

УДК 595.768:23:591.531.1

ДОЛГОНОСИКИ LIXINAE (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) КАК ГАЛЛООБРАЗОВАТЕЛИ

© 2010 г. С. В. Воловник

Мелитопольский государственный педагогический университет, Мелитополь 72312, Украина
e-mail: voseve@rambler.ru

Поступила в редакцию 09.02.2007 г.

Описаны галлы шести видов долгоносиков-ликсин украинской степи и случай совместного обитания в одном галле разных видов долгоносиков. Подвергается сомнению галлогенез у видов рода *Larinus*. Обсуждается адаптивный смысл галлообразования у ликсин.

Долгоносики подсемейства Lixinae (=Cleopinae) редко рассматриваются в качестве галлообразователей. Однако вызываемые некоторыми ликсинами повреждения вполне соответствуют тому, что принято называть галлами: новообразование затрагивает лишь часть органа растения, и этот орган сохраняет способность к функционированию. В литературе имеются лишь разрозненные данные о некоторых видах (Арнольди, 1955; Кривошеина, 1975; Houard, 1908; Vaudyš, 1955, 1959 и др.), причем не вся эта информация заслуживает полного доверия. Участие ликсин в галлообразовании имеет общебиологическое и прикладное значение, поскольку многие из них при этом поражают растения-сорняки.

Исследования выполнены в полевых и лабораторных условиях в 1982–1996 гг. в 60 пунктах на территории степной Украины и Горного Крыма во время экспедиционного обследования региона. Стационарные наблюдения проводились на базе Черноморского заповедника (Херсонская обл.) и Алтагирского зоологического заказника (Запорожская обл.). Пораженность растений определялась на участках площадью 100 м². Некоторые обнаруженные галлы тут же вскрывали, их содержимое изучали, насекомых фиксировали. Другие галлы помещали в лаборатории в эклекторы – плотняные мешочки со стеклянной трубкой. Выход имаго позволял судить о населении галлов. Определения имаго ликсин, выполненные автором, проверены М.Е. Тер-Минасян (ЗИН РАН, С.-Петербург); другие жуки определены Б.А. Коротяевым (ЗИН РАН) и В.Г. Долиным (Институт зоологии НАН Украины, Киев), растения – В.В. Осычнюком (Институт ботаники НАН Украины, Киев), муравьи – А.Г. Радченко (Институт зоологии НАН Украины).

Обнаружено образование галлов шестью видами долгоносиков-ликсин.

Bothynoderes affinis Schrnk (= *Chromoderus fasciatus* Müll.). Галлы на мари белой (*Chenopodium al-*

bum) и, судя по литературным данным (Houard, 1908), на других маревых (*Chenopodiaceae*). Галл неправильной формы, располагается несколько ниже корневой шейки, на главном корне (рис. 1).



Рис. 1. Галл долгоносика *Bothynoderes affinis* Schrnk. на корне мари белой (*Chenopodium album*). Внутри вскрытого галла видна белая личинка жука. Фото автора.

Независимо от размеров корня на нем бывает лишь один галл, где развивается только одна особь жука. Длина галла 12–40 мм, ширина – 5–20 мм. В биотопе распределены галлы пятнами.

Bothynoderes declivis Ol. (= *Chromoderus declivis* Ol.) образует галлы веретеновидной или неправильной формы на корнях солянки *Salsola tragus* (рис. 2). Обычно одно растение имеет один галл, реже два–три. Зараженность растений галлами может превышать 77%; при этом у 38% растений обследованной популяции было по одному галлу, у 27% – по два.

Leucomigus candidatus (Pall.). Галлы на полыни *Artemisia santonica*, в основной части корня, размером приблизительно 20 × 30 мм.

Cyphocleonus achates (Fähr.). Галлы на васильке раскидистом (*Centaurea diffusa*), на главном корне, на глубине до 5 см; как правило, по одному (реже по 2–3) на растении. Зараженность растений – до 60%. Жук отмечен также как галлообразователь на *Centaurea maculosa* (Müller, 1989).

Cleonis pigra Scop. Веретеновидные галлы на корневой шейке растений чертополоха мелкокрючкового (*Carduus hamulosus* Ehrh.), бодяка украинского (*Cirsium ukrainicum* Bess.) или основной части корня васильков *Centaurea diffusa*, *Centaurea odessana* Prod. и чертополоха мелкокрючкового, на глубине 10–30 (до 60) мм. Обычно на одном растении бывает 1–2 галла (реже – больше, до шести). При этом один галл располагается на основном корне, прочие (если они есть) – на основном и (или) боковых корнях. Зараженность растений до 100%. Жук может также образовывать галлы на *Centaurea maculosa* (Müller, 1989).

