На правах рукописи

Зотов Александр Александрович

ПРЕИМАГИНАЛЬНЫЕ СТАДИИ ДОЛГОНОСИКОВ ПОДСЕМЕЙСТВА LIXINAE (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE): ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ

03.02.08 – экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

5 ДЕК 2013

Ростов-на-Дону - 2013

005541428

Работа выполнена в отделе аридной экологии
ФГБУН «Институт аридных зон» Южного научного Центра РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук,
Арзанов Юрий Генрихович

Официальные оппоненты: **Замотайлов Александр Сергеевич**,
доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой энтомологии Кубанского государственного аграрного университета
Пришутова Зинаида Григорьевна,
кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры ботаники и зоологии Педагогического института Южного федерального университета

Ведущая организация: **ФГБОУ ВПО «Адыгейский государственный университет», г. Майкоп**

Защита диссертации состоится 19 декабря 2013 г. в 17.00 на заседании диссертационного совета Д 212.208.32 по биологическим наукам, созданного на базе Южного федерального университета (344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Б.Садовая, 105, ЮФУ, ауд. 304, e-mail: denisova777@inbox.ru, факс: (863)263-87-23).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Южного федерального университета (344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Пушкинская, 148).

Автореферат разослан « » ноября 2013 г. и размещен в сети Интернет на сайте ЮФУ www.sfedu.ru и на сайте Минобрнауки России www.vak.ed.gov.ru

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук Денисова Т.В.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Семейство жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) крайне велико и насчитывает мировой фауне более 50 000 видов (Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999). Долгоносики распространены всесветно, встречаются практически во всех наземных экосистемах, и представлены разнообразными жизненными формами. Особо интересно среди них подсемейство Lixinae. Это одно из самых молодых подсемейств долгоносиков, возникшее лишь в конце олигоцена и освоившее открытые аридные ландшафты Палеарктики. В настоящее время оно активно эволюционирует и распространено почти всесветно. Эволюция этой молодой группы связанна с развитием в аридных ландшафтах и направлена на существенную морфологическую и экологическую перестройку организма. Этот аспект в изучении долгоносиков подсемейства Lixinae представляет значительный научный интерес.

Несмотря на достаточно высокую степень изученности представителей подсемейства Lixinae, некоторые вопросы их биологии выпали из поля зрения исследователей: практически не изучены преимагинальные стадии большинства представителей, до сих пор отсутствует определительные таблицы личинок и куколок. Не создано также и системы жизненных форм преимагинальных стадий этих долгоносиков. Все это в целом осложняет работу по восстановлению филогенеза подсемейства. Так же, следует отметить, что многие виды Lixinae являются вредителями сельского хозяйства и агентами биоконтроля сорных растений на полях, некоторые представители являются индикаторами антропогенной нагрузки на естественные степные биотопы и модельными видами отдельных ландшафтов, некоторые включены в Красную книгу Российской Федерации (2001) и региональные Красные книги.

Цель и задачи исследования. Цель работы – выявление морфо-функциональных особенностей и экологии преимагинальных стадий долгоносиков подсемейства Lixinae (Coleoptera, Curculionidae) в условиях аридного климата.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить морфологию преимагинальных стадий видов подсемейства;
2. Изучить трофические связи, экологию и биологию видов;

3. Выявить особенности приспособления видов к аридным условиям обитания;

4. Выделить основные морфо-экологические типы преимагинальных стадий на основе полученных данных по морфологии, биологии и экологии видов;

5. Определить основные направления эволюции морфо-экологических типов.

Основные положения, выносимые на защиту. На защиту выносится система морфоэкологических типов преимагинальных стадий долгоносиков подсемейства Lixinae.

1. Морфоэкологические типы определяются морфологическим строением, экологией и особенностями локализации преимагинальных стадий на кормовых растениях.

2. Основными приспособлениями личинок Lixinae к обитанию в условиях аридного климата являются эндобионтный образ жизни в растительных тканях или почве и, у некоторых, образование галла на корнях или стеблях, а так же формирование куколочной колыбельки.

Научная новизна. Впервые изучены морфологические особенности преимагинальных стадий для 25 видов долгоносиков подсемейства Lixinae (18 видов трибы Lixini и 7 видов трибы Cleonini).

Впервые описаны личинки и куколки 12 видов долгоносиков ликсин: *Larinus sibiricus*, *L. inaequalicollis*, *L. idoneus*, *L. turbinatus*, *L. obtusus*, *Lixus iridis*, *L. furcatus*, *Rhabdorrhynchus karelini*, *Bothynoderes affinis*, *B. declivis*, *Asproparthenis carinicollis* и *Cyphocleonus achates*.

Впервые выделены основные морфо-функциональные группы по локализации развития личинки и особенностям их морфологического строения.

Впервые получены данные о приспособлении преимагинальных стадий к условиям аридных и семиаридных природных территорий.

Теоретическая значимость. Результаты проведенных исследований могут быть использованы в работах по реконструкции филогении представителей подсемейства Lixinae. Предложенная классификация морфо-экологических типов преимагинальных стадий может быть использована в работах по воссозданию эволюции биот открытых ландшафтов и в изучении сукцессионных процессов.

Полученные результаты также могут быть включены в курсы лекций и практических занятий по зоологии беспозвоночных, экологии и общей энтомологии в высших учебных заведениях страны.

Практическая значимость. Полученные обобщенные данные по экологии и биологии долгоносиков подсемейства Lixinae даст научную основу для разработки систем экологического мониторинга в различных ландшафтах.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на XIII съезде Русского энтомологического общества (Краснодар, 2007), XVI Всероссийском совещании по почвенной зоологии (Ростов-на-Дону, 2011), ежегодных научных конференциях студентов и аспирантов базовых кафедр ЮНЦ РАН (Ростов-на-Дону, 2009–2012 гг.), на научно-практической конференции, посвященной памяти А.И. Фомичёва (Борисоглебск, 2009).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, из них 2 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Личное участие автора. Автором собрано около 95% изученного материала на исследуемой территории. Камеральная обработка материала, приготовление препаратов, рисунки и фотографии выполнены автором диссертации.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 100 страницах печатного текста. Состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. Содержит 9 таблиц и 69 рисунков. Список литературы включает 122 источников, из них 48 на иностранных языках.

