отличаются от взрослых в основном отсутствием вторичных склеритов и вторичной хетотаксии (а также наличием первичных склеритов у форм, у которых они исчезают по мере роста), более длинными щетинками, часто с булавовидной вершиной, слабым развитием скульптурных образований, нередко более темным телом, относительно более крупной головой и грудью и небольшим брюшком. У личинок 1-го возраста на крыловых склеритах, особенно на среднегрудных (иногда и на 1-м тергите брюшка), имеется хорошо заметный зубчик, служащий для разрезания хориона яйца (рис. 1, 5).

Личинки листоедов могут быть отличены от личинок других жесткокрылых по приведенной ниже краткой определительной таблице:

- 1(2). Ноги 5-члениковые или имеются 1–3-члениковые церки
..... **Adephaga, Hydrophiloidea, Staphilinoidea**
- 2(1). Ноги 3–4-члениковые или отсутствуют, церки отсутствуют или несочлененные.
- 3(4). Мандибулы с хорошо выраженным молярным выступом, реже без него, но тогда с простекой, максиллы с хорошо развитыми галеей и лацинией
..... **Lamellicornia, Dascilloidea, Clavicornia, Heteromera**

4(3). Мандибулы без молы и простеки; галея и лация обычно более или менее слиты.

5(6). Максиллы неподвижны относительно друг друга и образуют более или менее сплошную пластинку с нижней губой **Malacodermata — Sternoxia**

6(5). Максиллы подвижны относительно друг друга и явно отделены от нижней губы.

7(8). 10-й сегмент брюшка с продольной бороздкой перед анусом **Teredilia**

8(7). 10-й сегмент брюшка без продольной бороздки перед анусом.

9(10). Горло развито **Phytophaga (Cerambycidae)**

10(9). Горло не развито.

11(14). Членистые ноги обычно имеются, если отсутствуют, то эпикраниальный шов не развит. Усики 1–3-члениковые. Гипофарингеальная вилка отсутствует.

12(13). Нижнегубные щупики отсутствуют или зачаточные. Вершина мандибул простая. Имеется щитовидный нижнегубной склерит. Личинки в семенах и плодах ...

..... **Phytophaga (Bruchidae)**

13(12). Нижнегубные щупики 1–2-члениковые. Вершина мандибул с зубцами. Щитовидный нижнегубной склерит отсутствует. Личинки практически не встречаются в семенах и плодах

..... **Phytophaga (Chrysomelidae)**

14(11). Членистые ноги отсутствуют. Эпикраниальный шов обычно раз вит. Усики состоят из тактильного конуса, иногда также из явственного членика. Гипофарингеальная вилка имеется, редко отсутствует

..... **Rhynchophora (Curculionidae)**

В определительных таблицах учтена морфология личинок старших возрастов, поэтому определение рекомендуется проводить по личинкам второго и более старшего возрастов.

РАЗВИТИЕ И ЭКОЛОГИЯ

Столь обширная, разнообразная и экологически пластичная группа, какой являются листоеды, изучена недостаточно полно, а главное — неравномерно. В приводимой ниже краткой характеристике особенностей развития, биологии и экологии группы мы вынуждены остановиться лишь на главнейших ее моментах, без детализации. Многие частные моменты экологии приводятся в характеристике подсемейств. Нужно особо отметить, что экологические признаки, как показали исследования последних лет, являются для таксономических и филогенетических целей не менее важными, чем морфологические.

Яйцо и кладка

Яйца листоедов имеют типичное для большинства представителей жесткокрылых строение. Форма яиц от почти круглой (*Galerucella*, *Pyrrhalta*), овально-вытянутой (у большинства листоедов) до грушевидной (часть *Pyrrhalta*) или плоской (*Argopus*). Цвет яиц различный: светло-молочный, кремовый, грязно-сиреневый, коричнево-красный или желтый. У многих видов яйцевая оболочка гладкая, блестящая и покрыта прозрачной липкой жидкостью (*Chrysomelinae*, *Criocerinae*, часть *Galerucinae*), некоторые имеют плотный хорион со своеобразной скульптурой (большинство *Galerucinae*, *Alticinae*). Скульптура хориона яйца у подсемейства *Alticinae*

