

На правах рукописи

Беньковский Андрей Олегович

ЖУКИ-ЛИСТОЕДЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

03.02.05 - энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва 2011

Работа выполнена в Лаборатории общей энтомологии и почвенной зоологии
УРАН Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Научный консультант: доктор биологических наук
Медведев Лев Никандрович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Ижевский Сергей Сергеевич

доктор биологических наук
Пономаренко Александр Георгиевич

доктор биологических наук, профессор
Чернышев Владимир Борисович

Ведущее учреждение: Факультет естественных наук Орловского
государственного университета

Защита диссертации состоится 22 марта 2011г. в 14 часов на заседании
Диссертационного совета Д 002.213.01 по защите диссертаций на соискание ученой
степени доктора биологических наук при УРАН Институте проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект,
д. 33, стр. 1; тел/факс: 8 (495) 954 55 34, e-mail: admin@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук
РАН по адресу 119071, Москва В-71, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан « » февраля 2010 года.

Ученый секретарь
Диссертационного совета

кандидат биологических наук
Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Листоеды в фауне европейской части России (далее ЕЧР) занимают среди жуков третье место по числу видов, достигают высокой численности, встречаются повсеместно. Есть среди них вредители сельского и лесного хозяйства.

Почему выбрана эта тема? Может показаться, что рассматривается хорошо изученная группа на хорошо обследованной территории. На самом деле это не так. Энтомологи всегда интересовались преимущественно фауной Западной Европы, а также удаленных и труднодоступных областей, а наш регион представлялся неинтересным. Поэтому на сегодняшний день фауна листоедов ЕЧР - одна из самых неизученных.

Полного каталога листоедов ЕЧР никогда не существовало. За последние сорок лет не было выпущено ни одного определителя, а определитель Медведева, Шапиро (1965) устарел и неполон. До сих пор не проводилось подробного зоогеографического анализа, анализа распределения по природным зонам, типам биотопов. Недостаточно изучены преимагинальные стадии. Жизненные циклы - еще один пробел в наших знаниях. В частности, не известны жизненные циклы целого подсемейства *Donaciinae*.

Цель и основные задачи. Цель настоящего исследования – комплексное изучение систематики, распространения, биологии и экологии листоедов ЕЧР.

Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

- 1) Изучение видового состава, закономерностей пространственного и биотопического распределения.
- 2) Таксономическая ревизия сложных групп с использованием признаков имаго и личинок.
- 3) Изучение общих закономерностей трофики листоедов, способов питания имаго и их связи с морфологией, выявление кормовых растений.
- 4) Изучение морфологии, систематики и образа личинок, жизненных циклов, репродуктивного поведения.

Научная новизна. Составлены оригинальные ключи имаго всех видов ЕЧР и европейских стран ближнего зарубежья (на 85 больше, чем в определителе Медведева, Шапиро, 1965) и оригинальные ключи личинок 7 родов. Впервые составлен определитель имаго *Chrysolina* России (115 видов), опубликован полный каталог *Chrysolina* фауны мира (450 видов) и монография – 1-я часть обзора мировой фауны (110 видов). Выполнены таксономические ревизии сложных групп разных подсемейств на уровне рода, подрода, вида, подвида. Впервые для изучения политипических видов у листоедов применен метод комплексных признаков.

Выявлено 562 вида листоедов (изучены имаго всех видов). 45 видов (8%) - новые для ЕЧР; 22 - новые для России. Составлен первый аннотированный каталог листоедов ЕЧР: для каждого вида даны распространение, тип ареала, биология, замечания по морфологии и систематике. Для большинства видов расширены известные границы ареалов. Впервые выполнен подробный зоогеографический анализ. Предложены гипотезы о путях формирования фауны и реликтовом происхождении эндемиков.

Получены новые данные о зональном распределении. В тундровой зоне впервые найдено 5 видов (24% фауны), в таежной - 25 (9%), в зоне смешанных лесов - 17 (6%), в зоне широколиственных лесов - 8 (3%), в лесостепной - 29 (8%), в степной - 3 (1%), в полупустынной - 22 (14%), в пустынной - 18 (18%). Впервые показано, что подсемейства распространены по территории ЕЧР по-разному. Установлена связь зонального распространения с местообитанием личинки. Выполнен обобщающий анализ распределения по типам биотопов. Установлено, что во всех зонах фауна зональных биотопов беднее, чем фауна естественных аazonальных или антропогенных. Выдвинут тезис о зональной синантропности листоедов и процветании группы в условиях антропогенного изменения ландшафтов.

Подтверждены в садках кормовые растения для 250 видов. Для 36 видов найдены новые кормовые растения. Выполнен обобщающий анализ кормовых связей листоедов ЕЧР. Пересмотрена классификация кормовой специализации листоедов, выделена группа «широких олигофагов» (питаются на ограниченном числе родов из 2-3 семейств). Впервые проведены опыты для изучения симпатрических пищевых

форм в разных частях ареала. Установлено, что при наличии трех форм две могут быть сильнее отграничены от третьей, чем друг от друга.

Впервые изучен механизм питания у листоедов. Наблюдения за имаго 140 и личинками 28 видов выявили разнообразие способов питания. Предложена оригинальная система морфо-функциональных типов имаго, отражающая пути приспособления к питанию разными частями растений. Опровергнута гипотеза, что тип головы (про-, гипо-, опистогнатический) влияет на работу мандибул. Впервые изучены ротовые части имаго Donaciinae и открыты приспособления для сбора пыльцы. Предложена гипотеза о первичности палинофагии в эволюции подсемейства Donaciinae. Для имаго 16 и личинок 3 видов впервые доказана антофагия.

Открыт половой диморфизм у листоедов на личиночной стадии. Впервые описаны личинки 18, переописаны - 32 видов. Впервые изучены возрастные изменения у личинок из 5 подсемейств. У 16 видов открыто яйцеживорождение. Впервые изучены жизненные циклы Donaciinae. Проведена гомологизация частей головы у личинок чехликоносцев с другими подсемействами. Установлено отсутствие глазков у открытоживущих личинок *Altica*, свидетельствующее об обитании их предков в почве. Впервые описана церемония ухаживания у 12 видов. Впервые для отряда жуков найдено прекопуляционное ухаживание. Установлено функциональное значение бугорков на голове самок Donaciinae, играющих роль в процессе ухаживания.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Слабая специфичность фауны листоедов ЕЧР в сравнении с фауной окрестных регионов как следствие ее молодости. Основные пути фауногенеза – вселение видов с юго-запада, юго-востока и востока.
2. Различное распределение подсемейств по природным зонам как следствие различий в образе жизни личинок.
3. Зональная синантропность многих видов (далеко не только вредителей) и процветание группы в условиях антропогенного изменения ландшафтов.
4. Первичность палинофагии по сравнению с филлофагией у Donaciinae.
5. Оригинальная система морфо-функциональных типов имаго, основанная на морфологических и функциональных приспособлениях к питанию разными частями растения и отражающая возможные пути эволюции группы.

Теоретическое и практическое значение. Полученные теоретические выводы проливают свет на закономерности фауногенеза листоедов, а также на эволюцию группы в связи с путями адаптации к питанию различными частями растения.

Опубликованные по теме диссертации монографии широко используются для научной и учебной работы в различных учреждениях в России, а также ближнего и дальнего зарубежья. Могут они применяться и для определения вредителей сельского и лесного хозяйства. Полученные результаты могут быть использованы и уже используются при составлении региональных Красных книг. Разработанные оригинальные методики (метод определения видовой принадлежности личинок по экзuviaм, метод выделения подвидов при трансгрессивной изменчивости, методики изучения жизненного цикла и др.) могут быть использованы для исследования не только листоедов, но и других насекомых.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 40 печатных работ (из них в соавторстве 8): 3 монографии, 2 главы в совместных монографиях, 35 статей, из них 14 - в журналах, рекомендуемых ВАК, еще 13 – в иностранных изданиях. Общий объем публикаций – 62 авторских листа; опубликовано 1300 оригинальных рисунков. Кроме того, в печати еще 2 статьи.

Апробация. Результаты работы докладывались на Международной конференции в Зоологическом институте (С.-Петербург, 1994), конференции, посвященной 110-летию биологической станции "Глубокое озеро" (2001), различных семинарах в ИПЭЭ (в том числе в Лаборатории экологии пресноводных сообществ и в Лаборатории почвенной зоологии и общей энтомологии), на научном семинаре в Национальном парке "Хвалынский", а также на расширенном коллоквиуме лабораторий почвенной зоологии и общей энтомологии, синэкологии, экологии водных сообществ и инвазий, лаборатории сравнительной нейробиологии позвоночных ИПЭЭ РАН, отделения колеоптерологии Научно-исследовательского зоологического музея МГУ, Института медицинской паразитологии и тропической медицины им. Марциновского, Всероссийского центра карантина растений, Государственного НИИ реставрации.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 10 глав, выводов, списка литературы, списка работ, опубликованных по теме диссертации, и приложения. Рукопись содержит 446 страниц машинописного текста (из них 226 страниц основного текста), 72 листа оригинальных иллюстраций. Список литературы включает 516 названий, из них 182 на иностранных языках. В приложении даны: аннотированный каталог видов, оригинальный определитель видов и подвидов рода *Chrysolina* России, оригинальный определитель видов рода *Altica* ЕЧР и европейских стран ближнего зарубежья, оригинальный определитель видов рода *Donacia* ЕЧР и европейских стран ближнего зарубежья, диагностические признаки впервые описанных личинок, оригинальный план описания имаго *Chrysolina*, оригинальный план описания личинок Donaciinae, Clytrinae и Cryptocephalinae.

Благодарности. Автор приносит искреннюю благодарность научному консультанту Л.Н. Медведеву за ценные советы и большую помощь на всех этапах работы, Б.Р. Стригановой, Н.Б. Никитскому и А.А. Панову за важные замечания. Автор признателен многим российским и зарубежным коллегам и кураторам музейных коллекций, предоставившим материалы и литературу.

Работа выполнена в рамках многолетних исследований по систематике и экологии жуков-листоедов России, проводимых группой морфологии и экологии насекомых ИПЭЭ РАН, в том числе полевых работ во многих регионах ЕЧР.

Глава 1. РЕГИОН ИССЛЕДОВАНИЙ И СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Границы и подразделение региона. На востоке граница проходит по восточным подножиям Урала, на юге - по границе Калмыкии и Ростовской области с Дагестаном, Ставропольским и Краснодарским краями - практически по границе Европы и Азии, на западе и севере – по государственной границе России. На этой территории представлены 10 природных зон умеренного пояса от арктических пустынь до настоящих пустынь.

История изучения листоедов ЕЧР. По степени изученности фауны листоедов ЕЧР всегда отставала от окрестных территорий. Из 562 видов 97% впервые описаны из-

за ее пределов (из Западной Европы и более удаленных и экзотических мест). С таким положением дел связана проблема правильность определения видов. Наша фауна рассматривалась как аналогичная более изученной фауне Западной Европы с включением азиатских форм. Такой некритический подход приводил к ошибкам. Публикации с 18 в. до начала 20 в. были немногочисленны, большая их часть - региональные фаунистические списки. Линдеман (1871) обобщил данные по распространению листоедов разных регионов России (в том числе ЕЧР). После 1917г. были продолжены работы по изучению региональных фаун. Исследователи стали уделять большее внимание хозяйственному значению листоедов (например, Богданов-Катьков, 1920; Оглоблин, 1927). Появились экспериментальные работы по внутривидовым пищевым формам (например, Кожанчиков, 1941). В 1920-1940-е годы вышли первые определительные таблицы листоедов европейской части СССР (Якобсон, 1927, 1931; Оглоблин, 1928, 1933; Тарбинский, Плавильщиков, 1948), которые включали преимущественно широко распространенные виды и сельскохозяйственных вредителей.

Первая и до сих пор единственная сводка по листоедам в серии "Фауна СССР" - это работа Оглоблина (1936), которая посвящена только одному подсемейству - *Galerucinae*. В фауне ЕЧР к этой группе относится 39 видов, то есть меньше 7 % от их общего числа.