Благодарности. Диссертация подготовлена под руководством Ю.Г. Арзанова, которому автор выражает искреннюю признательность. Хочу выразить также глубокую благодарность И.С. Страховой (УлГПУ, Ульяновск), за совместную работу в экспедициях, С.А. Кривец (ИМКЭС СО РАН Томск) за помощь в поиске редких публикаций, И. Каринпур (Y. Karimpour (Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, Urmia Universiry, Iran) за материал из Ирана и Б.А. Коротяеву (ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за предоставленную возможность изучения коллекции личинок долгоносиков, хранящихся в Зоологическом институте РАН. Также выражаю глубокую благодарность директору института аридных зон чл.-корр. РАН Д.Г. Матишову и зав. отд. аридной экологии В.В. Стахееву за внимание и помощь в работе.

Особенно хотелось бы отметить вклад Исаева Алексея Юрьевича, моего первого наставника в мире энтомологии.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ БИОЛОГИИ И ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЙ ДОЛГОНОСИКОВ ПОДСЕМЕЙСТВА LIXINAE

В главе дается подробный анализ истории изучения биологии и морфологии личинок видов подсемейства Lixinae. Глава состоит из двух разделов. В первом рассматривается литература, посвященная экологии и фаунистике долгоносиков подсемейства Lixinae. Во втором разделе сделан обзор литературы по морфологии личинок долгоносиков, а так же публикаций в которых есть данные по морфологии личинок ликсин мировой фауны. Изучение биологии и преимагинальных стадий находится на начальном этапе. Для подавляющего большинства видов нет никаких данных ни по биологии, ни по морфологии преимагинальных стадий.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Место сбора материала. Объектом исследования для данной работы послужили сборы личинок и куколок долгоносиков подсемейства Lixinae во время полевых сезонов с 2004 по 2012 год на юге и юго-востоке европейской части России (Краснодарский край, Ставропольский край, Карачаево-Черкесская республика, республика Калмыкия, Ростовская, Астраханская, Ульяновская, Самарская и Оренбургская области), а так же на территории Западного Казахстана (Волго-Уральские пески, хребет Каратау, плато Устюрт). Всего было собрано более 700 экземпляров личинок и куколок, относящихся к 9 родам и 35 видам. Кроме того была обработана коллекция личинок Lixinae Зоологического института РАН (Санкт-Петербург).

2.2. Методика сбора. Сбор имагинальных стадий жуков проводился по общепринятым методикам полевых зоологических исследований (Фасулати, 1971). В процессе сбора материала производились наблюдения за образом жизни жуков, их суточной активностью, питанием, спариванием и откладкой яиц.

Личинки и куколки из родов *Larinus*, *Lachnaeus* и *Rhinocyllus* собирались из корзинок сложноцветных. Преимагинальные стадии долгоносиков рода *Lixus* собирались из стеблей и черешков листьев. Личинки и куколки долгоносиков трибы Cleonini собирались путем выкапывания корня и его расщепления. Виды, развивающиеся в почве у корня кормового растения, собирались путем

извлечения корня, с монолитом почвы радиусом около 15–20 см. Все собранные личинки и куколки фиксировались в пробирках с 70% раствором этилового спирта.

Часть фрагментов растений с живыми личинками помещались в мешочки из хлопчатобумажной ткани или пластиковые стаканчики для последующего выведения.

2.1. Материал, используемый в работе. В ходе работы изучены преимагинальные стадии 38 видов из 12 родов и 3 триб подсемейства Lixinae.

2.3. Камеральная обработка. Препараты личинок готовились по методике Б.М. Мэй (May, 1977) с некоторыми изменениями.

С наиболее типичных препаратов отдельных видов, с неповрежденными покровами, под микроскопом МБС-10 и микроскопом Биолам С-15, через окуляр (х8) с сеткой, изготавливались рисунки и производились измерения с помощью окуляр-микрометра (х8).

Весь материал по преимагинальным стадиям идентифицировался по выведенной имагинальной стадии. Определение жуков велось по работам Тер-Минасян (1967, 1988). Достоверность определения подтверждена Ю.Г. Арзановым (ИАЗ ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону).

2.4. Методика описания преимагинальных стадий. Описание личинок проводилось по системе Андерсон и Эмден (Anderson, 1947; Emden, 1952) с некоторыми дополнениями из работы Кривец и Бурлак (1986). При описании морфологии куколок использована система Шерфа (Scherf, 1964).

При написании работы были использованы следующие коэффициенты относительных размеров частей тела.

Относительная ширина тела (RWB) вычислялась как соотношение длины тела (LB) к ширине тела (WB). Относительная ширина головы (RWH) является соотношением длины головы (LH) к ширине головы (WH). Относительный размер ротового аппарата (RSMP) представлен как отношение суммы длин мандибул (LM), длины клипеуса (LCl) и длины верхней губы (LLm) к длине головы (LH).

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЯ ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЙ ДОЛГОНОСИКОВ ПОДСЕМЕЙСТВА LIXINAE

3.1. Морфология личинки. Тело личинок (рис. 1) более или менее короткое и обычно С-образно изогнуто, за исключением *Lixus iridis* и *L. paraplecticus* тело которых длинное и прямое. Длина личинок старшего возраста

у разных видов может варьировать от 3 до 25 мм. Покровы чаще всего слабо склеротизованные, цвет обычно молочно-белый, реже более темный.

Голова у большинства видов гипогнатического типа, чаше всего умерено погруженная или свободная. Форма головы обычно округлая, иногда несколько вытянутая в длину (некоторые виды *Lixus*). Степень пигментации головы сильно варьирует у различных видов, от светлой у *Asproparthenis*, до очень темной у некоторых видов рода *Larinus*. Эпикраниальный и лобные швы обычно более светлые, хорошо выражены.

На эпикраниальных долях расположено обычно 12 щетинок: 5 дорсальных, 2 задних, 2 латеральных и 3 вентральных.