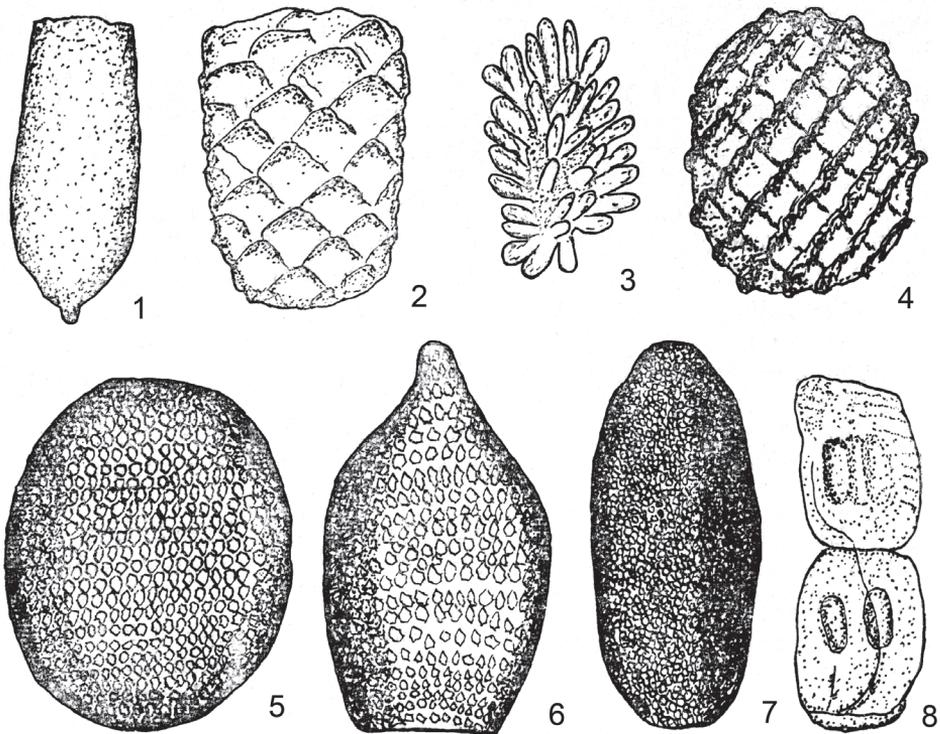


Рис. 3. Яйцевой чехлик (1–4) и яйцо (5–8) жуков-листоедов:

1 — *Labidostomis*; 2 — *Smaragdina*; 3 — *Clytra*; 4 — *Cryptocephalus*; 5 — *Galeruca*; 6 — *Pyrrhalta*; 7 — *Luperus*; 8 — *Aspidomorpha*.

слабо выражена и заметна лишь при достаточном увеличении. Самые мелкие яйца (до 0,6 мм) — у *Alticinae*, самые крупные (до 1,8 мм) — у *Chrysomelinae*. Иногда у микропиле имеются затвердевшие выделения придаточных желез самки в виде характерного комочка. Основные типы яиц показаны на рис. 3 и 4.

Количество яиц в одной яйцевой кладке колеблется от 1 до 120. Они откладываются одиночно (*Synetinae*, *Clytrinae*, *Cryptocephalinae*) или собраны в кладки (*Chrysomelinae*, *Criocerinae*, *Cassidinae*, *Galerucinae*), чаще всего на листьях, в любом месте их поверхности или вдоль центральной проводящей жилки (*Liliocerus*, *Sternoplatys fulvipes*, *Pyrrhalta maculicollis*). В большинстве случаев яйца откладываются на нижнюю сторону листа (у всех открытоживущих и минующих видов), а у почвообразующих — или непосредственно в почву, или на растение около его основания. Яйца *Synetinae*, *Clytrinae*, *Cryptocephalinae* часто не связаны с какими-либо растениями; они свободно рассеиваются по поверхности почвы, где происходит их дальнейшее развитие. Эмбриональное развитие яиц при оптимальных условиях длится от 8–10 (большинство видов) до 40–45 дней (многие *Clytrinae*, *Cryptocephalinae*). Различные виды и даже группы листоедов по-разному защищают кладку яиц и отдельные яйца от неблагоприятных условий. Самки *Synetinae*, *Clytrinae*, *Cryptocephalinae* с помощью задних ног и ямки стернита брюшка покрывают яйца экс-