В 1965г. в серии "Определитель насекомых Европейской части СССР" появился ключ листоедов, составленный Медведевым, Шапиро (1965). От предыдущих изданий он отличался значительной полнотой: 477 видов из 562 отмеченных в настоящее время для ЕЧР. За 45 лет, прошедшие с его выхода, накопилось значительное число дополнений и уточнений по систематике и распространению видов, исправлений, а само это издание стало уже библиографической редкостью.

За последние 40 лет выпущены обобщающие монографии по фауне и систематике листоедов смежных территорий: Западной Европы, Польши, Болгарии, Средней Азии и Казахстана, Сибири, Азербайджана, Украины, Белоруссии и Прибалтийских республик.

По фауне ЕЧР вышли два определителя автора (Беньковский, 1999; Bienkowski, 2004a).

Во второй половине 20 в. выполнены исследования по составу фауны и биотопическому распределению листоедов отдельных регионов, в сумме покрывающие не более 1/10 территории ЕЧР. И при этом только единичные области могут быть отнесены к удовлетворительно обследованным, а по многим регионам нет даже списков видов.

Лопатин (1979) предложил очень краткий обзор (2 стр.) распространения листоедов ЕЧР. Каталог листоедов России и бывших республик СССР (Lopatin, *et al.*, 2004) применительно к фауне ЕЧР содержит только общую информацию о нахождении видов на данной территории. Том нового каталога палеарктических жуков (Lobl, Smetana, 2010), посвященный листоедам, дает распространение наших видов тоже в самом общем виде. Кроме того в обоих этих каталогах отсутствует ряд видов, найденных в ЕЧР в последние 10 лет.

Во второй половине 20 в. возрос интерес энтомологов к образу жизни, экологии, преимагинальным стадиям листоедов, особенно видов, вредящих сельскому и лесному хозяйству, также агентов биологической борьбы с сорняками. Но значительная часть таких работ выполнена по материалам из смежных с ЕЧР регионов. Следует иметь в виду, что природные условия других регионов, а следовательно, и особенности биологии листоедов могут существенно отличаться.

В каталоге Медведева, Рогинской (1988) суммированы данные по кормовым растениям листоедов СССР. Наиболее точные сведения по кормовым растениям личинок листоедов - Donaciinae приведены в работе автора (Bienkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004).

Литературные данные по экологии, распространению и хозяйственному значению листоедов-вредителей сельского хозяйства обобщены в Агроэкологическом атласе России (2003-2009).

Определитель личинок листоедов европейской части СССР (Оглоблин, Медведев, 1971) был первым для данной территории. Определитель личинок листоедов подсемейства Donaciinae (Bienkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004) - наиболее полный для всей Палеарктики. По статьям автора (Bienkowski, 1993б 1995а, 1995b, 1998b, 1999а, Беньковский 2009аб, 2010б) могут быть определены личинки из родов *Donacia*, *Plateumaris*, *Galeruca*, *Phaedon*, *Chrysolina*, *Cryptocephalus*, *Labidostomis*,

Lochmaea, Altica. Определитель Зайцева, Медведева (2009) обобщил все сведения по морфологии известных личинок листоедов России.

Изучение поведения листоедов еще только начинается. Основное внимание уделяется вопросам, связанным с размножением (например, Медведев, Павлов, 1985, 1987; Bienkowski, 1999b). Поведение жуков-листоедов во время поедания листьев и цветов впервые детально изучено автором (Беньковский, 2009е, 2010а).

Подводя итог литературному обзору, следует отметить, что в знаниях о листоедах ЕЧР до сих пор было много пробелов. С другой стороны, накопленные за два с половиной столетия сведения требовали критического пересмотра и монографического обобщения.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученный материал включает имаго всех 562 видов и преимагинальные стадии 120 видов, обитающих на территории ЕЧР. Общий объем изученного материала: 80200 экз. имаго и 6200 экз. преимагинальных стадий.

Сбор материала проводился автором с 1987 по 2010 г. в 30 областях и республиках ЕЧР, в том числе на 13 стационарах. Изучены также материалы из коллекций 28 российских и зарубежных научных учреждений и также экземпляры, предоставленные коллегами. В результате обработаны сборы листоедов из всех республик, краев и областей ЕЧР. Сравнительный материал по нашим видам, описанным впервые из других регионов, получен из российских и зарубежных музеев и от коллег, а также собран автором в различных местах Германии, Австрии, Польши, Словакии, Украины и на Кавказе.

Для определения видов в ряде таксономически сложных групп приготовлены препараты гениталий 3800 экземпляров. Составлена коллекция постоянных препаратов преимагинальных стадий в канадском бальзаме. Выполнено более 1300 оригинальных рисунков. Для выяснения кормовых растений, изучения стадий жизненного цикла, поведения жуков экземпляры 250 видов содержались в садках.

Методы. Проведена сравнительная оценка общепринятых методов сборов. Установлено, что наибольшее видовое разнообразие выявляется путем осмотра

растений, а также поиском в подстилке под ними. "Кошение" и ловушки не выявляют всю фауну биотопа, что связано с малой подвижностью и высокой кормовой специализацией большинства листоедов. Для сбора мелких видов с растений и из укусов применен эксгаустер оригинальной конструкции (в диссертации приведена его схема).

Для выявления неизвестных ранее и подтверждения известных кормовых растений применялись методы, описанные Медведевым, Рогинской (1988). В садок с листоедами помещали образцы всех видов растений из соответствующего местонахождения, наблюдения питания продолжались длительное время. В случае с личинками *Donaciinae*, наблюдать питание которых было невозможно, автор относил к кормовым те растения, на корнях и в пазухах листьев которых были найдены серии личинок.

При изучении пищевых биологических форм проводили опыты двух типов: 1) предлагали образцы кормовых растений всех биологических форм данного вида листоедов, 2) тот же набор образцов, за исключением кормового растения данной биологической формы.

Для определения продолжительности развития и числа личиночных возрастов *Donaciinae* применена оригинальная методика, основанная на регулярных сборах (каждые 10 дней с весны до осени) и последующей математической обработке результатов измерений ширины головы и длины брюшных крючков у личинок.

Репродуктивное поведение и способы питания были изучены в садках и в природе.

Видовая принадлежность личинок *Donaciinae*, *Cryptocephalinae*, *Clytrinae* определялась методом сравнения с экзувием, который сохраняется в коконе с жуком (в диссертации приведено описание оригинальной методики приготовления препарата экзувия). Личинок из других подсемейств выводили в садках.

Оригинальная модификация статистического метода комплексных признаков разработана для изучения внутривидовой географической изменчивости на базе метода Гейнке (по Филиппченко, 1978) и коэффициента дивергенции Любищева (1982). Метод может быть применен и для различения близких видов.

Карты ареалов ряда видов составлены с использованием программы ArcView GIS.

Глава 3. СОСТАВ ФАУНЫ И ЗООГЕОГРАФИЯ

Систематическая структура фауны. Фауна листоедов ЕЧР насчитывает 562 вида (включены в Аннотированный каталог). Среди них 22 вида – новые для России: *Zeugophora frontalis*, *Chrysolina relucens*, *Ch. asclepiadis* (новид *bohémica*), *Ch. eurina*, *Ch. ordinata*, *Longitarsus tristis*, *L. medvedevi*, *L. plantagomaritimus*, *L. monticola*, *L. celticus*, *L. noricus*, *L. brisouti*, *L. alfieri* (новид *furthi*), *L. salviae*, *L. ferrugineus*, *Psylliodes brisouti*, *Phyllotreta dilatata*, *Ph. paradoxa*, *Cryptocephalus atriplicis*, *Chloropterus lefevrei*, *Podagrica fuscipes*, *Neocrepidodera brevicollis*. Новые для ЕЧР - еще 23 вида – *Donacia gracilipes*, *Pachybrachis mendax*, *Ch. imperfecta*, *Ch. cuprina*, *Ch. tundralis*, *Gonioctena sibirica*, *G. flavicornis*, *G. gracilicornis*, *Galerucella aquatica*, *G. sagittariae*, *Cassida seladonia*, *Chrysolina salviae*, *Altica carinthiaca*, *Phyllotreta misella*, *Phaedon concinnus*, *Longitarsus minimus*, *L. lewisii*, *L. kutscherae*, *L. aphthonoides*, *Ischyronota spaethi*, *Cassida elongata*, *Epitrix intermedia*, *Hermaphysalis mercurialis*

По числу видов наша фауна достаточно богата. Столько же листоедов обитает в Средней Европе, Казахстане, не на много больше - в Сибири и на Дальнем Востоке. Виды, населяющие территорию ЕЧР, относятся к 82 родам и 13 подсемействам. По числу видов на первом месте подсемейство Halticinae, за ним идут по убыванию числа видов Chrysomelinae, Cryptocephalinae, Cassidinae, Donaciinae, Galerucinae, Clytrinae, Criocerinae, Eumolpinae, Zeugophorinae, Synetinae и Orsodacninae. По разнообразию родового состава выделяются подсемейства Chrysomelinae и Halticinae - по 19 родов в каждом. 40% видов принадлежит всего к пяти родам из восьмидесяти двух: *Cryptocephalus* - 71, *Longitarsus* - 65, *Chrysolina* - 36, *Cassida* - 30, *Phyllotreta* - 30 видов. Все эти роды отличаются широким распространением и видовым богатством.

Специфичность фауны. Абсолютное большинство листоедов ЕЧР обитает также и за ее пределами. Эндемиков на родовом уровне нет, а видов всего два. Оба обитают в изолированных местонахождениях и приурочены к территориям, не затронутым оледенением, где сохранились также реликтовые флористические комплексы. Проведено сравнение по степени эндемизма с областями, где не было

материковых плейстоценовых оледенений. Так, в Средиземноморье насчитывается 30 эндемичных родов листоедов и множество видов.

Оба эндемичных вида, *Chrysolina roddi* и *Ch. poretzkyi*, имеют родственников в горах Сибири. Это позволяет считать их остатками доледниковой фауны. Первый вид сохранился в отдельных местонахождениях Ю. Урала, в Жигулевских горах и на Галичьей горе, имеет близких родственников на Алтае (*Ch. pedestris*) и в Вост. Казахстане (*Ch. kabaki*) (Bienkowski, 2001, Беньковский, 2009б,д). Второй - горный южно-уральский вид, близкий к сибирско-северо-американскому *Ch. cavigera* и к *Ch. sylvatica* из Ю. Сибири (Bienkowski, 2007а).

Видов с ограниченным ареалом, выходящим за пределы ЕЧР ("субэндемиков"), всего три. Все они приурочены к степной зоне. Это *Aphthona sarmatica*, *Longitarsus medvedevi* и *Psylliodes agropyri*.

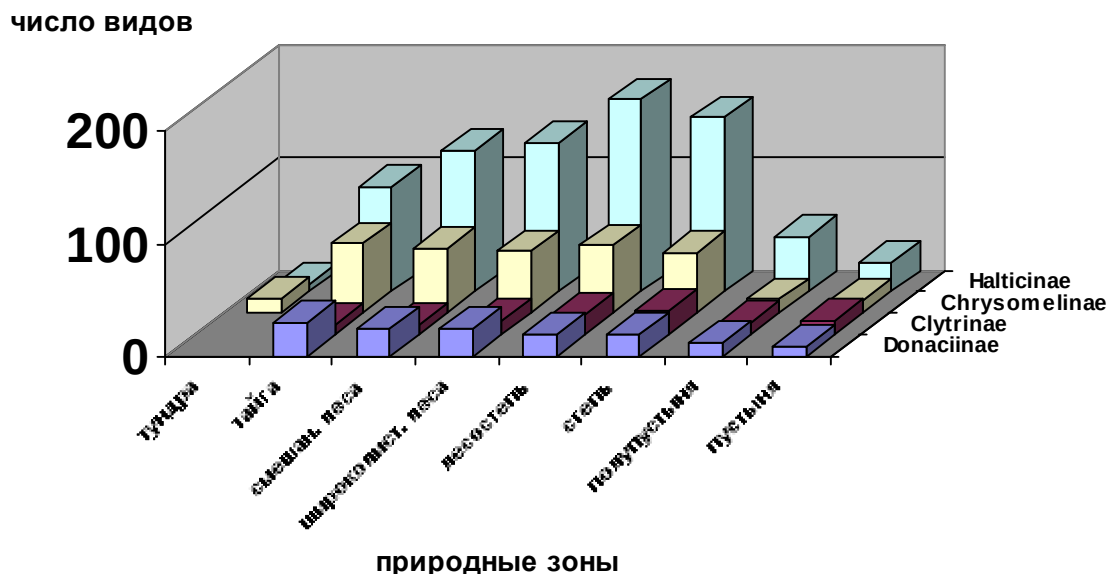
Для многих видов существенно пополнены знания об ареалах. Эти сведения внесены в Аннотированный каталог, а ряд наиболее интересных случаев рассмотрен в данной главе диссертации.