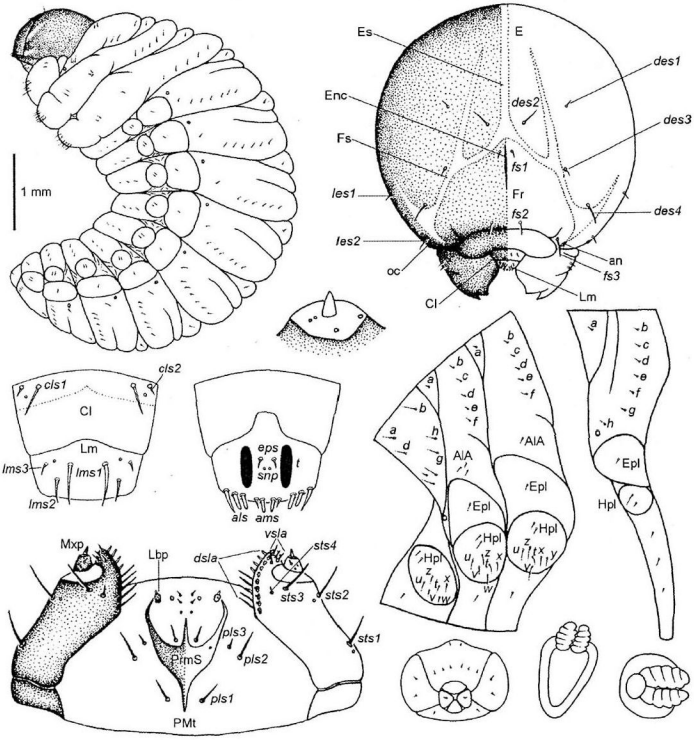

Рис. 1. Детали морфологии личинки Lixinae (на примере, *Larinus obtusus*).

Лоб обычно треугольной формы, с более или менее широким основанием. У большинства видов на лбу присутствует эндокарина. Лобных щетинок

обычно пять, каждая лобная щетинка имеет довольно постоянное положение для большинства видов. В основании лба обычно располагается эпистома. Глазные склериты обычно мелкие, едва заметные. Антенны типичного для длиннохоботных долгоносиков строения, 2-члениковые. Их апикальный членик вытянутый конусовидный; базальный – мембранозный несет несколько папилл и сенсилл.

Клипеус у большинства видов сильно поперечный, трапециевидный, реже квадратный. На клипеусе всегда располагается пара щетинок, и одна сенсилла. Верхняя губа, как правило, сильно поперечная, форма вершинного края сильно различаются даже у близких видов. На дорсальной стороне верхней губы всегда располагается 3 щетинки и 1 сенсилла. С нижней стороны на переднем крае располагается 3–5 латеральных и 2–3 пары медиальных щетинок.

В центральной части эпифаринкса находится пара торм или верхнегубных палочек. Между тормами располагаются 1–2 пары эпифарингиальных чувствительных пор и 2–3 пары эпифарингиальных шипов. Мандибулы крупные, сильно склеротизованные, чаще всего несут пару щетинок, вершина обычно раздвоенная. Максиллы типичного для грызущего ротового аппарата строения. Кардо обычно значительно меньше стипеса, более или менее треугольной формы, нередко с небольшим шипом с латеральной стороны. Стипес обычно в 2–3 раза крупней кардо. На стипесе расположены 4 щетинки, *sts* 2 обычно значительно короче остальных. На лацинии находятся 12 вентральных и дорсальных щетинок. Дорсальных щетинок обычно значительно больше, и они длинней и крупнее вентральных. Максиллярные щупики 2-члениковые, базальный членик значительно шире, несет короткую щетинку и пару сенсилл, апикальный узкий конусовидный, с множеством папилл на вершине. Нижняя губа слабо склеротизованная. Постлабиум несет 3 щетинки. Прелабиальный склерит сильно склеротизован и крайне разнообразен по форме у различных видов, чаще всего трехзубчатый, у основания его боковых отростков чаще всего находится щетинка. Лигула мембранозная с несколькими парами щетинок и сенсилл.

Тело личинки включает три грудных и десять брюшных сегментов. Границы между сегментами в большинстве случаев отчетливо видны. II-й, III-й грудные и 1–9-й брюшные сегменты разделены на складки. I-й грудной сегмент не разделен на складки, на его дорсальной стороне с боков от медиальной линии и до уровня дыхалец, располагается крупная, склеротизованная пластинка – пронотум, который, как правило, несет до 9 щетинок. На II-м и III-м грудных

сегментах различают пренотум и постнотум. Пренотум, как правило, значительно меньше и несет 1 щетинку, постнотум значительно крупней и несет от 6 до 14 щетинок. К постнотуму с боков, на средне- и заднегруди примыкает крыловая зона (на абдоминальных сегментах ей соответствует дыхальцевая зона), несущая до 7 щетинок. Плевральная зона разделена на эпиплевру и гипоплевру, которые нередко склеротизованны и несут 1–2 щетинки. Вентральная сторона грудных сегментов разделяется на стернум (несущий обычно 1–3 щетинки) и педальные зоны. Педальные зоны, как правило, сильновыпуклые и несут, обычно, 7 длинных и толстых щетинок.

Брюшные сегменты с дорсальной стороны разделены на 3 складки, претергум, тергум и посттергум, на 8-м и 9-м сегментах тергум, как правило, отсутствует. Претергум несет от 1 до 3 щетинок, тергум всегда лишен щетинок, на посттергуме, в типичном варианте, располагается 5 щетинок, но может быть и значительно больше. С боков от тергума находится дыхальце и дыхальцевая зона, которая несет от 1 до 3 щетинок. Плевральная зона в целом аналогична таковой на грудных сегментах, только на 9-м нет разделения на эпи- и гипоплевру. На вентральной стороне брюшных сегментов выделяют вентрит (несущий 1–3 щетинки), поствентрит и соответствующие педальным зонам на грудных сегментах адвентриты, лишенные щетинок. 10-й абдоминальный сегмент значительно отличается от остальных, обычно он значительно меньше и представлен 4 анальными бугорками (боковые, как правило, с щетинками), анальное отверстие крестовидное. Иногда 10-й сегмент может смещаться на вентральную сторону тела.

Дыхальца располагаются на I-м грудном (смещенное среднегрудное) и восьми брюшных сегментах. Грудные дыхальца несколько редуцированны, редко нормально развиты. Перитрема и отверстие чаще всего вытянутой формы, дыхальцевых трубок две, одна нормально развитая (с 4–8 кольцами), вторая редуцированная. Брюшные дыхальца однотипные, могут отличаться только размером, чаще всего округлой формы, с одной или двумя нормально развитыми дыхальцевыми трубками, количество колец на них варьирует у разных видов от 4 до 20. Перитрема сильно склеротизованная, коричневого или практически черного цвета.