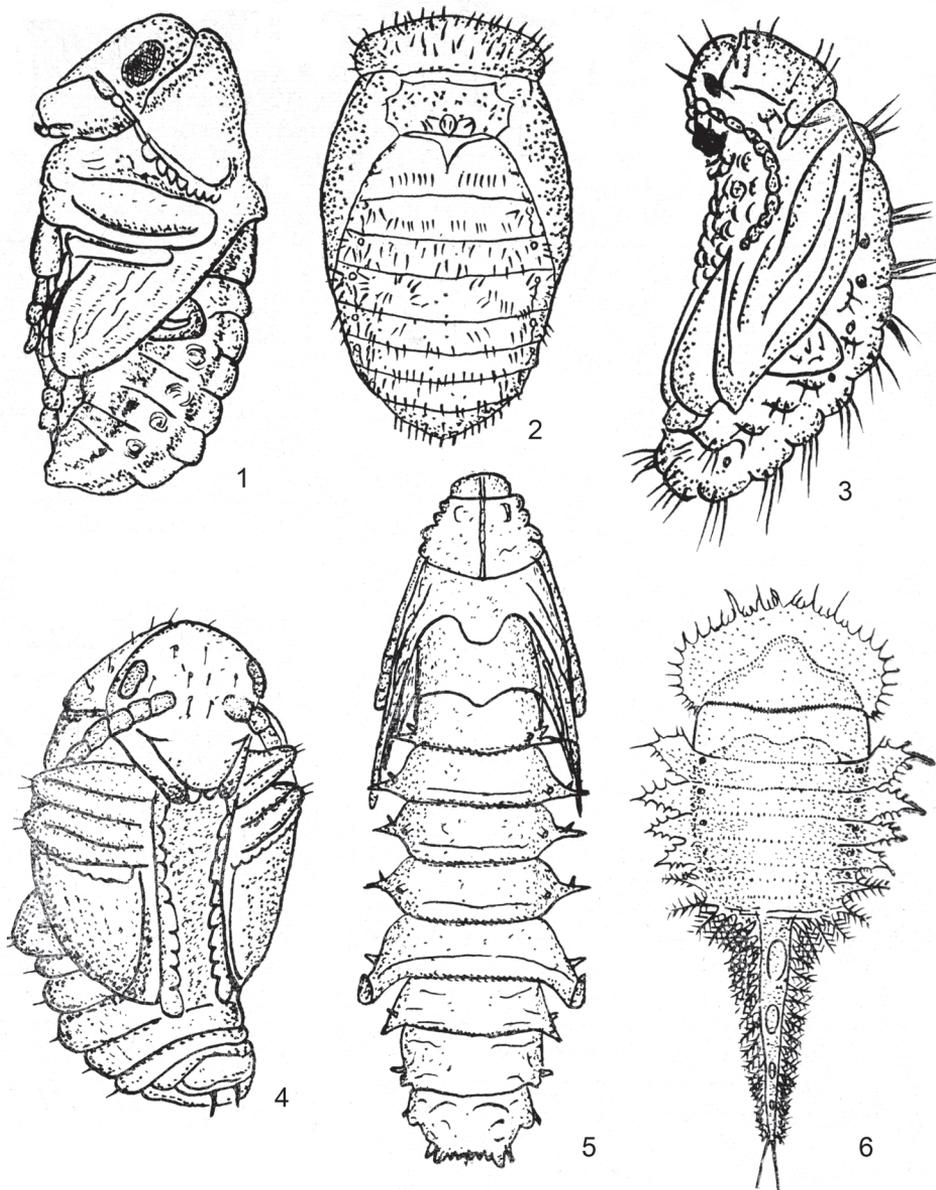


Рис. 4. Форма куколок листоедов:

1 — *Labidostomis*; 2 — *Chrysolina*; 3 — *Phratora*; 4 — *Pyrrhalta*; 5 — *Dactylispa*; 6 — *Cassida*.