Распределение по природным зонам и его связь с биологическими особенностями групп. Впервые предлагается полный и подробный обзор распространения листоедов ЕЧР по природным зонам. Наибольшее число видов обитает в лесостепной зоне.

Различное распределение подсемейств листоедов по природным зонам (Рис. 1) связано, по нашему мнению, с местообитанием личиночной стадии. По числу видов в разных природных зонах подсемейство Donaciinae резко отличаются от всех остальных. Наибольшего видового разнообразия оно достигает в таежной зоне. Число видов постепенно сокращается при продвижении на юг. Личинки живут в донном грунте водоемов, в довольно постоянных условиях среды с незначительными перепадами температуры и развиваются, как впервые установлено автором, 2-3 года (Беньковский, 1998). Большое число постоянных водоемов с богатой растительностью дает возможность многим видам Donaciinae расселиться до северной границы леса. Отсутствие их в тундре связано с многолетней мерзлотой, а сокращение числа видов к югу от таежной зоны - с уменьшением числа постоянных водоемов с богатой растительностью.

У представителей других подсемейств на нашей территории развитие заканчивается за один сезон. Chrysomelinae, Cassidinae и Galerucinae достаточно многочисленны от тайги до степей. В этих группах большинство личинок - открытоживущие. Открытоживущая личинка получает достаточное количество тепла. Зимовка на стадии имаго (у большинства представителей названных групп), и

Рис. 1. Распределение некоторых подсемейств по природным зонам



наконец, яйцеживорождение (только у некоторых Chrysomelinae) позволяют осваивать высокие широты.

Наибольшее видовое богатство Clytrinae, Cryptocephalinae и Halticinae приурочено к лесостепной или степной зонам. При продвижении на север оно резко сокращается. Для установления причин такого размещения, очень показательно сравнение числа видов в родах *Altica* и *Longitarsus*. Оба они из подсемейства Halticinae. Но у *Altica* (в отличие от других наших Halticinae) открытоживущая личинка, обитающая на листьях. У *Longitarsus*, как у подавляющего большинства наших Halticinae, личинки живут в почве. Мы установили, что в роде *Altica* число видов почти не меняется от тайги до степи, а в роде *Longitarsus* в лесостепи вдвое больше видов, чем в тайге. Очевидно, открытоживущей личинке легче получить

нужное для развития количество тепла, чем почвообитающей. Показательно, что из всех Clytrinae дальше всех на север (до Полярного круга) идет *Clytra quadripunctata* – личинки этого рода развиваются в муравейниках, где поддерживается достаточно высокая температура.

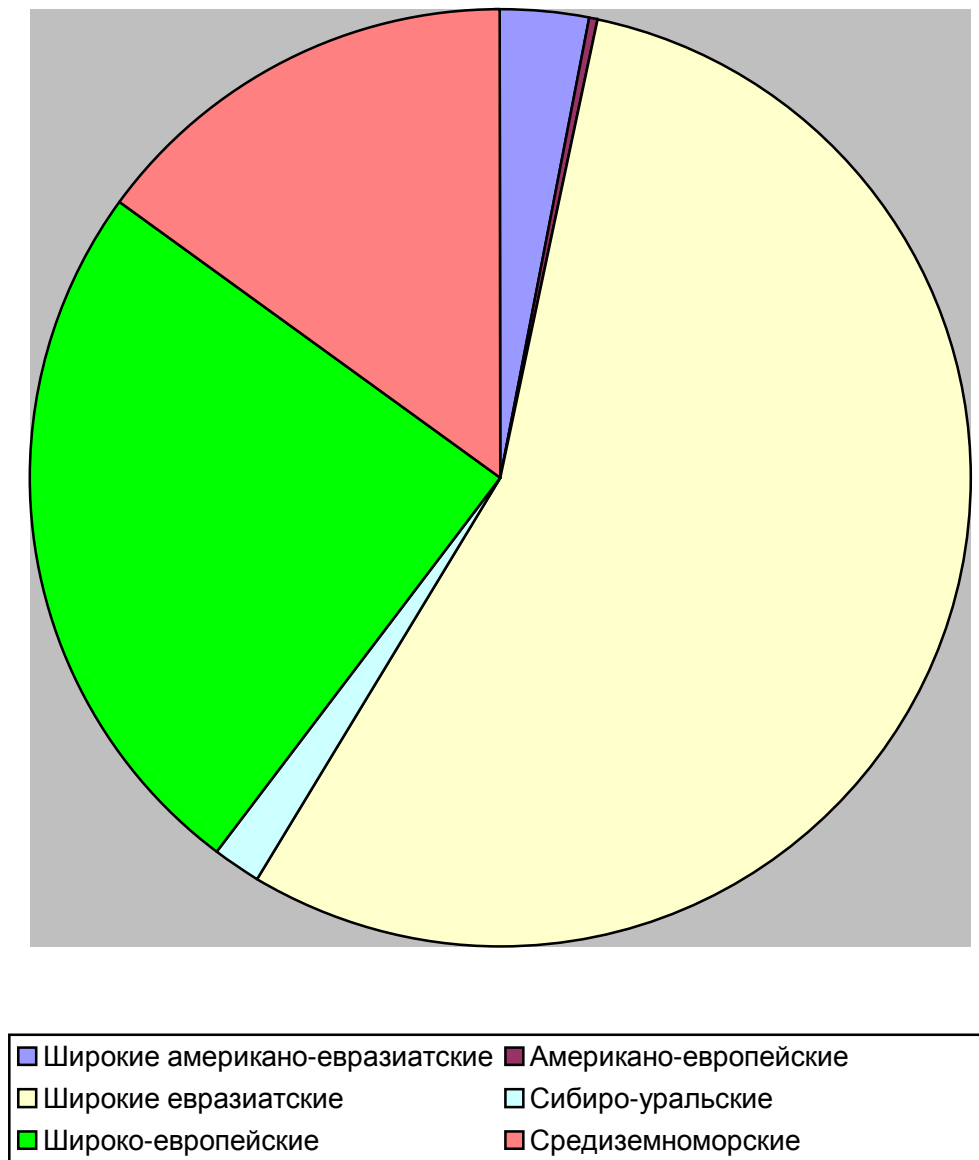
Зоогеографический анализ. Для листоедов ЕЧР подробный зоогеографический анализ предлагается впервые. В его основу положена классификация ареалов по Городкову (1984). Ареалы принадлежат к шести группам (Рис. 2). Зоогеографическая характеристика каждого вида приведена в Аннотированном каталоге.

Ареалы 18 видов относятся к группе широких американо-евразийских. Сюда принадлежат преимущественно циркумполярные виды, такие как *Bromius obscurus* и *Plagiodera versicolora*. Оба в ЕЧР распространены от тундры до степной зоны. К ним по типу ареала приближаются субголарктические виды, как, например, *Gonioctena viminalis*. Лишь немногие виды показывают четкую берингийскую связь (субциркумполярные и сибиро-американские аркто-альпийские ареалы). Это распространенные на крайнем севере ЕЧР *Chrysolina cavigera* и *Ch. septentrionalis*. Намного больше листоедов с таким ареалом найдено в азиатской тундре. Там их 22 вида (Чернов, Медведев, Хрулева, 1993). Т.е. большинство берингийских видов не доходят до Европы.

Абсолютное большинство ареалов (319) принадлежит к группе широко-евразийских. В европейской части своего ареала эти виды распространены различно. Одни широко, как *Gonioctena pallida*, *Hydrothassa marginella*. Другие водятся только в Альпах, Фенноскандии, на севере и северо-востоке Европейской части России. Это субтрансеуразийские виды, например, *Ch. relucens*, трансеуразийские бореальные, например, *Chrysomela lapponica*, *Phaedon concinnus* и трансеуразийские борео-монтанные виды, как *Neocrepidodera femorata*.

Ареалы видов средиземноморского происхождения относятся, в основном, к широко-европейской (143 вида) и собственно средиземноморской (86 видов) группам. По мнению Городкова (1977), такие виды не расселяются на восток дальше Оби. На самом деле некоторые листоеды из этих групп доходят до Енисея, то есть

Рис. 2. Зоогеографические группы ареалов



формально могут быть отнесены к евро-байкальской группе, как *Cheilotoma musciformis*.

Небольшую группу образуют сибиро-уральские виды. Их у нас всего девять. По происхождению это сибирские виды, проникшие на ограниченную территорию к западу от Урала, как например, *Phyllotreta misella*, *Longitarsus aphthonoides*. Сюда же принадлежат два наших третичных реликта (*Ch. roddei*, *Ch. poretzkyi*). Как показано выше, оба имеют близкородственные связи с сибирскими горными видами.

Колорадский жук (*Leptinotarsa decemlineata*) представляет особый, антропогенный тип ареала - американо-европейский.

Американо-европейское происхождение имеет, по нашему мнению, также *Donacia crassipes*. В Европе вид обитает от таежной до полупустынной зоны, на восток идет до Байкала (ареал формально евро-байкальский). Восточнее Байкала этого вида нет не только в настоящее время, но также в плиоценовых и плейстоценовых отложениях (Берман и др., 2001; Алфимов и др., 2003; Hayashi, 2004). В ископаемом состоянии его находят только в Европе (Bogowiec, 1984). Морфологически на стадии имаго и личинки (Bienkowski, 2004a; Bienkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004) и по кормовым растениям (Аннотированный каталог) вид резко отграничен от всех евразийских видов рода. Зато в Северной Америке имеется группа из 10 видов, морфологически и по кормовым растениям сходных с *D. crassipes* (Askevold, 1991a). Исходя из этих данных можно предположить очень древнюю трансатлантическую связь в начале третичного периода. Намного более поздняя берингийская связь прослеживается у таксонов, широко распространенных в настоящее время в Сибири и на дальнем Востоке, к каковым *D. crassipes* не относится.

Сходное распределение по зоогеографическим группам показывает фауна Украины, а также Северо-западного Кавказа.

Итак, современная фауна листоедов ЕЧР довольно богатая, но малоспецифическая. Причина этого – плейстоценовые оледенения, которые очищали большую часть территории от местной флоры и фауны. Остатки доледниковой фауны сохранились лишь в местах, которые не были покрыты ледником. Послеледниковое расселение видов шло на нашей, большей частью равнинной территории быстрее видообразования. Почти все наши виды - недавние послеледниковые вселенцы из соседних регионов: с юго-запада, юго-востока и востока.

Глава 4. ТАКСОНОМИЯ

Оригинальные определительные таблицы. Оригинальные ключи родов *Altica* и *Donacia* ЕЧР и европейских стран Ближнего зарубежья, а также определитель рода *Chrysolina* России приведены в Приложении.

Диагностические признаки впервые описанных личинок. Автором впервые описаны личинки 19 видов, переописаны личинки 33 видов. Определительные таблицы соответствующих родов с их участием и диагностические признаки новых личинок вынесены в приложение.