Кутикула на всем теле личинки, за исключением склеротизованных участков равномерно покрыта мельчайшими щетинками, у некоторых *Larinus* помимо щетинок, на определенных участках, могут присутствовать мелкие

толстые шипы, располагающиеся компактными группами или равномерно по всему телу.

3.2. Морфология куколки. Куколки долгоносиков, и в частности подсемейства Lixinae, открытого типа (рис. 2). Голова с головотрубкой и ноги обычно плотно прижаты к брюшной стороне тела, антенны расположены перпендикулярно головотрубке, по линии сочленения передне- и среднегруди. Зачатки крыльев и надкрылий прижаты к бокам тела. Тело всей куколки покрыто тонкой, прозрачной, пленкой – текой, скульптура и хетотаксия которой сильно отличается от таковой на покровах имаго. В целом форма тела и отдельных придатков у куколок очень схожа с таковой у имаго, так например куколки видов рода *Lixus* узкие и сильно вытянутые в длину, а куколки видов *Larinus* напротив короткие и широкие. Размер куколки также близок к размеру имаго.

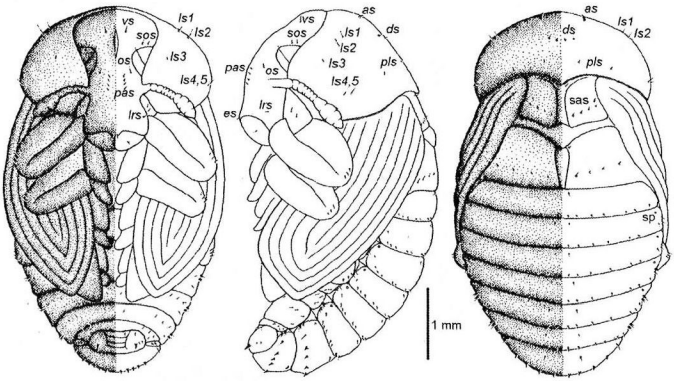

Рис. 2. Внешний вид куколки Lixinae (на примере *Larinus obtusus*).

Скульптура головы и головотрубки зачастую близка к таковой у имаго. Хетотаксия головы представлена щетинками, разделенными на следующие группы: лобные (*vs*); глазные (*os*); надглазничные (*sos*); заглазничные (*pos*); заантенальные (*pas*); щетинки головотрубки (*rs*); латеральные щетинки головотрубки (*lrs*); эпистомальные щетинки (*es*). Обычно насчитывается от 10 до 15 щетинок: 1 лобная, 1–2 глазных, 2 надглазничных, 1–2 заглазничных, 4 заантенальных, и по одной эпистомальных, ростральных, и латерально-ростральных. При идентификации видов очень важную роль, помимо количества, играют топология и относительная длина щетинок.

Макро- и микроскульптура переднегруди разнообразна у различных видов. У некоторых видов дорсальная поверхность переднегруди совершенно гладкая, или присутствуют глубокие борозды, бугры и перетяжки. Микроскульптура может быть представлена морщинами, точками и зернами. Количество щетинок на переднегруди сильно варьирует у различных видов, обычно выражены следующие группы: апикальные щетинки тергита переднегруди – *as* (обычно 1); дискальные щетинки тергита переднегруди – *ds* (2–20); латеральные щетинки тергита переднегруди – *ls* (5–9); заднебоковые щетинки тергита переднегруди – *pls* (обычно 3–4). Также могут присутствовать щетинки на тазиках передних ног. Тергит среднегруди обычно несколько вдавлен относительно зачатков надкрыльев, может быть гладким или с буграми и морщинами, несет от 4 до 20 межкрыловых щетинок (*sas*). Тергит заднегруди гладкий, часто с продольной бороздой в медиальной части, несет от 3 до 15 щетинок.

Тергиты абдоминальных сегментов могут быть гладкими или с мелкой поперечной морщинистостью. Хетотаксия тергитов брюшных сегментов крайне разнообразна, как по количеству щетинок, так и по их типу. Обычно на тергите представлены от 1 до 6 щетинок в медиальной части основания тергита и до 20 щетинок по заднему краю тергита, щетинки в основании зачастую более длинные. Щетинки заднего края тергита могут полностью или частично заменятся шипами на последних сегментах. Тергиты 1–8-ого сегментов несут дыхальца, округлой или овальной формы. Плевральные зоны абдоминальных сегментов, обычно, выпуклые, несут до 8 щетинок, находящихся на небольших бугорках. Стерниты гладкие, несут до 5 щетинок в медиальной части и ряд из 3–7 щетинок в приплевральной области. Девятый абдоминальный сегмент представлен двумя буграми по бокам и анальной складкой между ними. На буграх располагается разнообразные у разных видов по размерам псевдоцерки, у многих Cleonini они короткие шипиковидные, у видов *Lixus* они напротив зачастую длинные, сильно хитинизированные и изогнутые.

На вершинах бедер всех ног располагается 2–3 щетинки. Зачатки надкрылий всегда с продольными ребрами.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЙ

4.1. Особенности открытых аридных ландшафтов в формировании фауны Lixinae. В данной части дается краткая характеристика климатических особенностей аридных ландшафтов как основного места обитания долгоносиков подсемейства Lixinae.

4.2. Особенности биологии Lixinae. Своеобразие аридных условий накладывает особый отпечаток на биоту. Биология долгоносиков Lixinae четко синхронизирована с циклом развития их трофических растений, для которых характерен относительно короткий период вегетации надземной части, быстрое и дружное созревание семян и достаточно продолжительная вегетация подземной части стебля и корня. В связи с этим у долгоносиков Lixinae выработались две принципиально разные стратегии выживания в аридных условиях (рис. 3).

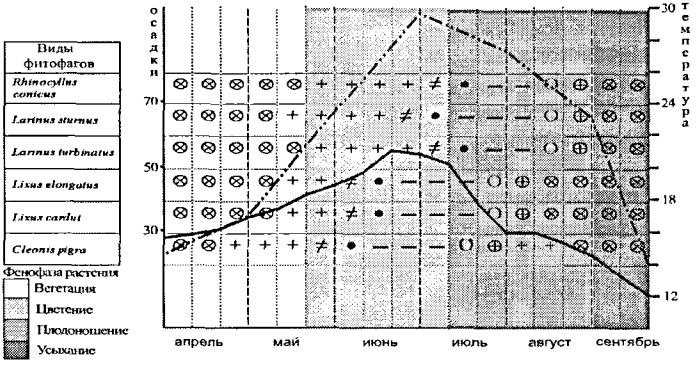

Рис. 3. Фенограмма развития долгоносиков *Lixinae*, *связанных* с чертополохами (Carduus sp.) + – имаго, ≠ – спаривание, • – яйцо, ▬ – личинка, **O** – куколка, ⊕ – имаго в куколочной колыбели, ⊗ – имаго в стадии диапаузы (летней или зимней).