крементами, которые образуют чехлик, получивший название яйцевого (Медведев, 1962). В таких чехликах яйца хорошо защищены от иссушения, тогда как при удалении чехлика они через 2–3 дня высыхают и гибнут. Хорион этих яиц очень тонкий и не имеет клейкой оболочки. Яйца *Stiocerinae* и *Chrysomelinae* при откладке прикрепляются к субстрату и между собой клейкой жидкостью. Отродившиеся молодые личинки, прорывая хорион, также покрываются ею, что позволяет им держаться на кормовом растении. Это особенно характерно для *Lilioceris*, *Chrysolina*

virgata. Жуки *Phratora*, *Plagioder* и все *Cassidinae* покрывают отложенные яйца жидкими прозрачными выделениями придаточных половых желез, которые, быстро подсыхая на воздухе, образуют своеобразный щиток — оотеку. У *Cassidinae* строение оотеки и количество яиц в ней резко отличаются у различных видов и являются хорошим систематическим признаком. У большинства *Galerucinae* яйца, имеющие плотный хорион, хорошо защищены от высыхания, что позволяет им находиться в достаточно сухой среде и даже на прямом солнечном свете. Некоторые виды маскируют кладки, покрывая их сверху экскрементами (*Cassida*, *Argopistes*) или пенистыми образованиями (*Pallasiola*, *Diorhabda*). *Colasposoma* при откладке яиц прогрызает в стебле злаков отверстие приблизительно 1,5 мм в диаметре и откладывает в полость стебля яйца, после чего отверстие замазывается экскрементами, что обеспечивает защиту и маскировку.

У некоторых листоедов отмечено яйцеживорождение и живорождение. При яйцеживорождении в отложенных яйцах личинка уже сформирована, обычно просматривается через хорион и выходит наружу через несколько часов или даже минут после откладки яиц. При живорождении самка отрождает личинок.

Развитие и экологические группы личинок

Число личиночных возрастов у листоедов колеблется у различных групп от трех (наиболее часто) до четырех или пяти. Развитие длится от нескольких недель до двух лет. Личинки последнего возраста перед окукливанием часто становятся малоподвижными, у них утолщается тело и укорачиваются конечности — стадия предкуколки.

Весьма разнообразные условия обитания и питания личинок позволяют выделить среди них следующие экологические группы.

1. Водные формы. Живут под водой на корнях и стеблях растений, отличаются беловатой окраской, приспособленным для сосания ротовым аппаратом и наличием дыхательных крючков. Сюда относятся все *Donaciinae*.

2. Почвенные формы. Живут в почве, обычно на корнях растений, обгрызая преимущественно тонкие придаточные боковые корешки, иногда вгрызаются в глубь корня. Отличаются беловатой окраской, отсутствием или слабым развитием глаз и склеритов, С-образным или тонким и сильно удлинённым телом. К этой группе относятся *Eumolpinae* и значительная часть *Galerucinae* и *Alticinae*. Поскольку личинки двух последних групп (особенно первая) сравнительно недавно перешли к обитанию в почве, они сохраняют ряд признаков, свойственных открытоживущим формам, в частности, имеют в той или иной степени развитые склериты.

3. Открытоживущие формы. Обитают на листьях, реже на стеблях растений и составляют наиболее распространенную группу (рис. 5, 2, 6). Отличаются довольно разнообразной пигментной окраской, хорошо развитыми глазами, ногами и большей частью склеритами; тело прямое, более или менее уплощенное с нижней стороны. Кроме того, эта экологическая группа имеет многочисленные образования защитного характера. Сюда относятся *Criocerinae*, *Chrysomelinae*, *Cassidinae*, часть *Galerucinae* и *Alticinae*.

4. Чехликоносцы. Личинки обитают в специальных личиночных чехликах, открытых на переднем конце, которые строятся из частиц субстрата (обычно почвы) и экскрементов (рис. 5, 4, 5). Личинки отличаются сильно хитинизированной го-