Решение сложных таксономических проблем. При составлении определительных таблиц листоедов ЕЧР и европейских стран Ближнего зарубежья (Беньковский, 1999; Bienkowski, 2004a) было решено множество таксономических проблем: ревизия объема таксонов, диагностика морфологически близких видов, определение подвидовой принадлежности. В этой главе диссертации подробно рассмотрены наиболее важные результаты ревизий. Пересмотрен таксономический ранг и объем подрода *Donaciella* рода *Donacia* с использованием признаков имаго и личинок, сведений по биологии видов. В результате в составе этого подрода остался лишь типовой вид - *D. tomentosa*. Подтверждена родовая самостоятельность *Oreina* и выявлены неизвестные ранее надежные отличия этого рода от *Chrysolina*. Подтвержден таксономический ранг *Fastuolina* как подрода рода *Chrysolina*. Пересмотрена внутривидовая структура *Ch. aurichalcea*, *Ch. salviae*, *Ch. sturmi*, *Ch. limbata*, *Phratora tibialis*, *Ph. polaris*, *Gonioctena quinquepunctata*. Установлено, что наилучшие различия *Crepidodera aurata* и *C. fulvicornis* – гениталии самца, в то время как различие по внешним признакам не всегда возможно. Впервые найдены надежные признаки для различения *Plateumaris sericea* и *P. discolor*. Уточнены диагностические признаки ряда групп "видов-двойников", таких как *Lochmaea caprea* – *L. suturalis*, *Cassida prasina* – *C. sanguinolenta* – *C. denticollis*, *Cryptocephalus flavipes* – *C. bameuli* и других.

Глава 5. НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ

Множество новых данных по морфологии имаго и личинок включены в определительные таблицы имаго (Беньковский, 1999; Bienkowski, 2004a), определительные таблицы личинок (Беньковский, 1995, 2009a, 2009б, 2009в, 2010б, Bienkowski, 1993, 1995, 1998b, 1999a, Bienkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2003, 2004). Некоторые из наиболее примечательных фактов изложены ниже.

Диморфизм по развитости крыльев у *Chrysolina*. Ни резкие внутривидовые различия, ни половой диморфизм по развитости крыльев у листоедов не были известны. Автор установил, что у *Chrysolina analis* абсолютное большинство самок имеет нормально развитые широкие крылья, а все самцы имеют редуцированные крылья, не заходящие за основание пигидия.

Более сложный случай обнаружен автором у *Ch. limbata*. Изучив около полутора тысяч экземпляров со всего ареала вида, автор установил, что у этого вида крылья либо нормально развиты (в расправленном состоянии длиннее надкрылий), либо редуцированы (узкие, доходят только до вершины брюшка.) Промежуточных состояний не выявлено. В каждой популяции и в каждом регионе доля полнокрылых особей среди самок выше, чем среди самцов. Кроме того, в разных регионах доля полнокрылых особей разная, что соответствует подвидовому делению (Беньковский, Орлова-Беньковская, в печати).

Найденное различие самцов и самок по длине крыльев следует учитывать при изучении географического распространения, поскольку только полнокрылые особи способны к полету, а значит, имеют более широкие возможности для освоения территории.

Отсутствие у *Chrysolina eurina* главного диагностического признака подтрибы *Chrysolinina*. У представителей подтрибы на внутреннем крае эпиплевр надкрылий есть щетинки. Однако у *Ch. eurina* такие щетинки полностью отсутствуют. В то же время вид обладает всеми другими диагностическими признаками рода *Chrysolina* и подрода *Anopachys*, к которому он принадлежит (Bienkowski, 2007b). Этот пример показывает, что даже признаки большого таксономического веса не абсолютны.

Вторично-половые различия у личинок листоедов. Обычно у насекомых с полным превращением пол невозможно опознать на стадии личинки. Методическая трудность заключается в том, что пол можно узнать путем выведения имаго, но тогда обычно невозможно изучить строение личинки. Листоеды из подсемейства *Donaciinae* в этом отношении представляют собой исключение - в коконе, содержащем жука, имеется экзувий личинки последнего возраста. Путем изучения экзувиев автору удалось выявить различия полов у личинок *Donacia thalassina*

старших возрастов. Личинки самцов и самок различаются числом хет и формой групп хет на средне- и заднегруди и сегментах брюшка (Bienkowski, 1993).

Возрастные изменения морфологии личинок в литературе описаны для немногих видов. Автором изучены неизвестные ранее возрастные изменения морфологии личинок ряда видов (приведены описания), а выявленные общие закономерности возрастных изменений хетотаксии личинок сведены в таблицу. Оказалось, что развитие личинок отличается значительным разнообразием. У одних видов с возрастом количество склеритов и щетинок возрастает, а у других уменьшается.

Новые данные по гомологии отделов головы у личинок Clytrinae и Cryptocephalinae. У личинок из этих подсемейств лоб, наличник и верхняя губа частично сливаются между собой, так что границы между частями головы плохо заметны. Изучив личинок ряда видов (Bienkowski, 1999a; Беньковский, 2009a) из подсемейств Clytrinae и Cryptocephalinae и сравнив расположение хет с таковым у личинок листоедов из других подсемейств, автор пришел к выводу, что на переднем крае головы у личинок Clytrinae и Cryptocephalinae имеются те же хеты и расположенные в тех же местах, что и на голове у личинок из других подсемейств, например, Donaciinae, Chrysomelinae, Galerucinae, Halticinae, у которых лоб, наличник и верхняя губа четко разделены швами. Следовательно, по расположению хет на голове можно сделать вывод о границах верхней губы и наличника. Автором установлено, что наличник у личинок Cryptocephalinae - это узкий склерит, несущий только пару хет. Верхняя губа, наоборот, длинная. Она прикрывает сверху предротовую полость, своим передним краем доходит до половины длины мандибул. Оказалось, что верхняя губа у личинок Clytrinae и Cryptocephalinae имеет типичное для личинок листоедов строение, несет 20-24 хеты: с каждой стороны: 1 проксимальная, 1 дистальная, 2 боковые, 3-4 угловые и 3-4 маргинальные. Передний край верхней губы сильно склеротизован, хет не несет.

Отсутствие глазков у личинок Altica. Изучив личинок старших возрастов *A. engstroemi*, *A. quercetorum*, *A. lythri*, *A. deserticola*, *A. tamaricis*, *A. carduorum* и *A. oleracea*, автор пришел к выводу о полном отсутствии у них глазков (Беньковский, 2010). Нет глазков также у личинок 1-го возраста *A. deserticola*, выведенных в садке.

Отсутствие глазков, вероятно, говорит о том, что предки рода *Altica* имели почвообитающих личинок.

Глава 6. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Мы впервые предлагаем анализ размещения всех листоедов по зональным, естественным аazonальным и антропогенным биотопам ЕЧР. Нами установлено, что во всех природных зонах большинство видов населяет аazonальные естественные или антропогенные биотопы. По нашему мнению, биотопы этих типов лучше освоены листоедами вследствие более разнообразной флоры и благоприятного микроклимата, которые остаются почти неизменными в разных климатических областях. Приуроченность листоедов к кормовым растениям аazonальных и антропогенных биотопов дает возможность для широкого распространения. В лесных зонах наибольшие площади открытых пространств относятся к антропогенным сообществам. К этим сообществам, а не к лесам, и приурочено большинство видов листоедов. С другой стороны, в степной и пустынной зонах в результате орошения и лесопосадок появилось множество биотопов, пригодных для видов, пределы обитания которых в естественных сообществах находятся значительно севернее. Наконец, в антропогенных сообществах культивируются растения, не свойственные местной флоре, там же в первую очередь появляются заносные листоеды и сорняки. Местные жуки, по нашим данным, легко переходят на заносные виды растений. В диссертации рассмотрены примеры.

Страдают ли листоеды от антропогенного изменения ландшафтов? В ЕЧР – по-видимому, нет. Даже в таких экстремальных сообществах, как городские газоны, листоеды достигают высокой численности. За последние 100 лет не известно ни одного случая исчезновения какого-либо вида листоеда с территории ЕЧР или доказанного сокращения ареала. В изученных нами современных материалах обнаружено 98% всех видов, найденных когда-либо на нашей территории. Кормовая база листоедов при изменении ландшафтов слабо меняется. Наш анализ кормовой специализации листоедов показал, что листоеды «определяют» кормовое растение обычно до рода или семейства. Поэтому мы можем предполагать, что видовой

состав листоедов не сокращается от того, что отдельные виды растений становятся малочисленными.

По нашим данным, от 9 до 22% видов листоедов в локальных фаунах в разных природных зонах обитают только в антропогенных сообществах. Мы установили, что на севере в антропогенных сообществах встречаются виды, область распространения которых в естественных сообществах лежит южнее, а на юге наоборот - в антропогенных сообществах мы находили более северные виды. То есть листоеды ведут себя как зональные синантропы. Всё это позволяет заключить, что многие виды листоедов, далеко не только вредители, широко расселились по нашей территории благодаря хозяйственной деятельности человека. Данные из региональных Красных книг показывают, что листоеды относятся к числу наименее охраняемых жуков. При этом почти все охраняемые листоеды ЕЧР это широко распространенные виды. В Красные книги они внесены потому, что в данных регионах проходит их край ареала и в силу этого наблюдается низкая численность. По нашему мнению, целесообразность охраны этих видов сомнительна. Следует ли вообще вносить листоедов в Красные книги? В этой связи хотелось бы обратить внимание на виды, заслуживающие охраны, хотя и отсутствующие до сих пор в списках охраняемых. Это - *Chrysolina roddi* и *Ch. poretskyi* - эндемики ЕЧР, виды бескрылые, малоподвижные, популяции очень ограничены территориально и малочисленны.

Глава 7. СВЯЗЬ С РАСТЕНИЯМИ

Систематические группы кормовых растений. Сосудистые растения, произрастающие на территории ЕЧР, относятся к 121 семейству. Автором установлено, что листоеды питаются растениями 77 из них. Среди семейств растений, которые не служат кормом листоедам, богаты видами только орхидные (34 вида) и фиалковые (17 видов), а остальные представлены 1-7 видами.

Анализ кормовых связей листоедов, выполненный на основе собственных данных (в том числе Bienkowski, 2004a; Bienkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004) и литературных источников (Медведев, Рогинская, 1988; Jolivet, 1995), позволил

сделать заключение о значительных различиях в кормовых предпочтениях и широте кормовой базы в разных подсемействах.

Обращает на себя внимание тот факт, что видовое богатство в подсемействах листоедов имеет высокую положительную корреляцию с числом семейств кормовых растений соответствующей группы листоедов. Хотя этот вывод может показаться очевидным, но в литературе он не освещен. Он свидетельствует о том, что в эволюции листоедов первостепенную роль играла кормовая специализация.

Подсемейства листоедов значительно отличаются друг от друга и по набору кормовых растений. *Donaciinae* потребляют растения из 13 семейств, но предпочитают осоковые и злаки как на стадии имаго, так и личинки. Причем среди видов, питающихся растениями из этих семейств, больше всего монофагов. К монофагам относятся все имаго и половина личинок, которые питаются на злаках, и половина видов, питающихся на осоках.

Criocerinae питаются на растениях только из трех семейств: сложноцветные, лилейные и злаки. Здесь четкая специализация прослеживается на родовом уровне – *Lilioceris* и *Crioceris* - на лилейных, *Lema* - на сложноцветных, *Oulema* - на злаках.

Orsodacninae. Имаго питаются почти исключительно пыльцой. Для палинофагов характерен более широкий набор кормовых растений, чем для потребителей листвы. Поэтому известный набор семейств кормовых растений нашего единственного вида широк: розоцветные, зонтичные, кленовые, маслинные, ивовые. Образ жизни личинки неизвестен.

Zeugophorinae. Все наши виды относятся к одному роду *Zeugophora*, представители которого развиваются на ивовых.

Clytrinae. Имаго предпочитают гречишные, ивовые и розоцветные. Личинки обитают в подстилке, питаются детритом, у ряда видов - в муравейниках, где в дополнение к растительной пище поедают яйца муравьев (Медведев, 1962).