Одна группа родов, объединенная в трибу Lixini, развивается в стеблях растений нескольких семейств или, исключительно, в соцветиях сложноцветных. Другая группа родов селится исключительно на подземной части растения, внутри корня или в корневом галле. Таким образом, и одна и другая группа избегают резких температурных колебаний и во время своего наиболее уязвимого периода скрыты от губительного летнего зноя.

4.3. Особенности морфологии личинок, связанные со средой обитания. Личинки долгоносиков развиваются в плотных средах (почва, растительные ткани), в связи с чем у них возник ряд морфологических особенностей, таких как С-образная форма тела и массивная головная капсула, служащая надежной опорой для челюстей и мощной челюстной мускулатуры.

Относительная длина личинки различна в зависимости от плотности субстрата. Личинки, обитающие и питающиеся в наиболее плотной среде (почва, корни, соцветия), обладают наиболее коротким и широким телом (RWB 2.00–3.20), а обитающие в рыхлых субстратах (сердцевинная паренхима стебля), более вытянутые (RWB 4.50–9.00).

Для большинства личинок подсемейства Lixinae, за исключением видов развивающихся в почве, субстрат является не только средой обитания, но и пищевым ресурсом. В связи с этим плотность субстрата влечет за собой изменения не только формы тела личинки, но и строения головной капсулы. У личинок, развивающихся в плотных средах (корень, семена в соцветии) голова более широкая (RWH 0.92–1.00), с ярко выраженными линиями прикрепления мышц, относительный размер ротового аппарата напротив невелик (RSMP 0.28–0.40). У личинок, развивающихся в рыхлых субстратах (стебель) голова вытянута (RWH 1.04–1.05), линии прикрепления челюстных мышц у большинства видов видны только с внутренней стороны, относительный размер ротового аппарата несколько больше (RSMP 0.40–0.42). Размер ротового аппарата уменьшен у видов, обитающих в плотной среде, для увеличения силы сжимания челюстей.

4.4. Основные морфоэкотипы и направление эволюционных преобразований преимагинальных стадий Lixinae. По месту локализации преимагинальных стадий подсемейство Lixinae делится на 3 основные группы: антокарпофаги (цветожилы), каулофаги (стеблееды) и ризофаги (корнееды). Для проверки корреляции между местом локализации личиночной стадии и морфологическими признаками проведен кластерный анализ. Анализ проведен для 39 видов по 12 признакам с вычислением коэффициента Жаррака-Сьеренсена с ограничением по среднему присоединению (рис. 4).

Проведенный кластерный анализ показал, что все многообразие преимагинальных стадий долгоносиков Lixinae группируется в 3 крупные группы: каулофаги, антокарпофаги и ризофаги, которые в свою очередь распадаются на несколько подгрупп.

Личинки каулофагов обладают, наиболее простым и исходным типом строения для подсемейства. От примитивных каулофагов, развивающихся в сердцевинной паренхиме, по-видимому, произошли представители других групп. Среди каулофагов, специализированными являются представители подгруппы «iridis», развивающиеся в полых стеблях зонтичных. Среди антокарпофагов примитивными являются виды группы «turbinatus», личинки которых развиваются в крупных соцветиях, с развитым мясистым цветоложем, за счет которого происходит основное питание. Специализированными являются группы «obtusus» и «vulpes». Виды первой подгруппы питаются преимущественно семенами в соцветиях кормовых растений, виды второй – узкоспециализированные обитатели соцветий мордовника, питающиеся исключительно соком цветоложа.

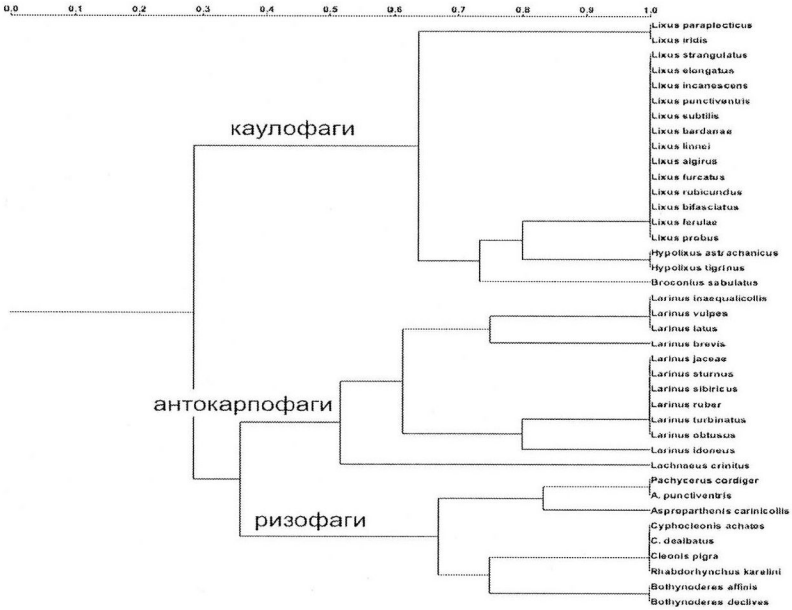

Рис. 4. Дендрограмма группировки видов в морфоэкологические типы.

Среди ризофагов примитивными являются виды группы «Cyphocleonis» связанные с корнями дву- и многолетних растений различных семейств. Специализированной является группа «Bothynoderes», виды которой развиваются в корнях однолетних растений с образованием галла. Еще одной

специализированной подгруппой является «Asproparthenis», виды которой развиваются в почве у корней кормовых растений.

Морфогенез личиночной стадии долгоносиков Lixinae представлен на рис. 5. Из него видно, что эволюция преимагинальных стадий шла в направлении от обитания в стеблях к обитанию в соцветиях и в корнях. В условиях повышенной температуры и нестабильной влажности преимагинальные стадии, особо нуждающиеся во влаге и сочности кормового субстрата должны уйти под надежную защиту почвы или внутрь покровов растения.