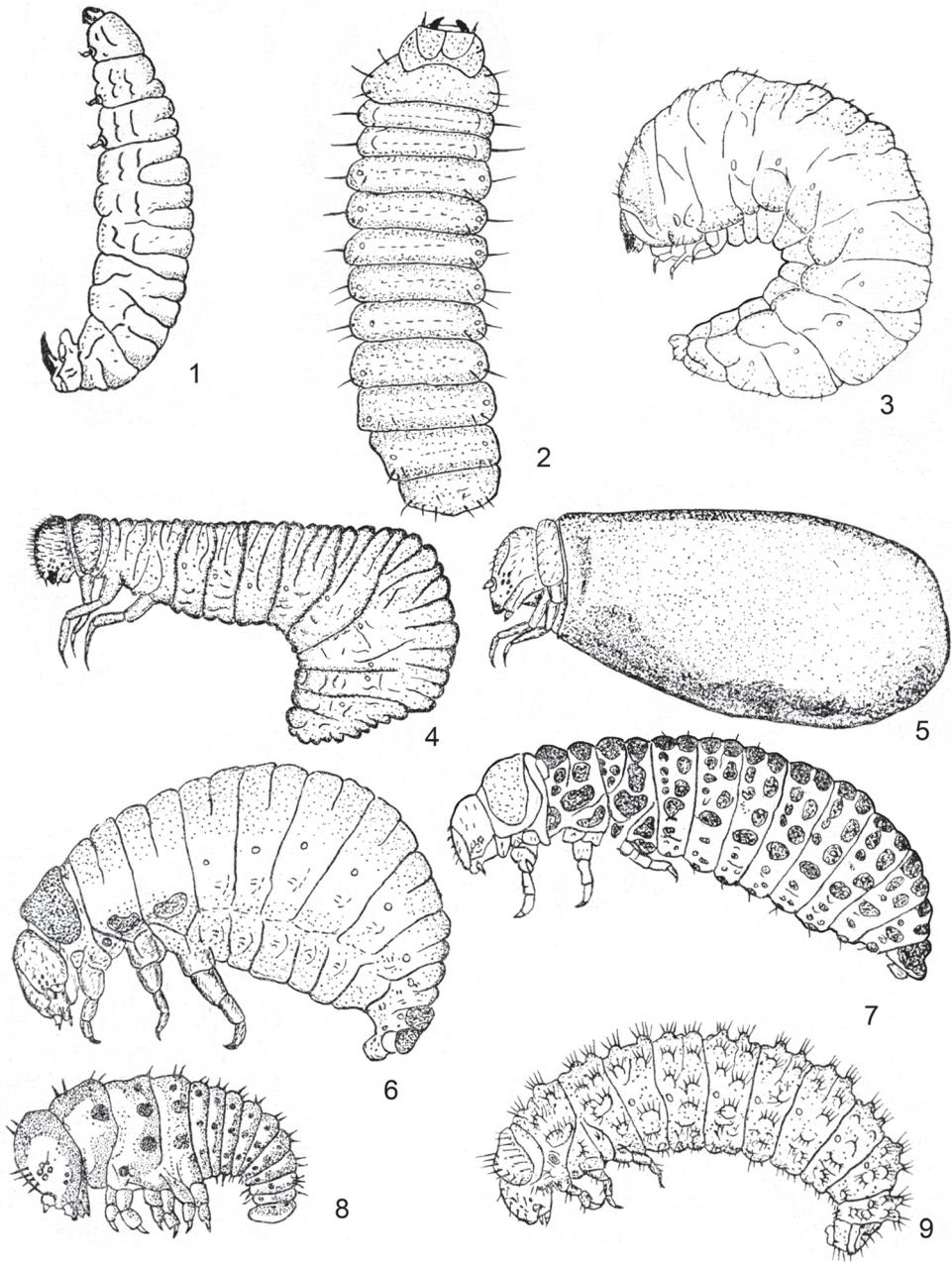


Рис. 5. Общий вид личинок листоедов:

1 — *Donacia*; 2 — *Zeugophora*; 3 — *Megalopus*; 4 — *Labidostomis*; 5 — *Cryptocephalus* (в чехлике); 6 — *Chrysolina*; 7 — *Gonioctena*; 8 — *Plagiodera* (I возраст, только что вышедшая из яйца); 9 — *Galeruca*.

ловной капсулой и белым туловищем с редуцированными склеритами; задняя часть брюшка подогнута под переднюю, ноги длинные. Чехликоносцы встречаются на листьях и стеблях растений, в подстилке, на поверхности почвы, под камнями и

различными укрытиями, а также в муравейниках. Однако наличие чехлика, в котором личинка проводит всю жизнь, создает настолько специфические условия, что различие сред обитания чехликоносцев не влечет за собой и, собственно, не требует каких-либо особых адаптации; напротив, личинки даже одного вида могут переходить из одной среды обитания в другую. В качестве особой экологической подгруппы из чехликоносцев можно выделять только мирмекофилов, хотя значительная их часть является факультативными мирмекофилами. К чехликоносцам относятся Clytrinae, Cryptocephalinae, Lamprosominae и Chlamisinae, к мирмекофилам — ряд Clytrinae (*Clytra*, *Tituboea*) и факультативно — единичные виды *Cryptocephalus*.