Cryptocephalinae. Личинки этого подсемейства тоже питаются детритом. Имаго потребляют ивовые и розоцветные (как и *Clytrinae*), а также березовые, буковые, бобовые и сложноцветные. Более широкая кормовая база по сравнению с *Clytrinae* может быть связано с большим видовым разнообразием: в ЕЧР 83 вида *Cryptocephalinae* и 29 видов *Clytrinae*.

Eumolpinae. Немногочисленные виды этого большей частью тропического подсемейства развиваются у нас на растениях из 9 семейств, не отдавая явного предпочтения ни одному из них.

Chrysomelinae. Несколько родов, в частности *Gonioctena*, *Phratora*, *Chrysomela*, приурочены к древесным породам, преимущественно ивовым, а богатый видами род *Chrysolina* приурочен к травянистым растениям, прежде всего, к сложноцветным и губоцветным.

Galerucinae имеют очень широкий кормовой спектр (31 семейство). Больше всего видов питаются на березовых, ивовых и розоцветных. Виды одного рода в этой группе, как правило, не обнаруживают сходства в кормовых предпочтениях. Например, два близких вида *Galerucella*: *pusilla* и *tenella*, обитая в одном биотопе (болота, заросли по берегам водоемов) резко расходятся по кормовым растениям. Первый развивается на дербенниковых и первоцветных, а второй - на розоцветных.

Halticinae имеют среди листоедов ЕЧР самый широкий спектр кормовых растений - 60 семейств. Это связано с тем, что подсемейство Halticinae у нас наиболее разнообразно - треть родов и почти треть видов относится к этому подсемейству. Во многих случаях заметна кормовая специализация на родовом уровне. Абсолютное большинство видов *Phyllotreta* питается на крестоцветных, все виды *Epitrix* - на пасленовых, все наши *Crepidodera* - на ивовых. Обратный пример – три близких вида рода *Psylliodes*. Два из них, *P. dulcamarae* и *P. hyoscyami* развиваются на пасленовых, а третий, *P. chalconeris* - на сложноцветных.

Hispinae. Единственный наш вид развивается на злаках.

Cassidinae развиваются на растениях из 7 семейств, преимущественно на сложноцветных, маревых, гвоздичных и губоцветных.

Классификация кормовой специализации. Результаты собственных исследований позволили разработать классификацию, которая наиболее адекватно отражает кормовую специализацию листоедов ЕЧР.

А. Фитофагия - питание живыми частями растений (листья, стебли, корни, цветки, плоды).

1. Монофагия - питание на растениях одного рода. Вид листоедов «определяет» кормовое растение до рода. Этот вывод сделан на основании многочисленных

собственных наблюдений в разных регионах. Медведев, Рогинская (1988) выделяют три степени монофагии: 1) питание на одном виде, 2) на группе близких видов, и 3) на любых растениях одного рода. По нашим данным, эти степени в природе не выделяются. Представление о крайне узкой кормовой специализации (потребление растений только одного вида) могут быть следствием питания на растении из монотипического рода или недостаточных сведений по кормовым растениям.

2. Олигофагия.

2а. Настоящая олигофагия - питание на растениях одного семейства. Мы не поддерживаем деление настоящей олигофагии на три степени (Медведев, Рогинская, 1988): 1) питание на растениях одного семейства, 2) разных, но близких семействах внутри порядка и 3) разных, но близких порядков. Такое деление сильно зависит от взглядов ботаников, которые не пришли к единому мнению о системе растений.

2б. Широкая олигофагия - питание на растениях из разных, но не более трех семейств. Мы впервые предлагаем выделить эту группу, так как именно она отграничивает олигофагов от полифагов в фауне листоедов ЕЧР. По нашим наблюдениям, листоеды - широкие олигофаги питаются на очень ограниченном числе родов из разных семейств растений, в то время как полифаги - на растениях из значительно большего числа семейств. Промежуточных случаев не найдено. Поэтому сложностей с отнесением листоеда к одной из названных групп не возникает.

2в. Онтогенетическая олигофагия – обязательная смена кормового растения в процессе развития. Для листоедов ЕЧР не отмечена.

3. Полифагия

3а. 1 степень - питание на растениях из большого числа семейств одного класса.

3б. 2 степень - питание на растениях из разных классов.

Б. Фитосапрофагия и сапрофагия - питание преимущественно или исключительно листовым опадом. Такой тип питания характерен для личинок *Clytrinae* и *Cryptocerphalinae*.

Изучив кормовую специализацию имаго в разных группах листоедов, мы выявили большую неоднородность в этом отношении. Поэтому, как при подсчете

распределения листоедов по семействам растений, кормовую специализацию нельзя оценивать в целом для семейства, как это делается в некоторых работах.

Кормовая специализация в разных таксономических группах. Среди Donaciinae, для которых выбор подходящего, специфического биотопа, бедного по составу растительности диктует выбор кормового растения, велика доля широких олигофагов (около половины видов). Настоящий олигофаг - только *D. crassipes*. Больше трети видов формально попадает в группу монофагов. Но связано это не с особенностями физиологии насекомых, а с тем, что в ЕЧР многие семейства водных растений представлены одним родом.

Все наши виды Criocerinae - монофаги или настоящие олигофаги.

У Clytrinae личинки - детритофаги, а некоторые даже хищники. Кормовая специализация имаго и личинок в большинстве групп листоедов находятся в определенной связи. Здесь же среди имаго преобладают полифаги как отражение того, что личинки вообще не обладают кормовой приуроченностью к определенным растениям.

Cryptocephalinae. В целом, картина сходная с Clytrinae. Но есть и отличия. Большая доля монофагов среди имаго этой группы - это обитатели экстремальных климатических условий: виды подрода *Cryptocephalus* (*Asionus*) в полупустыне и пустыне, *C. cruciger*, *C. krutivskyi* и другие в тайге и тундре. *C. janthinus*, живущий на дербеннике в сильно увлажненных аazonальных биотопах, тоже, по нашим данным, монофаг на стадии имаго и личинки. Узкая кормовая специализация продиктована здесь, вероятно, приуроченностью к сообществу с бедным набором растений. Личинки абсолютного большинства видов подсемейства - детритофаги. Только у упомянутого уже *C. janthinus* они питаются листьями, поскольку нахождение в переувлажненной подстилке или даже в воде для личинок этой типично наземной группы листоедов невозможно.

Eumolpinae. Более высокая, чем у двух предыдущих групп кормовая специализация связана с тем, что жуки и личинки питаются живыми тканями растений, листьями и корнями, соответственно.

Chrysomelinae, Galerucinae, Halticinae и Cassidinae дают сходную картину высокой кормовой специализации: велика доля монофагов и настоящих олигофагов. Это

связано с тем, что и жуки, и личинки в этих группах питаются живыми частями растений. Здесь мы опять обращаемся к положению о том, что кормовая специализация явилась главным фактором эволюции листоедов.

Сравнение кормовой специализации имаго и личинок. Наши данные подтверждают точку зрения о совпадении кормовых растений у имаго и личинок для большинства видов листоедов ЕЧР. В отдельных случаях имаго потребляет более широкий круг растений, чем личинка. Подсемейство *Donaciinae*, по нашим данным (Беньковский, 1998), показывает обратную ситуацию - личинки ряда видов имеют более широкую кормовую базу, чем имаго. Среди личинок меньше монофагов и настоящих олигофагов, но больше широких олигофагов, чем среди имаго. Расширение рациона личинок происходит за счет включения в него других растений, произрастающих по соседству. Расширение кормовой базы у личинок *Donaciinae* может быть связано с тем, что яйца откладываются вблизи поверхности воды, часто на большом, до нескольких метров, расстоянии от корней, на которых предстоит питаться личинкам. Выживаемость этих малоподвижных личинок повышается, если им удастся использовать более широкий круг кормовых растений.

Биологические пищевые формы. Экспериментальное изучение биологических пищевых форм листоедов было начато Кожанчиковым (1941, 1946) и активно продолжается в наше время разными исследователями (например, Креславский и др., 1976, 1981; Nokkala, Nokkala, 1994; Pappers, 2001). Это явление известно у 12 видов. (Дубешко, Медведев, 1989) Биологическим пищевым формам в литературе придается разный таксономический ранг – от инфраподвидового до видового (например, Медведев, Рогинская, 1988). Нами исследованы пищевые формы в группе *Galerucella (nymphaeae)* и у *Chrysolina staphylaea*.

Биологические формы у *Galerucella (nymphaeae)*. На территории ЕЧР выделяют три морфологически чрезвычайно близкие формы, различающиеся по кормовому растению и занимаемому биотопу: в водоемах на *Nymphaea*, *Nuphar* обитает *G. nymphaeae*, по берегам на *Polygonum amphibium* и *Rumex* - *G. aquatica*, а на болотах на *Rubus chamaemorus* и *Comarum palustre* - *G. sagittariae*. Этим формам в современной литературе (например, Hippa, Koronen, 1986) придают таксономический статус видов, однако определение имаго по морфологии без

знания кормовых растений часто бывает затруднительно. Все три формы широко и симпатрично распространены в ЕЧР, от таежной до степной зоны. Лабораторные опыты по выбору кормового растения (метод описан в главе 2) проведены автором на материале, собранном в Московской области, Мордовии, Саратовской области, Псковской обл. и на южном Урале. Испытаны как предлагаемые кормовые растения *Nuphar luteum*, *Polygonum amphibium* и *Comarum palustre*. В результате выявлены различия названных форм по выбору кормового растения. Все три формы предпочитают свое кормовое растение, но кормовая специализация имеет у них свои особенности. Формы *sagittariae* и *nymphaeae* по степени кормовой специализации более отграничены друг от друга, чем каждая из этих форм от *aquatica*.

Биологические формы *Chrysolina staphylaea*. В таежной зоне (Мурманская обл., Карелия) автором найдены две биологические формы *Ch. staphylaea*. Экземпляры номинативного подвида *Ch. staphylaea staphylaea* были найдены вдали от моря в незасоленных местообитаниях. Они имели типичную для вида окраску с сильным бронзовым оттенком. Жуки и личинки питаются на Ranunculaceae (*Ranunculus acris*, *R. repens*) и Plantaginaceae (*Plantago major*). Форма *Ch. staphylaea sharpi* описана из засоленных местообитаний по побережью Великобритании (Fowler, 1890). Характеризуется полным отсутствием у жуков бронзового блеска. Нами впервые найдена эта форма на побережье Кандалакшского залива Белого моря, где она населяет засоленную часть приморских лугов, развивается на галофиле *Plantago salsa*. В садках личинкам подвида *sharpi* были предложены кормовые растения номинативного подвида *Plantago major* и *Ranunculus*. Личинки питались, но только одна смогла завершить развитие, а вышедший жук соответствовал по внешнему строению подвиду *sharpi*. Мы рассматриваем *staphylaea* и *sharpi* как подвиды ввиду того, что эти формы только условно симпатричны. Последняя форма ограничена в своем распространении побережьями Белого моря и атлантическими побережьями Великобритании, приурочена к засоленным местообитаниям, галофильным кормовым растениям и морфологически четко отличается от номинативной формы.

Глава 8. СПОСОБЫ ПИТАНИЯ И МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ТИПЫ

Известно, что жуки и личинки разных видов оставляют на листьях погрызы разной формы, но способы питания листоедов до сих пор никем не исследованы. Нами впервые проведены такие наблюдения. В садках изучены способы поедания листьев и цветков у имаго 140 видов из 46 родов и личинок 28 видов из 13 родов. В итоге способы питания исследованы более-менее равномерно во всех таксономических группах наших листоедов.

Антофагия. Питание листоедов цветами (антофагия) рассматривается в литературе как редкое явление. Наши результаты говорят, что оно не такое уж редкое. В главе подробно описаны результаты наблюдений в садках по питанию цветками имаго 22 и личинок пяти видов. Для 19 видов антофагия установлена впервые.