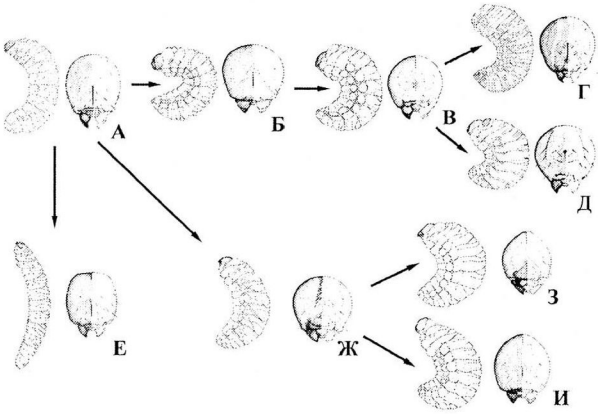

Рис. 5. Основные направления морфогенеза личинок долгоносиков подсемейства Lixinae. Антокарпофаги – Б, В, Г, Д; каулофаги – А, Е.; ризофаги – Ж, З, И.
А – *Lixus furcatus*; Б – *Larinus idoneus*; В – *Larinus turbinatus*; Г – *Larinus inaequalicollis*; Д – *Larinus sibiricus*; Е – *Lixus iridis*; Ж – *Rhabdorrhynchus karelini*; З – *Asproparthenis carinicollis*; И – *Bothynoderes declivis*.

Таким образом, морфогенез личинок долгоносиков подсемейства Lixinae имеет ряд этапов освоения вегетативных и генеративных органов покрытосеменных, таких как специализация к развитию:

1. В стеблях кормовых растений.
2. В соцветиях сложноцветных.
3. В подземной части растения.

4.5. Характеристика основных морфоэкологических типов личинок

Антокарпофаги – тело короткое широкое (RWB 2.00–3.20), голова округлой формы (RWH 0.92–1.00), щетинок на посттергуме от 7 до 24, щетинки толстые и короткие, развиваются в соцветиях. Личинок антокарпофагов можно разделить на несколько подгрупп:

1. Подгруппа «obtusus» (*Larinus obtusus, L. minutus, L. sibiricus, Lachnaeus crinitus*) личинки развиваются в некрупных соцветиях со слабо развитым цветоложем.

2. Подгруппа «turbinatus» (*Larinus turbinatus, L. latus, L. sturnus*) личинки развиваются по одной или несколько личинок в крупных соцветиях с хорошо развитым, мясистым цветоложем.

3. Подгруппа «vulpes» (*Larinus vulpes, L. inaequalicollis*) личинки развиваются исключительно в соцветиях мордовника.

4. Подгруппа «idoneus». К данной подгруппе относится единственный вид *Larinus idoneus*, который, по-видимому, является одним из самых примитивных представителей группы. Личинка по строению во многом близка к каулофагам.

Каулофаги – тело сильно вытянутое в длину (RWB 4.50–9.00), голова свободная удлиненной формы (RWH 1.04–1.05), щетинки на теле средней длины или длинные, количество их невелико, покровы с мелкими кутикулярными щетинками, развиваются в стеблях.

Несколько обособленное положение, среди каулофагов, занимают личинки *L. iridis* и *L. paraplecticus*, личинки которых очень сильно вытянуты в длину (RWB = 8.0), с почти прямой, прогнатной головой, щетинки на теле очень короткие (кроме педальных зон).

Ризофаги – тело короткое и широкое (RWB 2.1–3.1), голова округлой формы (RWH 0.9–1.0), количество щетинок на посттергуме от 5 до 9, развиваются за счет подземной части растений, в корнях или в галлах на корнях различных семейств растений. Личинок ризофагов можно разделить на несколько подгрупп:

1. Подгруппа «Asproparthenis» (*Asproparthenis, Temnorhinus*), личинки развиваются в почве у корня кормового растения.

2. Подгруппа «Cyphocleonis», (виды *Cyphocleonis*, *Cleonis*, *Rhabdorrhynchus*), личинки развиваются на корнях двулетников и многолетников.

3. Подгруппа «Bothynoderes» (*Bothynoderes*). Виды развиваются на однолетних растениях и образуют на корнях галлы.

ГЛАВА 5. ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП LIXINAE

5.1 Ландшафтное распределение экологических групп долгоносиков подсемейства Lixinae на юге европейской части России. Распределение долгоносиков Lixinae в различных ландшафтах на юге европейской части России не равномерное (рис. 5).

Наибольше число видов характерно для степных ландшафтов. В первую очередь это объясняется аридным и семиаридным распространением подсемейства, и относительно малым числом видов приуроченных к гумидным ландшафтам. С другой стороны на юге европейской части России слабо представлены ландшафты солончакового и пустынного типа. Распределение ликсин, строго подчиняется правилу смены стаций Бей-Биенко (1966, 1971).

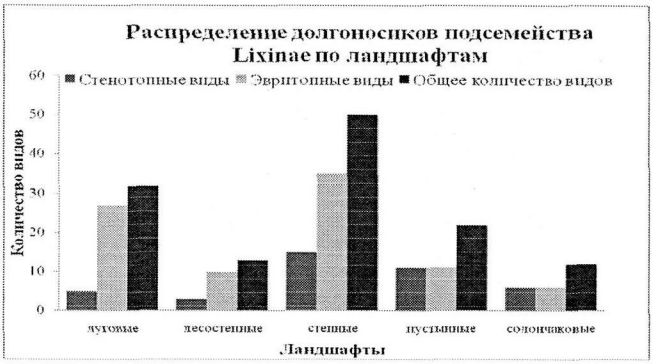

Рис. 5. Распределение долгоносиков подсемейства Lixinae по различным ландшафтам на юге европейской части России

5.2 Трофические связи. Трофические связи долгоносиков подсемейства Lixinae разнообразны. Так, антокарпофаги родов *Rhinocyllus* и *Bangasternus* (триба Rhinicyllini), *Larinus*, *Lachnaeus* и *Eustenopus* (триба Lixini) развиваются исключительно в соцветиях сложноцветных (Asteraceae), каулофаги родов *Lixus, Hypolixus* и *Broconius* (Lixini) связаны со стеблями растений многих семейств, таких как сложноцветные, маревые, крестоцветные, зонтичные, гречишные и гераниевые. Ризофаги (триба Cleonini) развиваются в корнях растений из семейств маревые, сложноцветные, бурачниковые, крестоцветные, свинчатковые и губоцветные. Довольно существенную долю составляют виды, развивающиеся на доминантных видах растений (полыни в степях, различные

маревые в полупустынных и засоленных ландшафтах), что в целом характерно для олигофагов (Емельянов, 1967).