5. Минирующие формы. Личинки этой группы выгрызают мины в листьях растений (рис. 6, 2) и отличаются сильно уплощенным дорсовентрально телом, отсутствием или слабым развитием глаз и ног, наличием папилловидных выростов на боках сегментов, отсутствием эпикраниального шва и некоторыми деталями строения ротового аппарата, особенно верхней губы. Сюда относятся Zeugophorinae, Hispinae и некоторые Alticinae.

6. Внутрестеблевые формы. Обитают внутри стеблей, выгрызая в них ходы, реже углубляются в корни. Отличительной особенностью является тонкое и удлиненное или С-образное, слабо хитинизированное беловатое тело, короткий эпикраниальный шов. К этой группе относятся некоторые Alticinae, Megalopodinae, а также тропические Sagraeinae.

Трофические связи и трофическая специализация являются тем фактором, который сыграл основную роль в становлении листоедов как семейства и появлении столь значительного видового разнообразия. Изучение кормовых растений листоедов началось одновременно со становлением систематики как науки.

Листоеды России связаны примерно с 50 семействами и почти с 400 видами растений. Значительное число видов тяготеет к ивовым, березовым, сложноцветным, крестоцветным, розоцветным, осоковым, злаковым, губоцветным, бобовым, гречишным. Следует подчеркнуть, что листоеды связаны исключительно с высшими (за одним исключением) и почти полностью (свыше 99%) с покрытосеменными. Предпочтение двудольных перед однодольными характерно для всех подсемейств, кроме Donaciinae и Stiocerinae, в которых наблюдается обратное соотношение. Связь определенных групп листоедов с крупными таксонами растений отражает как исторические процессы формирования подсемейств, так и эволюцию ротового аппарата и процесса поедания растительной ткани. Среди листоедов традиционно принято выделение монофагов, олигофагов и полифагов. Однако понимание объема и границ этих категорий значительно отличается у различных авторов. Так, к монофагам обычно относят виды, связанные в питании с единственным видом растения, хотя среди листоедов такие виды почти неизвестны, а относимые к монофагам виды, как правило, связаны с несколькими очень близкими видами растений и являются по существу узкими олигофагами. Мы полагаем, что о спектре кормовых растений листоедов следует судить не по имагинальной, а по личиночной стадии. Это позволяет создать значительно более четкую классификацию трофической специализации, приводимую ниже.

1. Фитофаги. Личинка развивается исключительно за счет живой растительной ткани. Имаго — фитофаги, со спектром кормовых растений, как правило, более широким, чем у личинки.

1.1. Монофаги. Личинки питаются видами растений одного рода. Имаго — монофаги или олигофаги.

1.2. Олигофаги. Личинки питаются видами растений одного семейства. Имаго — олигофаги, реже полифаги.

1.3. Полифаги. Личинки питаются видами растений различных семейств. Имаго — полифаги, всегда с более широким спектром по сравнению с личинками.

2. Фитосапрофаги и сапрофаги. Личинки развиваются за счет растительного детрита или характеризуются смешанным питанием. Имаго — фитофаги с трофическим спектром более узким, чем у личинок.

Если первая группа не требует дополнительного пояснения, то на группе фитосапрофагов и сапрофагов следует остановиться подробнее. Сюда относится подавляющее большинство личинок-чехликоносцев и некоторые виды *Chrysolina* и *Crosita*. Ее происхождение от первой группы несомненно. Прослеживается длинный ряд переходов от облигатного обитания на растениях на всем протяжении развития или только на начальных его стадиях через все более высокую долю участия сапрофагии, при которой еще охотно используется зеленый корм (часто вне зависимости от его видовой принадлежности), до облигатной сапрофагии, высшая степень которой наблюдается у мирмекофилов, вплоть до перехода к питанию пищей животного происхождения, как это отмечено у *Clytra* (Skwarra, 1927). У *Chrysolina* и *Crosita* типичной сапрофагии нет, но нередко наблюдается переход к фитосапрофагии при резко неблагоприятных условиях обитания. Жуки, относящиеся к этой трофической группе, большей частью являются полифагами и очень часто антофилами, значительно реже олигофагами, причем связанными почти исключительно с древесными растениями.