Специальные приспособления для поедания пыльцы – густые щеточки длинных щетинок на лопасти, примыкающей к внутренней стороне мандибулы, и такие же щеточки на максиллах - описаны у жуков-палинофагов из разных семейств (Гринфельд, 1978). Среди листоедов подобные структуры были ранее найдены только у видов эволюционно примитивных подсемейств: *Orsodacninae* и *Palophaginae*, экспериментально было изучено питание пыльцой только у одного вида - *Orsodacne cerasi*. Мы наблюдали питание пыльцой у представителей другого подсемейства *Donaciinae*. Когда мы исследовали строение челюстей *Donaciinae*, то обнаружили на мандибулах и максиллах такие же приспособления, как описано выше. Подсемейство *Donaciinae* также считается эволюционно примитивным. Наличие антофагии у современных представителей разных эволюционно примитивных групп листоедов позволяет предполагать, что наиболее древние листоеды питались пыльцой. Мы установили, что у *Donaciinae*, питающихся пыльцой, ротовые части устроены так же как у видов этой группы, потребляющих и листья и пыльцу, и даже только листья (то есть у всех есть щеточки на мандибулах и максиллах). Это подтверждает, что у *Donaciinae* питание пыльцой первично, а листьями - вторично. С другой стороны, такое специализированное строение ротового аппарата не препятствует поеданию листьев. Очевидно, переход к питанию

листьями позволил этим жукам стать менее зависимыми от периода цветения кормового растения. Эволюционный переход от палинофагии к филлофагии установлен Кирейчуком (1992) в разных группах жуков. Мы нашли, что у других листоедов-антофагов из эволюционно продвинутых подсемейств *Galerucinae*, *Cryptocerphalinae*, *Clytrinae*, *Chrysomelinae* приспособления для поедания пыльцы отсутствуют, а антофагия заключается в обгрызании разных частей цветка. Челюсти при этом работают так же, как при поедании листьев, что доказывает вторичность антофагии в этих группах.

Система способов питания. Считалось, что тип строения головы у имаго листоедов (про-, гипо- или опистогнатический) оказывает решающее влияние на механизм работы челюстей: что жуки с прогнатической головой откусывают лист, с гипогнатической - скоблят плоскость листа с боков к середине, а с опистогнатической - строгают плоскость листа спереди назад. Но наши наблюдения показали, что во время питания листьями своих кормовых растений мандибулы у всех листоедов работают одинаково – по способу откусывания. Во время питания насекомое принимает позу, наиболее подходящую для откусывания листа, то есть челюсти располагаются перпендикулярно листу. Чтобы занять такое положение, жуки с прогнатической головой (*Dopaciinae* и *Criocerinae*), наклоняют голову, а жуки с опистогнатической (*Cassidinae* и *Hispidinae*), поднимают ее. Поэтому мы предлагаем называть положение головы у всех листоедов во время питания функционально гипогнатическим.

По способу питания имаго листоеды разделены нами на группы (Рис. 3). Первичные антофаги питаются пыльцой и имеют на мандибулах и максиллах специальные щеточки. Планофаги питаются на плоскости листовой пластинки, обладают подвижной во всех плоскостях головой. Планофаги 1 типа - жук оставляет на плоскости листа небольшие отдельные несквозные погрызы. У планофагов 2 типа погрыз сплошной, но не сквозной, жуки большей частью мелкие, неспособные прогрызть лист насквозь. У планофагов 3 типа погрыз замкнутый сквозной, жуки более крупные, мандибулы обхватывают лист с двух сторон. У планофагов 4 типа погрыз имеет вид узкой бороздки, что продиктовано резким параллельным жилкованием листа, жуки имеют очень подвижную голову, способную

поворачиваться на 90° относительно продольной оси тела. Планомаргинофаги объедают край листа, располагаясь на плоскости; ноги у них относительно короткие, не позволяют обхватить лист с двух сторон. Маргинофаги объедают край листа, располагаясь на кромке листа; ноги у них длинные, обхватывают лист, голова у многих представителей втянута в переднегрудь, подвижна только в вертикальной плоскости. Вторичные антофаги питаются разными частями цветка, не имея специальных приспособлений для сбора пыльцы – щеточек на мандибулах и максиллах.

Морфо-функциональные типы имаго. Установив связь способов питания с особенностями морфологии, мы предлагаем рассматривать нашу систему способов питания как новую систему морфо-функциональных типов имаго листоедов, отражающую морфологические и поведенческие пути адаптации к питанию разными частями растений (Табл. 1). В этом ряду просматривается переход от первичной антофагии к филлофагии, первоначально - неэффективной (отдельные погрызы плоскости листа), а затем - к более совершенной (сплошной несквозной или сквозной погрыз на плоскости, обгрызание края листа), а далее от филлофагии к вторичной антофагии. Адаптация к листьям с резким параллельным жилкованием в разных таксономических группах привела к сходной поведенческой и морфологической адаптации.

Известно, что в эволюции листоедов происходило превращение прогнатической головы в гипогнатическую. Этот процесс прослеживается в оригинальной системе морфо-функциональных типов. У всех первичных антофагов - прогнатическая голова, но в дальнейшем ряду эволюционный переход от прогнатической к гипогнатической форме головы шел не во всех группах. Так, представители подсемейства *Stiocerinae* перешли к маргинофагии за счет поведенческой адаптации - функционально гипогнатической головы, а в других подсемействах это привело к возникновению морфологически гипогнатической головы.

Рис. 3. Способы питания у жуков-листоедов

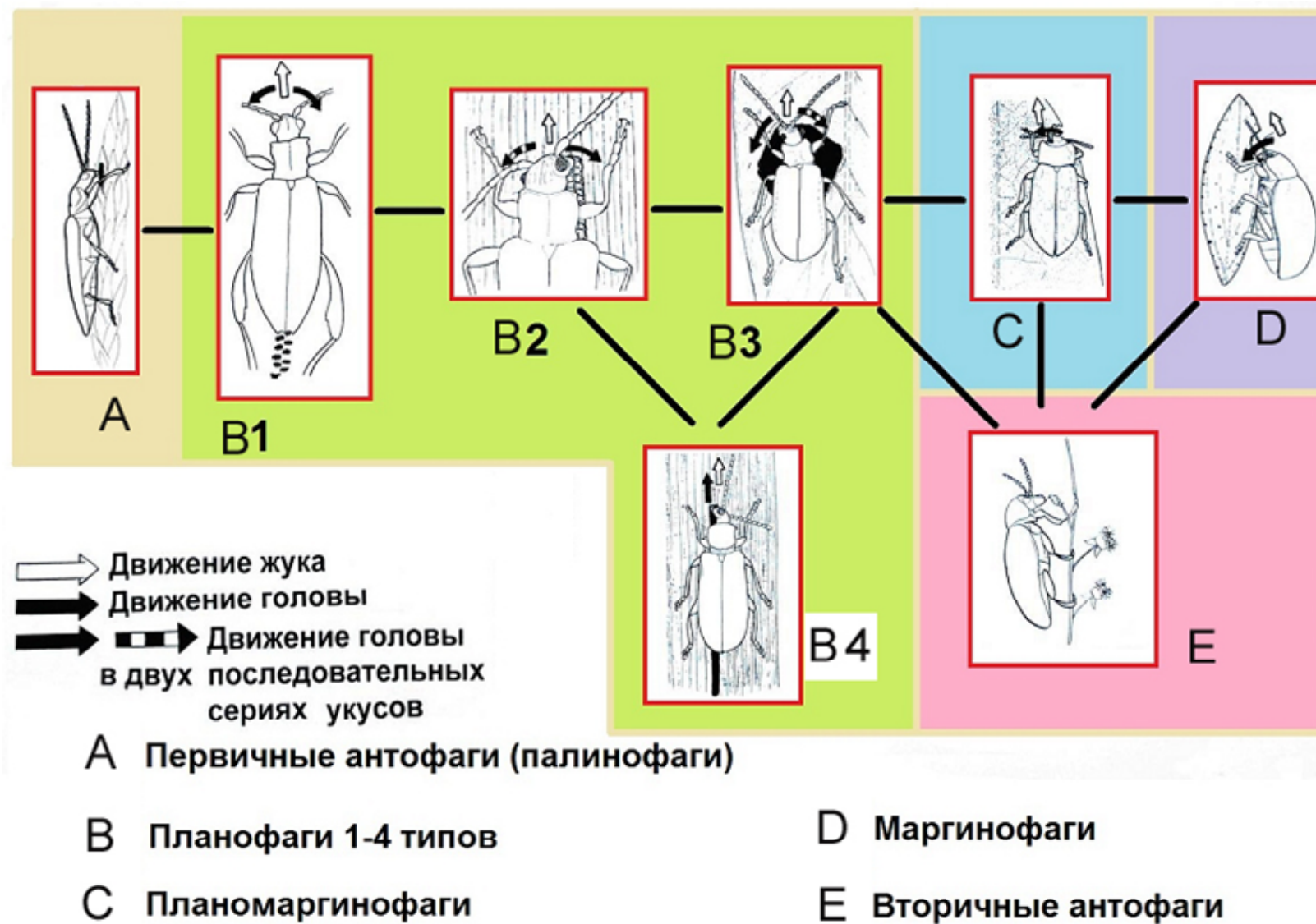


Таблица 1. Классификация морфо-функциональных типов имаго листоедов

Жизненная форма			Вид погрыза листа	Функциональные особенности				Морфологические особенности					Подсемейства
				Движение головы в серии укусов	Симмет- ричность серий	Положение мандибул при укусе	Полож. жука на листе	Щеточки для сбора пыльцы	Вырез верхней губы	Тип головы	Голова втянута в пргр.	Длина ног	
Первичные антофаги			—	—	—	симмет- ричное	—	есть	нет	прогн.	нет	длинные	Donaciinae Orsodacninae
Филлофаги	Планофаги	1 тип	мелкие ямки	серий нет	серий нет	погружены в лист	на плос- кости	нет или есть	нет	прогн. гипогн.	нет	длинные	Donaciinae Zeugophorinae
		2 тип	сплошной несквозной	вбок и назад	серии сим- метрич- ные	одна на поверхности, другая в листе	на плос- кости	нет	есть	прогн. гипогн.	нет	длинные или короткие	Donaciinae Chrysomelinae Halticinae
		3 тип	сплошной сквозной замкнутый	вбок и назад	серии сим- метрич- ные	обхватывают лист с двух сторон	на плоскос- ти	нет	есть	прогн. гипогн. оπισ.	нет	длинные	Donaciinae Criocerinae Eumolpinae Chrysomelinae Galerucinae Halticinae Cassidinae
		4 тип	сплошной сковзной между жилками	вперед	серии сим- метрич- ные	обхватывают лист с двух сторон	на плоскос- ти	нет	есть	прогн. гипогн.	нет	длинные или короткие	Criocerinae Halticinae Hispiniae
	Планомарги- нофаги		сплошной сквозной незамкнутый	вбок и назад	серии несим- метрич- ные	обхватывают лист с двух сторон	на плоскос- ти у края	нет	есть	прогн. гипог. оπισ.	нет	короткие	Criocerinae Eumolpinae Clytrinae Chrysomelinae Halticinae Cassidinae
	Маргинофаги	сплошной сковзной незамкнутый	назад	серии сим- метрич- ные	обхватывают лист с двух сторон	на кромке	нет	есть	гипогн.	да	короткие	Cryptoceph. Chrysomelinae	
									прогн. гипогн. оπισ.	нет	длинные	Criocerinae Clytrinae Eumolpinae Galerucinae Halticinae Cassidinae	
Вторичные антофаги			—	—	—	—	нет	нет	есть	гипогн.	нет	длинные или короткие	Cryptoceph. Clytr., Chrysom. Haltic, Galeruc.