Долгоносики Lixinae, развивающиеся на сложноцветных и бурачниковых, приурочены ко всем жизненным формам растений, от однолетников до полукустарников. Такой же охват жизненных форм растений характерен и для олигофагов маревых. В остальных семействах кормовых растений фитофаги приурочены к однолетникам и многолетникам.

Соотношение распределения долгоносиков ликсин между основными группами кормовых растений меняется в зависимости от биотопа. Так для луговых и степных стаций более характерны виды, связанные со сложноцветными (большей частью рудерального комплекса), а для пустынных и солончаковых более характерны олигофаги маревых.

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИИ ПРИЕМАГИНАЛЬНЫХ СТАДИЙ

6.1. Среда обитания и особенности развития. Характерной чертой аридных и семиаридных биотопов является дефицит влаги и высокие температуры в летний период. В связи с этим большинство личинок долгоносиков ведет скрытный образ жизни, развиваясь в живых или мертвых тканях растений. За период развития личинки состояние кормового субстрата сильно изменяется, к концу генерации стебли огрубевают и сохнут, соцветия становятся плотней. В связи, с этим развитие личинки строго лимитировано временем.

6.2. Фенология. Фенология долгоносиков тесно скоррелирована с феноциклами их кормовых растений. Срок появления имаго после зимовки, спаривание и откладка яиц, а также и продолжительность имагинальной стадии определены сроками развития кормового растения. Подавляющее большинство видов ликсин на юге европейской части России имеют в год одну генерацию. Единственным исключением является популяция *Larinus ruber* особи, которой развиваются в соцветиях василька сумского (Centaurea sumensis).

Среди преимагинальных стадий практически всех исследованных видов, были обнаружены отдельные экземпляры, сильно отстающие или напротив опережающие остальных по стадии развития (в среднем их количество составляет около 3–4 %).

6.3. Биология.

6.3.1. Биология антокарпофагов. Личинки развиваются исключительно в корзинках сложноцветных (Asteraceae). Большая часть видов связана с растениями, имеющими корзинки полузакрытого типа. В одной небольшой корзинке может развиваться 1, редко 2 личинки мелких видов *Larinus* и *Lachnaeus*; в крупных корзинках от 1 до 3 личинок крупных видов (*Larinus latus, L. vulpes*) или до 8–9 личинок мелких и среднеразмерных видов (*Larinus planus, L. turbinatus*).

Большая часть видов антокарпофагов развивается на видах с крупным и мясистым цветоложем, которым питается личинка. Ряд видов, развивающихся в корзинках с невысоким цветоложем, питаются в основном семенами, но откладка яиц у них происходит на более ранней стадии цветения. Совершено особенное положение занимает группа видов *Larinus* связанная с соцветиями мордовника, личинки которых питаются соком тканей цветоложа.

6.3.2. Биология каулофагов. Личинки развиваются в стеблях кормовых растений, питаясь сердцевинной паренхимной тканью. В зависимости от размеров стебля, а так же размеров личинки старшего возраста, развитие может происходить в разных частях стебля, также может варьировать количество личинок, развивающихся в одном стебле. Развитие некоторых видов происходит не в стеблях, а в крупных черешках листьев. Совершенно обособленное место среди каулофагов занимают *Lixus iridis* и *L. paraplecticus* личинки, которых развиваются в полых стеблях зонтичных.

6.3.3. Биология ризофагов. Личинки развиваются в корнях или в почве у корней. Личинки питаются сердцевинной паренхимой корня. Сердцевинная паренхима многолетников выполняет запасающую функцию, поэтому развитие в корнях дву- и многолетних трав является наиболее выгодным, в отличие от однолетников у которых сердцевина корня выполняет исключительно проводящую функцию. С другой стороны корни дву- и многолетников в большей степени подвержены лигнификации, что, несомненно, усложняет процесс питания личинки.

В корне многолетников в зависимости от его толщины развивается от 1 до 6 личинок, при этом он несколько деформируется. Виды, которые развиваются на однолетних растениях и образуют на корнях галлы, иногда многокамерные, толщина корня при этом увеличивается в 2–3 раза. При развитии в почве у корня в ризосфере, личинка движется обычно вдоль главного корня. Миграций личинок между кормовыми растениями нами не обнаружено.

6.4. Локализация имаго на кормовом растении. По классификации жизненных форм имаго ликсин, разработанной на основе места обитания, морфологических признаков, габитуса, скульптуры и окраски наружных покровов (Арзанов, 2007а), представители подсемейства разделяются на два класса фитофилы и геофилы, с 6 подклассами. Антокарпофаги и каулофаги – представители триб Lixini и Rhinocyllini относятся исключительно к подклассу облигатных фитофилов. Виды ризофагов (триба Cleonini sensu lato) имеют представителей во всех подклассах, обоих классов.

6.5. Паразитокомплекс (Hymenoptera: Eulophidae) и особенности паразитизма на личинках рода *Larinus*. Паразитоидами личинок подсемейства Lixinae являются грегарные или солитарные эндопаразитоиды подсемейства Entedonidae и Tetrastichinae семейства Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) (Тряпицын, 1978). В основном паразитоиды поражают личинок старшего возраста антокарпофагов и каулофагов.

Материалом для исследования послужили выведения паразитического наездника *Baryscapus crassicornis* Erdös, в России из личинок *Larinus idoneus* и *L. turbinatus*, и в Иране из личинок *L. latus*.

Помимо паразитоидов *B. crassicornis* нами были выведены *Bracon (Glabrobracon) hemiflavus* Szepligeti (Hemenoptera, Braconidae), который является солитарным эктопаразитоидом жука и *Elasmus nudus* (Nees) (Hymenoptera, Eulophidae) – эндопаразитоид долгоносика *L. idoneus* и гиперпаразитоид *B. hemiflavus*. Паразитоиды подавляют численность долгоносика *L. idoneus* на 45%, при этом численность *B. crassicornis* составляет 37.7% от общего числа энтомофагов.