Есть определенная связь между степенью специализации личинок и имаго. Выше уже отмечалось, что у фитофагов личинки отличаются более узкой специализацией, чем имаго, а у сапрофагов наблюдается обратное соотношение. Кроме того, для видов с личинкой, обитающей на листьях или внутри тканей растений, преобладает моно- и олигофагия (*Criocerinae*, *Chrysomelinae*, *Hispinae*, *Cassidinae*), а в случае обитания личинок на корнях в почве или воде доминирует олигофагия или полифагия (*Donaciinae*, *Eumolpinae*, почвообитающие *Galerucinae* и *Alticinae*).

Факт нахождения листоедов на растении не всегда свидетельствует о том, что это растение является кормовым. Даже в том случае, если жук питается данным растением, ошибка вполне вероятна, ибо известно много примеров, когда при неблагоприятных условиях, особенно в определенные периоды развития, листоеды переходят на совершенно не свойственные им кормовые растения. Установление кормового растения личинки обычно позволяет достоверно решить вопрос о трофических связях вида. В том случае, когда вид связан со значительным числом растений, как правило, один вид или род растения оказывается наиболее предпочтительным. В качестве примера можно привести *Cassida rubiginosa* и *C. vibex*, питание которых подробно изучено (Палий, Клепикова, 1957; Zwolfer, Eichhorn, 1966). У первого вида в природе жуки отмечены на шести родах и 21 виде сложноцветных, а личинки — на пяти родах и 12 видах, но свыше половины особей питается на *Cirsium arvense*; у второго вида жуки встречаются на семи родах и 16 видах сложноцветных, а личинки — на пяти родах и 11 видах, но около двух третей особей зарегистрировано также на *C. arvense*. Таким образом, основное кормовое расте-

ние для этих видов очевидно. При выкармливании в садках, в условиях отсутствия выбора, оба вида могут не только питаться, но даже полностью завершать развитие на видах растений, которые не заселяются ими в природе.

Для листоедов характерно значительное число биологических форм, отражающих процессы трофической специализации и связанного с ними формообразования. Биологическими формами обычно называются популяции вида, обитающие в пределах общего ареала и часто даже одинаковых стаций на различных кормовых растениях, причем переход с одного кормового растения на другое затруднен или невозможен, что свидетельствует о специфичности обмена у каждой формы. Биологические виды отмечены, в частности, у *Lochmaea capreae* (на иве и березе), *Pyrrhalta lineola* (на иве и ольхе), *Bromius obscurus* (на кипрее и винограде), *Galerucella griseescens* (на гречишных и розоцветных). Иногда биологические формы различаются хотя бы частично и по ареалу. Так, у транспалеарктической *Galerucella nymphaeae* кувшинковая форма охватывает весь ареал, кроме крайнего юга, гречишная форма — весь ареал, кроме севера, а смородиновая форма является очень массовой к востоку от Оби, встречаясь здесь совместно с двумя другими формами, но практически отсутствует в Европе. *Gonioctena pallida* на протяжении всего ареала связана с черемухой и рябиной, а в Предбайкалье и лесотундре Западной Сибири к ней добавляется ивовая форма.

У личинок листоедов можно выделить следующие способы питания:

1. Объедание (грубое или выборочное обгрызание, скелетирование) листьев. Характерно для Criocerinae, Chlamiinae, Chrysomelinae, Cassidinae, частично — для Cryptocephalinae, Galerucinae, Alticinae.

2. Минирование листьев — выедание паренхимы листа между верхним и нижним эпидермисом. Характерно для Zeugophorinae, Hispinae и некоторых Alticinae.

3. Питание внутри стеблей и черешков (Megalopodinae, некоторые Alticinae, Hydrothassa, Prasocuris).

4. Питание внутри плодов. Отмечено только у *Lochmaea crataegi* и *Crioceris*. Данные о питании *Podagrica* в плодах мальвовых, очевидно, ошибочны. У *Lochmaea* переход к питанию в плодах не влечет морфологических изменений личинки.