Считается, что эволюционный процесс превращения гипогнатической головы в опистогнатическую шел одновременно с втягиванием головы в переднегрудь и утратой ее подвижности в горизонтальной плоскости. Но мы наблюдали, что у *Cassidinae* опистогнатическая голова очень подвижна во всех плоскостях, что позволяет разным видам питаться разными способами. Какова же возможная причина эволюционного перехода от прогнатического типа головы к гипогнатическому, а от гипогнатического к опистогнатическому, если это не связано с типом питания? В литературе отмечается, что с гипогнатизацией головы связан процесс укрепления ее в переднегрудь. Можем предположить, что гипогнатическая голова менее уязвима при нападении хищников. Опистогнатическая голова имеется только у представителей подсемейств *Cassidinae* и *Hispinae*, большинство которых получило в эволюции плоское и широкое тело, защитное значение которого очевидно. Опистогнатическая голова сочетается по форме и взаимному расположению с плоским телом, чего нельзя сказать о выступающей вперед прогнатической или направленной челюстями вниз гипогнатической. Исходя из этого можно предположить защитное значение гипогнатизации и опистогнатизации головы у листоедов.

Сравнение оригинальной системы морфо-функциональных типов с ранее предложенным делением листоедов на дендробионтов и хортобионтов показывает, что и дендро-, и хортобионты присутствуют среди всех жизненных форм. Новая система отражает морфологические и поведенческие адаптации жуков, в то время как группы дендробионтов и хортобионтов определены исключительно по жизненной форме растения. Иногда выделяли еще жизненную форму антофилов. Но она является на самом деле сборной из двух разных - специализированных палинофагов и вторичных антофагов, различающихся как по морфологии ротовых частей, так и по поведению.

Глава 9. РАЗВИТИЕ

Сведения по типам жизненных циклов наземных листоедов обобщены в работах Медведева, Зайцева (1978) и Дубешко, Медведева (1989), в обоих случаях применительно к фауне Сибири и Дальнего Востока. Наибольшие трудности возникали при попытках изучения жизненных циклов единственного водного подсемейства -

Donaciinae. Продолжительность развития, зимующие стадии, число личиночных возрастов в этой группе до настоящего времени оставались неизвестными. Единственное успешное исследование жизненного цикла Donaciinae проведено автором (Bienkowski, 1996; Беньковский, 1998).

Мы выявили у листоедов ЕЧР 7 типов жизненного цикла, три из которых имеют место только у Donaciinae.

Типы жизненных циклов наземных листоедов

Тип 1. Генерация однолетняя, зимовка на стадии имаго.

Подтип 1а. Отсутствует летняя диапауза имаго. К этому подтипу относится большинство видов. Вариант характерен для подсемейства Chrysomelinae, значительной части Alticinae, Cassidinae, Galerucinae, Criocerinae, Cryptocephalinae.

Подтип 1б. Имеется летняя диапауза имаго. Развитие личинок завершается в начале лета. Молодые жуки в наиболее жаркое время в середине лета закапываются в песок. Такой тип развития характерен для немногих видов в полупустынной и пустынной зонах., например, для *Chrysolina besseri*.

Тип 2. Генерация однолетняя, зимовка на стадии личинки. Встречается у степных *Chrysolina* (*Ch. gypsophilae*, *Ch. circumducta*), а также *Cryptocephalus*. Перезимовавшие личинки заканчивают развитие в начале лета, а молодые жуки диапаузируют в самое жаркое время и приступают к спариванию и яйцекладке в конце лета. Личинки питаются и уходят на зимовку. Жуки также могут перезимовывать.

Тип 3. Генерация однолетняя, зимовка на стадии яйца. Сюда относятся немногие виды, например, *Galeruca tanaceti*, *Chrysolina aurichalcea*, *Pyrrhalta viburni*. Личинки развиваются в первой половине лета. Жуки встречаются с середины лета до осени, откладывают яйца и погибают.

Тип 4. Генерация двухлетняя, зимовка оба раза на стадии личинки. Сюда относятся все наши Clytrinae. Жуки после выхода из куколки весной или в начале лета откладывают яйца и погибают. Личинки развиваются в подстилке, в муравейниках (*Clytra*). Личинка окукливается в своем местообитании: в подстилке (большинство видов), в муравейнике (*Clytra*), или на растениях (*Labidostomis*).

Жизненные циклы *Donaciinae*

Число личиночных возрастов у этих листоедов впервые определено автором: у всех изученных видов их пять. Это больше, чем у других наших листоедов (у них бывает 3 или 4 возраста).

Мы выделяем **три типа жизненного цикла *Donaciinae***:

Тип 1. Генерация трехлетняя. Личинка развивается 23-24 месяца, два раза зимует личинка, третий раз - жук в коконе (вариант "а") или вне водоема (вариант "б"), лёт жуков происходит весной и в первой половине лета (вариант "а") или в первой половине лета и осенью (вариант "б"). Такой тип свойствен большинству наших *Donacia*. Вариант "а" найден автором у *Donacia semicuprea*, *D. thalassina*, *D. clavipes*, *D. crassipes*, *D. brevitarsis*, *D. simplex*, *D. cinerea*, *D. vulgaris*, *D. obscura*; вариант "б" - у *D. aquatica*, *D. impressa*, *D. bicolora*, *D. marginata*, *Plateumaris discolor*.

Варианты "а" и "б" отнесены к одному типу жизненного цикла, поскольку они различаются только местом локализации последней зимующей стадии. В обоих вариантах к осени в коконах обычно находятся завершившие превращение, окрепшие жуки.

Тип 2. Генерация двухлетняя, оба раза зимует личинка, образование кокона, окукливание и выход жука происходят в один и тот же летний сезон, лёт во второй половине лета и осенью, не синхронизован с периодом цветения кормового растения, так как жуки питаются листьями. Изучен автором у *D. dentata* и *D. tomentosa*. В водонепроницаемом коконе, в воздушном пространстве которого находится жук, обеспечивается газообмен с воздухоносными межклетниками корня (корневища) растения через канал в месте прикрепления кокона. Но для названных видов невозможен газообмен в коконе на зимовке. Кормовое растение *D. dentata* - стрелолист обыкновенный - зимует в виде клубней, а все стебли и корни осенью отмирают. Кокон *D. tomentosa* всегда прикрепляется не к корням или корневищам, а к внутренней стороне листьев под водой, листья же отмирают осенью. Таким образом, сходство описанного здесь типа жизненного цикла и рассмотренного выше "Типа 4" наземных листоедов чисто поверхностное, оно продиктовано биологическими особенностями кормового растения *Donaciinae*, в то время как виды *Clytrinae*, очевидно, не сталкиваются с проблемой газообмена в закрытом, но не герметичном чехлике.

Тип 3. Генерация двухлетняя. Личинка развивается в общей сложности 14 месяцев. Первый раз зимует личинка. Второй раз - жук в коконе, где он проводит 9 месяцев (!) с момента завершения превращения до выхода во внешнюю среду. Жуки активны весной и в начале лета. Этот тип развития изучен автором у *Macrolea appendiculata*.

Яйцеживорождение. При таком типе развития зародыш развивается в теле матери, но не получает от нее дополнительных питательных веществ; часто зародыш освобождается от яйцевых оболочек до откладки яйца. Яйцеживорождение среди листоедов найдено до сих пор только у немногих видов из подсемейства Chrysomelinae. Такая особенность сокращает срок развития личинок и повышает их выживаемость в районах с неблагоприятными условиями - Арктика, высокогорье (например, Дубешко, Медведев, 1989). Ввиду того, что яйцеживорождение - редкое явление у листоедов, ниже приведены все полученные нами данные по видам палеарктической фауны. Для 15 видов впервые указывается яйцеживорождение (отмечены знаком *).

Наблюдения яйцеживорождения в садках: *Gonioctena pallida*, *Gonioctena quinquepunctata* *, *Ch. tundralis* *. Личинки найдены при вскрытии самок: *Oreina coerulea*, *O. speciosa*, *Chrysolina subsulcata*, *Ch. cavigera cavigera* *, *Ch. cavigera tolli*, *Ch. sylvatica* *, *Ch. cavigera parka* *, *Ch. aegyptiaca* *, *Ch. vernalis pyrenaica* *, *Ch. lichenis* *, *Ch. carpathica* *, *Ch. schneideri* *, *Ch. dhaulagirica* *, *Ch. brunnicornis vrangeliani*, *Ch. costulata* *, *Ch. atrovirens* *, *Gonioctena arctica* *, *Gonioctena linnaeana* *.

Глава 10. РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Поведение листоедов активно изучается. В центре внимания находятся вопросы, связанные с размножением (например, Медведев, Павлов, 1985, 1987; Константинов, 2002). В своей работе мы уделяли особое внимание репродуктивному поведению листоедов из подсемейства Donaciinae как наименее изученному (Bienkowski, 1999b). Это поведение представляет собой ряд последовательных этапов, жирным шрифтом выделен неизвестный ранее этап, установленный нами.

А. Брачное поведение

1. Прекопуляционное: а) поиск и привлечение партнера, б) "драки" самцов.

2. Спаривание: а) выбор самцом позы для копуляции, б) **подготовительный этап+ прекопуляционное ухаживание**, в) копуляция (+ копуляционное ухаживание), г) окончание спаривания.

Б. Яйцекладка.

В. Забота о потомстве.

Из всех подсемейств листоедов у *Donaciinae* репродуктивное поведение, как и их жизненные циклы, до сих пор были наименее исследованы. Наиболее интересным оказался наименее изученный этап репродуктивного поведения - спаривание. Мы наблюдали в садках и подробно описали спаривание 14 видов *Donaciinae* (из них 12 - впервые) (Беньковский, 1998; Bienkowski, 1999b). Обнаружен ряд поведенческих моментов, неизвестных ранее для листоедов и даже для жуков в целом, а именно подготовительный этап спаривания + прекопуляционное ухаживание. Самцы 12 из 14 изученных видов не приступают к копуляции сразу же, как только они займут правильную позицию на надкрыльях самки, эдеагус в течение этого этапа остается убраным. Самцы 9 из этих видов осуществляют прекопуляционное ухаживание: чешут усиковые или теменные бугорки самки своими передними лапками попеременно. Самцы *D. thalassina*, *D. sparganii*, *D. bicolora* осуществляют это движение непрерывно, самцы *D. aquatica*, *D. brevitarsis*, *D. crassipes*, *D. dentata*, *D. obscura*, *D. simplex* - время от времени. Во время копуляции самцы большинства видов продолжают почесывать голову самки или начинают почесывать боковые бугры ее переднеспинки. Самцы *D. bicolor*, *D. cinerea*, *D. vulgaris* чешут теменные бугорки самки непрерывно, самцы других видов - время от времени. У *D. dentata* ухаживание прекращается с началом копуляции. Только у *D. clavipes* и *D. versicolorea* не отмечено прекопуляционного и копуляционного ухаживания. Ухаживание путем почесывания теменных бугорков отмечена у 9 видов. У самок 7 из них эти бугорки очень выпуклые. У самцов рельеф темени такой же, как у самок или более сглаженный. Среди изученных видов выпуклых бугорков нет у тех, у кого отсутствует описанное выше поведение. Выпуклость теменных бугорков используется для диагностики близких видов *Donacia* (Лопатин, Куленова, 1986). Однако функция этих образований до сих пор не была известна. А она, как оказалось, может играть роль прекопуляционного барьера межвидовых спариваний. В литературе

описано, как самцы жуков из разных семейств почесывают или постукивают передними лапками грудь, надкрылья, вторую пару ног или пигидий самки (Eberhard, 1994). Способ ухаживания, когда самец почесывает голову самки, впервые открыт для отряда Coleoptera.

ПРИЛОЖЕНИЕ

1. Аннотированный каталог видов.
2. Оригинальный определитель видов и подвидов рода *Chrysolina* России.
3. Оригинальный определитель видов рода *Altica* ЕЧР и европейских стран ближнего зарубежья.
4. Оригинальный определитель видов рода *Donacia* ЕЧР и европейских стран ближнего зарубежья.
5. Диагностические признаки впервые описанных личинок.
6. Оригинальный план описания имаго *Chrysolina*.
7. Оригинальный план описания личинок Donaciinae.
8. Оригинальный план описания личинок Clytrinae и Cryptocephalinae.