Выводы

1. Основными приспособлениями личинок Lixinae к обитанию в условиях аридного климата являются эндобионтный образ жизни в растительных тканях или почве и, у некоторых, в формировании галла на корнях, стеблях и соцветиях и куколочные колыбельки.

2. Морфология личинок зависит от окружающих условий развития, среди которых главную роль играет плотность субстрата, определяющего пропорции тела, форму и степень склеротизации головной капсулы и относительный размер ротового аппарата, и влажность, влияющая на характер хетотаксии и кутикулярных образований на теле личинки.

3. Жизненный цикл долгоносиков подсемейства Lixinae синхронизирован с жизненным циклом кормового растения. Короткий вегетативный период кормовых растений для большинства видов жуков определяет период летней эстивации и для некоторых второй пик осенней активности.

4. Впервые для преимагинальных стадий долгоносиков подсемейства Lixinae в основе кластерного анализа морфологических признаков установлены морфоэкологические типы. Выделены 3 крупные группы – антокарпофаги, каулофаги и ризафаги. Каждая из этих групп, в свою очередь, распадается на несколько подгрупп.

5. Эволюция преимагинальных стадий, предположительно, шла в направлении от обитания в стеблях к обитанию в соцветиях и в корнях. Это положение вполне согласуется с общей особенностью выживания животных в открытых пространствах степей и пустынь умеренной и субтропической зоны, при условиях повышенной температуры и нестабильной влажности.

6. При изучении трофической приуроченности установлено, что большее число кормовых растений долгоносиков Lixinae, являются доминантами растительного мира юга европейской части России (полыни в степях, различные маревые в полупустынных и засоленных ландшафтах), что в целом характерно для олигофагов.

7. Сложноцветные, маревые и бурачниковые имеют олигофагов Lixinae, развивающихся на всех жизненным формах этих растений, от однолетников до полукустарников. Олигофаги на остальных семействах кормовых растений приурочены к однолетникам и многолетникам. Наибольшее число олигофагов связано со сложноцветными (13 родов и 37 видов, что составляет 46.2 %), далее следуют олигофаги маревых (27 видов из 12 родов, что составляет 33.7 %).

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. *Зотов А.А.* Морфология преимагинальных стадий долгоносиков трибы Cleonini (sensu lato) (Coleoptera: Curculionidae) // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2011. Т. 7. – Вып. 2. – С. 153–162.

2. Егоренкова Е.Н., Страхова И.С., Ефремова З.А., *Зотов А.А.* Наездник *Baryscapus crassicornis* (Erdös) (Hymenoptera, Eulophidae), развивающийся на личинках жуков-долгоносиков рода *Larinus* Germar (Coleoptera, Curculionidae) // Энтомологическое обозрение. – 2011. – Т. 90. – Вып. 3. – С. 622–630.

Статьи и тезисы в других изданиях:

3. Исаев, А.Ю., *Зотов, А.А.* Находка в Ульяновской области *Adosomus roridus* (Coleoptera, Curculionidae) и дополнительные данные по фауне и экологии долгоносиков-клеонин юго-востока лесостепи Среднего Поволжья // Серия «Природа Симбирского Поволжья». Ульяновск. – 2003. – Вып. 4. – С. 72–81.

4. *Зотов, А.А.* Предварительный фаунистический обзор жуков-долгоносиков подсемейства Lixinae (Coleoptera, Curculionidae) Астраханской области // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда РЭО. Краснодар. – 2007. – С. 130–131.

5. Исаев А.Ю., *Зотов А.А.* Клеон даурский // Красная книга Ульяновской области. 2008. Ульяновск: Издательство «Артишок». С. 299–300.

6. Исаев А.Ю., Артемьева Е.А., Ковалев А.В., *Зотов А.А.* Клеон-ахатес // Красная книга Ульяновской области. 2008. Ульяновск: Издательство «Артишок». С. 300–301.

7. Исаев А.Ю., Ковалев А.В., *Зотов А.А.* Фрачник-двухвостка // Красная книга Ульяновской области. 2008. Ульяновск: Издательство «Артишок». С. 301.

8. *Зотов А.А.* Морфология преимагинальных стадий трех видов долгоносиков трибы Lixini (Coleoptera: Curculionidae) // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2009а. – Т. 5. – Вып. 1. – С. 81–90.

9. *Зотов А.А.* Предварительные данные по морфологии личинок рода *Lixus* F. (Coleoptera: Curculionidae: Lixinae) // Актуальные вопросы современной энтомологии и экологии насекомых. 2009в. Сб. научных трудов посвященных памяти А.И. Фомичёва Борисоглебск. С. 86–88.

10.*Зотов А.А.* Морфология преимагинальных стадий долгоносика *Lixus iridis* Olivier, 1807 (Coleoptera: Curculionidae) // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2009б. – Т. 5. – Вып. 2. – С. 223–227.

11.*Зотов А.А.* Морфология и биология преимагиналных стадий видов рода *Larinus* Dejean, 1821 (Coleoptera: Curculionidae). Часть I. // Кавказский энтомологический бюллетень. – 2010. Т. 6. – Вып. 2. – С. 171–178.

12. Арзанов Ю.Г., *Зотов А.А.* Долгоносики подсемейства Lixinae (Coleoptera, Curculionidae) Нижнего Дона // Цимлянского водохранилище: состояние водных и прибрежных экосистем, проблемы и пути решения. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2011. – С. 108–120.

13. *Зотов А.А.* Основные морфоэкотипы личинок долгоносиков подсемейства Lixinae (Coleoptera, Curculionidae) // Проблемы почвенной зоологии. Материалы XVI всероссийского совещания по почвенной зоологии. 2011б. Москва. КМК. С. 46–47.

14. *Зотов А.А.* Основные морфоэкотипы преимагинальных стадий долгоносиков подсемейства Lixinae (Coleoptera: Curculionidae). // VIII ежегодная научная конференция студентов и аспирантов базовых кафедр ЮНЦ РАН. Ростов-на-Дону. Издательство ЮНЦ РАН. 2012. С. 19–20.

Печать цифровая. Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс».
Формат 60x84/16. Объем 1.0 уч.-изд.-л.
Заказ № 3200. Тираж 100 экз.
Отпечатано в КМЦ «КОПИЦЕНТР»
344006, г. Ростов-на-Дону, ул. Суворова, 19, тел. 247-34-88