5. Объедание корней. Свойственно Eumolpinae и некоторых Galerucinae и Alticinae.

6. Высасывание соков из стеблей растений (исключительно водных). Характерно для Donaciinae.

7. Питание растительным детритом. Свойственно Clytrinae, Cryptocephalinae.

Все упомянутые выше способы питания выражены очень четко, хотя в отдельных случаях намечается переход от одного способа к другому, даже в пределах вида: Так, молодые личинки Cryptocephalinae нередко скелетируют листья, а позже переходят на питание детритом в подстилке: личинки некоторых Alticinae сначала грызут корни у корневой шейки, а затем переходят на внутрискелетное питание. Личинки *Hydrothassa* и *Prasocuris* встречаются как на листовой пластинке, так и в полых черешках листьев.

Энергетика питания детально изучена всего лишь для десятка видов листоедов (Carne, 1966; Богачева, Дубешко, 1975), в том числе для нескольких сибирских видов. Литературные данные и наши наблюдения показывают, что коэффициент прироста составляет величину порядка 0,1–0,2 для личинок и 0,01–0,07 — для имаго.

Особенно высок коэффициент у молодых личинок. Количество пищи, потребленной за полный период развития (от яйца до яйца), в 15–35 раз превышает средний вес имаго. Если принять среднюю величину для листоедов за 25 мг, то при наличии данных о плотности вида и весе имаго нетрудно определить порядок потребленной ими фитомассы. Основной поправкой здесь должна быть величина фитомассы, уничтожаемая личинками, не завершающими свое развитие.

Жук-листоед потребляет в 2–8 раз (в среднем — в 5–6 раз) больше растительной пищи, чем личинка, но количество пищи жука примерно равно тому количеству, которое потребляет потомство одной самки в личиночной стадии, ибо смертность личинок особенно высока у молодых возрастов, потребляющих ничтожно мало пищи.

Степень усвояемости пищи значительно выше уровня 10%, как это принималось в ряде работ (Гиляров, 1966), и близка к 50%. Особенно высока она у личинок, потребляющих главным образом калорийную паренхимную ткань и оставляющих нетронутым эпидермис.

Куколка

Куколка большей частью свободная, реже в коконе (*Donaciinae*, *Criocerinae*) или в личиночном чехлике (у чехликоносцев). Окраска большей частью светлая: белая, желтая, оранжевая, зеленая, иногда с темными пятнышками; перед выходом жука куколка обычно темнеет. Морфологически куколки довольно однообразны и, за исключением отдельных групп, различаются только в пределах крупных таксонов (подсемейства, трибы). Основные типы куколок показаны на рис. 4. Развитие длится обычно от нескольких дней до нескольких недель; зимовка в стадии куколки не характерна.

При окукливании личинки обычно в какой-то мере связаны с кормовым растением, на котором шло их развитие, они окукливаются или на нем, или где-нибудь вблизи него. Нами выделяются следующие группы по месту окукливания.

Окукливание на кормовом растении характерно для ряда открытоживущих личинок, которые развиваются на листьях. При окукливании личинки с помощью подталкивателя прочно прикрепляются к нижней стороне листа и линяют; у видов родов *Chrysomela*, *Gastrolina* и *Gastrolinoides* куколки свободно повисают на сброшенном личиночном чехлике. Молодые куколки окрашены в светлые тона, но через некоторое время темнеют и принимают покровительственную окраску.

Окукливание на листьях отмечено для *Plagiodera*, *Gastrolinoides*, *Linaeidea*, *Galerucella*, части *Oulema*, *Cassidinae*.

Окукливание в почве типично для большинства открытообитающих и всех почвообитающих личинок. Почвообитающие личинки мигрируют в верхние слои почвы и окукливаются, чаще всего на глубине 2–3 см. Перед окукливанием личинки строят колыбельки. Некоторые личинки *Gonioctena* находятся в состоянии предкуколки, а затем окукливаются. Куколки — от светлых до оранжевых цветов. Их кутикула плохо защищает тело от иссушения, вынутые из почвы куколки быстро погибают.

Окукливание в полости стеблей отмечено только у *Prasocuris phellandrii*; личинки 1-го возраста скелетируют листовые пластинки, а старшие возрасты про-