ВЫВОДЫ

1. Фауна листоедов ЕЧР насчитывает 562 вида и имеет значительное сходство с фаунами окрестных территорий вследствие преимущественно недавнего, послеледникового заселения территории с юго-запада, юго-востока и востока. Более половины ареалов принадлежат к группе широких евразийских, четверть - к группе широко-европейских и около одной пятой – к средиземноморской группе. Эндемичных родов нет. Эндемичных видов всего два. Это реликты доледниковой фауны. Составлены оригинальные определители всех листоедов ЕЧР по имаго и ряда групп по личинкам. Проведена таксономическая ревизия ряда сложных групп.
2. Установлено три типа размещения листоедов по территории ЕЧР, связанных с образом жизни личинок: 1) наибольшее видовое богатство в таежной зоне (личинка на корнях водных растений, развивается 2-3 года), 2) примерно одинаковое число видов от

тайги до степи (личинка открытоживущая, развивается за один сезон), 3) наибольшее видовое разнообразие в лесостепи и степи (почвообитающая личинка).

3. Фауна антропогенных или естественных аazonальных сообществ во всех природных зонах богаче фауны зональных. От 9 до 22 % видов во всех природных зонах обитает только в антропогенных сообществах благодаря наличию разнообразных кормовых растений и благоприятному микроклимату. Эти виды выходят за пределы своих ареалов в естественных сообществах благодаря заселению антропогенных сообществ.

4. В эволюции листоедов из подсемейства Donaciinae исходным типом питания было поедание пыльцы, что доказывается специализированным строением ротового аппарата (приспособления для сбора пыльцы) у всех, в том числе листогрызущих видов, а также наблюдениями питания пыльцой.

5. По способу питания имаго листоедов разделены на первичных антофагов (питаются пыльцой), филлофагов, которых делятся на планофагов четырех типов (питаются на плоскости листовой пластинки), планомаргинофагов (объедают край листа, располагаясь на плоскости листовой пластинки), маргинофагов (объедают край листа, располагаясь на кромке листа), и на вторичных антофагов (питаются разными частями цветка). Способ питания жука связан с особенностями морфологии. Предложена система морфофункциональных типов имаго, которая отражает различные пути морфологических и поведенческих приспособлений к питанию растениями. Опровергнута гипотеза о том, что тип строения головы у имаго (про-, гипо- или опистогнатический) оказывает решающее влияние на механизм работы челюстей. Во время питания мандибулы у всех листоедов работают по способу откусывания, ориентируются перпендикулярно плоскости или ребру листа, то есть голова становится функционально гипогнатической.

6. Листоеды освоили 77 семейств сосудистых растений, то есть более 60% семейств флоры ЕЧР. Видовое богатство в разных группах листоедов пропорционально разнообразию их кормовых растений.

7. Большинство листоедов ЕЧР развивается в одном поколении в году. Зимовка происходит на стадии яйца, личинки или имаго в разных группах. Виды подсемейства Donaciinae развиваются 2-3 года.

8. У ряда видов спариванию предшествует прекопуляционное ухаживание. Копуляционное ухаживание встречается чаще, чем считалось ранее. Бугорки на лбу и

темени самок некоторых видов – это органы, которые играют роль в процессе ухаживания и могут препятствовать межвидовой гибридизации.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

Публикации в периодических изданиях (**жирным шрифтом** выделены издания из списка ВАК РФ)

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. **Беньковский А.О. 1995. Морфология преимагинальных стадий жука-листоеда *Galeruca melanocephala* Ponza (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 74. N 1. С. 15-18.**

3. Bienkowski A.O. 1995. Morphology of larva of *Phaedon concinnus* Stephens and its distinction from larvae of allied species (Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae) // Entomologische Abhandlungen, 56 (9): 171-176.

4. Bienkowski A.O. 1996. Life cycles of Donaciinae (Coleoptera, Chrysomelidae) // Chrysomelidae Biology, vol. 3: General studies, SPB Academic Publ., Amsterdam, The Netherlands: 155-171.

5. Bienkowski A.O. 1997. Some surprising discoveries of *Chrysolina relucens* (Coleoptera, Chrysomelidae) on the White Sea shore, in Siberia, and in the Far East // Entomologica Fennica. V. 7. P. 195-199.

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

7. Bienkowski A.O. 1997. Computer catalogue of the Chrysomelidae early stages of the world // Proc. Zool. Inst. St. Petersburg. V. 269. P. 21-24.

8. Bienkowski A.O. 1998. Revision of the subgenus *Anopachys* Motschulsky, 1860 of the genus *Chrysolina* Motschulsky, 1860 (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) // Genus, 9 (2): 95-153.

9. Bienkowski A.O. 1998. Morphology and systematics of larvae of some *Chrysolina* species (Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae) // Entomologische Abhandlungen, 58 (4): 73-82.
10. Bienkowski A.O. 1999. Morphology and systematic position of the larvae of *Cryptocephalus octacosmus* and *C. semiargenteus* with special reference to the age variation of *Cryptocephalus* larvae (Coleoptera: Chrysomelidae: Cryptocephalinae) // Genus, 10 (3): 403-413.
11. Bienkowski A.O. 1999. Mating behaviour in Donaciinae (Coleoptera, Chrysomelidae) // Advances in Chrysomelidae Biology, 1, Backhuys Publ., Leiden: 411-420.
12. Bienkowski A.O. 1999. A review of the species of the subgenus *Chrysolina* (*Pleurosticha* Motschulsky) (Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae) // Entomologische Abhandlungen, 58 (10): 165-179.
13. Bienkowski A.O. 2001. A study on the genus *Chrysolina* Motschulsky, 1860, with a checklist of all the described subgenera, species, subspecies, and synonyms (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) // Genus, 12 (2): 105-235.
14. Bienkowski A.O., Orlova-Bienkowskaja M.Ja. 2003. On the systematics of the subgenus *Donaciella* Reitter, 1920 of the genus *Donacia* Fabricius, 1775, with description of the larva of *Donacia tomentosa* Ahrens, 1810 (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae) // Genus, 14 (1): 59-68.
15. Bienkowski A.O. 2004. A review of the subgenus *Arctolina* Kontkanen, 1959 of the genus *Chrysolina* Motschulsky, 1860 (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) // Genus, 15 (2): 187-233.
16. Bienkowski A.O., Orlova-Bienkowskaja M.Ja. 2004. Morphology, systematics, and host plants of Palaearctic Donaciinae larvae // In: New Developments in the biology of Chrysomelidae. The Hague, pp. 481-502.
17. Bienkowski A.O. 2005. A review of the subgenus *Sibiriella* L.Medvedev, 1999 of the genus *Chrysolina* Motschulsky, 1860 (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) // Russian Entomological Journal, V. 14. N 1: 3-13.
18. Bienkowski A.O. 2006. A revision of the *Chrysolina* (*perforata*) species group (Coleoptera: Chrysomelidae) // Russian Entomological Journal, V. 15. N 1: 53-61.

19. Bienkowski A.O. 2007. A revision of the subgenus *Pleurosticha* Motschulsky, 1860 of the genus *Chrysolina* Motschulsky, 1860 (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) // Russian Entomological Journal, V. 16. N 2: 219-235.
20. Макарова О.Л., Беньковский А.О., Булавинцев В.И., Соколов А.В. 2007. Жуки (Coleoptera) в полярных пустынях Северной Земли // Зоологический журнал. Т. 86. N 11. С. 1303-1314.
21. Беньковский А.О. 2008. Обзор группы видов *Chrysolina lineella* подрода *Anopachys* Motschulsky, 1860 рода *Chrysolina* Motschulsky, 1860 (Coleoptera, Chrysomelidae, Chrysomelinae) // Энтомологическое обозрение. Т. 87. N 2. С. 425-437.
22. Беньковский А.О. 2008. Малоизвестные жуки-листоеды рода *Chrysolina* (Coleoptera, Chrysomelidae) из Китая // Зоологический журнал. Т. 87. N 6. С. 665-671.
23. Беньковский А.О. 2008. Новые данные по систематике жуков-листоедов рода *Chrysolina* (Coleoptera, Chrysomelinae) Палеарктической фауны // Зоологический журнал. Т. 87. N 11. С. 1319-1324.
24. Беньковский А.О. 2009. Личинка жука-листоеда *Labidostomis longimana* (Coleoptera, Chrysomelidae, Clytrinae) // Зоологический журнал. Т. 88. N 4. С. 504-507.
25. Беньковский А.О. 2009. Морфология личинок и систематическое положение жуков-листоедов *Chrysolina tundralis* и *Chrysolina roddi* (Coleoptera, Chrysomelidae, Chrysomelinae) // Зоологический журнал. Т. 88. N 11. С. 1355-1364.
26. Беньковский А.О. 2009. Виды-двойники жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) в фауне Европейской части России // Бюллетень Московского Общества Испытателей Природы. Отд. Биологический. Т. 114. N 3. С. 11-16.
27. Беньковский А.О. 2009. Об удивительных находках "придунайского" жука-листоеда *Chrysolina eurina* (Coleoptera, Chrysomelidae) в Европейской части России и Западной Сибири // Бюллетень Московского Общества Испытателей Природы. Отд. Биологический. Т. 114. N 5. С. 43-45.
28. Беньковский А.О. 2009. Находки жуков-листоедов *Chrysolina tundralis* и *Chrysolina roddi* (Coleoptera, Chrysomelidae) в средней полосе Европейской части России // Зоологический журнал. Т. 88. N 1. С. 31-34.

29. Беньковский А.О. 2009. Способы поедания листьев у жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологический журнал. Т. 88. N 12. С. 1471-1480.

30. Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я. 2009. Дополнение к фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Мордовии // Вестник Мордовского университета. Серия "Биологические науки". N 1. С. 157-163.

31. Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я. 2009. Фауна жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Национального парка "Хвалынский" // Научные труды Национального парка "Хвалынский". Вып. 1. Саратов-Хвалынский: Изд-во "Научная книга". С. 10-24.

32. Беньковский А.О. 2010. Антофагия листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологический журнал. Т. 89. N 5. С. 588-597.

33. Беньковский А.О. 2010. Морфология и систематическое положение личинок жуков-листоедов *Altica engstroemi* и *Altica deserticola* (Coleoptera, Chrysomelidae, Halticinae) // Зоологический журнал. Т. 89. N 10. С. 1205-1211.

34. Bienkowski A.O., Orlova-Bienkowskaja M.Ja. 2010. Distributional pattern of *Chrysolina limbata* (Fabricius, 1775) (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) // Russian Entomological Journal, V. 19. N 1: 9-12.

35. Беньковский А.О. 2010. Обзор жуков-листоедов рода *Chrysolina* Motschulsky (Coleoptera, Chrysomelidae) России и европейских стран Ближнего Зарубежья. I. Определительная таблица видов с развитыми крыльями // Энтомологическое обозрение. Т. 89. N 3. С. 612-633.

Главы в книгах

36. Кирейчук А.Г., Беньковский А.О. 2001. Семейство Chrysomelidae. Подсемейство Donaciinae (Листоеды - радужницы) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые. С.-Петербург: Наука. С. 348-366, Табл. 182-187.

37. Беньковский А.О., Никитский Н.Б. 2008. Отряд Coleoptera DeGeer 1774, Жуки // Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 286-305.

38. Беньковский А.О. 1999. Определитель жуков-листоедов (Coleoptera Chrysomelidae) Европейской части России и европейских стран ближнего зарубежья. М.: Техполиграфцентр. 204 с. ISBN 5-900095-12-6

39. Bienkowski A.O. 2004. Leaf-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New key to subfamilies, genera, and species. М.: Mikron-print Publ. 278 p. ISBN 5-93497-024-0

40. Bienkowski A.O. 2007. A monograph of the genus *Chrysolina* Motschulsky, 1860 (Coleoptera: Chrysomelidae) of the world. Part 1. М.: Techpolygraphcentre Publ. 417 p. ISBN 978-5-94385-025-7

В печати

1. Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я. 2011. Состав подрода *Zeugotaenia* рода *Chrysolina* (Coleoptera, Chrysomelidae) и анализ номенклатурных типов // Зоологический журнал. Т. 90. N 2. (корректурa)

2. Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я. 2010. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Национального парка "Хвалынский" // Научные труды Национального парка "Хвалынский". Вып. 2.