Lixus brevipes Ch. Bris. Галлы приблизительно овальной формы на стеблях ушанки волжской (*Orites wolgensis* (Hornem.) Grossh. Галлообразование для данного вида уже отмечалось (Воловник, 2007).

Кроме того, на обследованной территории обитают три вида ликсин, также способных к галлообразованию:

Pseudocleonus grammicus Panz., личинка которого во Франции вызывает грушевидные вздутия на корнях *Centaurea jaceae* (Pierre 1898; цит. по: Houard, 1909);

Pachycerus madidus Ol., развитие личинок которого отмечено в яйцевидных галлах на корнях синяка *Echium vulgare* (Pierre 1901; цит. по: Houard, 1909; Scherf, 1964);

Lixus iridis Ol., личинка которого, как указывалось, вызывает вздутия междоузлий борщевика *Heracleum sphondylium* L. (Pierre 1903, цит. по: Houard, 1909). Эти данные нуждаются в подтверждении. По моим наблюдениям, при развитии *L. iridis* на купуре *Anthriscus nemogosa* галлы не образуются.



Рис. 2. Галл на довольно тонком корне солянки *Salsola tragus* позволяет развиваться жуку *Bothynoderes declivis*, размеры которого заметно больше, чем диаметр корня. На рисунке – куколка долгоносика во вскрытом галле. Фото автора.

В литературе (Böhm, 1908; Houard, 1908; Vaudyš, 1955; Зерова и др., 1991) в числе галлообразователей называются ликсины из рода *Larinus* Germ., которые развиваются в корзинках сложноцветных, в том числе обитающие в Украине *L. planus* F. и *L. sturnus* Shall. По моим данным, личинки этих, а также других 6 видов *Larinus*, в украинской степи развиваются без образования галлов. (Хотя в ходе развития этих жуков отдельные участки соцветий отстают в росте, темнеют, засыхают, лишаются цветков). Не исключено, что авторы могли принять за галлы куколочные колыбельки *Larinus*, имеющие довольно плотные стенки, либо настоящие галлы, но образованные пестрокрылками (Diptera, Tephritidae), орехотворками (Hymenoptera Cynipidae) и другими галлообразователями, нередко развивающимися в тех же соцветиях, что и *Larinus*. Тем более что иногда личинки *Larinus* могут проникать в галлы личинок Tephritidae (Zwölfer, 1979). Недавняя обзорная сводка подтверждает: видов-галло-



Рис. 3. Корневой галл на солянке *Salsola tragus*, образованный совместным развитием в нем личинок долгоносиков *Bothynoderes declivis* и *Ulobaris loricata*. Галл отличается формой от типичного галла *B. declivis* на этом же растении (сравни с рис. 2). Фото автора.

образователей среди *Larinus* нет (Korotyaev et al., 2005).

Случается, на корзинках сложноцветных (костовника *Senecio jacobae*, скерды *Crepis biennis* и др.) образуются галловидные разрастания, соцветия зеленеют, на них вырастают укороченные тонкие побеги. Причину иногда видят в воздействии личинок *Lixus punctiventris* Boh., развивающихся в стеблях этих растений на заметном удалении от аномальных новообразований, например в корневой шейке (Baudyš, 1955, 1956; Правдин, 1957). Однако это, видимо, не более чем предположение, поскольку для него не приводится никаких фактических оснований.

При достаточно высокой плотности популяций *B. declivis* и *C. pigra* нередко на одно и то же растение откладывается несколько яиц, и, соответственно, в его подземной части начинают развиваться несколько галлов. По мере своего роста они могут смыкаться. Слияния личиночных ходов при этом не происходит. У *C. pigra* в таких

слившихся галлах завершают развитие 3–6 личинок. Размер подобного “группового” галла достигает 55 × 110 мм (на *C. ukrainicum*). Бём (Böhm, 1908) описал галл жука *Liocleonus clathratus* Ol. размером “с голову ребенка”. На приведенной автором фотографии отчетливо видны минимум 9 крупных выходных отверстий, так что речь, скорее всего, идет также о слившихся галлах – результате множественного поражения растения.

Все названные выше виды ликсин по широте пищевой специализации – олигофаги. Для подобных фитофагов, по мнению Цвёльфера (Zwölfer, 1988), способность к галлообразованию – трофическая преадаптация, которая позволяет переходить на новые виды кормовых растений и специализироваться в питании на них.

Галлы, образованные ликсинами, могут служить не только им. После окукливания жуков полость галла *C. diffusa* нередко заселяется муравьями *Lasius alienus* (Först.). Причем с их стороны не наблюдалось попыток добраться до куколок *C. achates* и *C. pigra*, от которых они были отделены лишь тонкой стенкой куколочной камеры. В старых галлах, покинутых молодыми имаго жуков, поселяются также муравьи *Tetramorium caespitum* L.

Какими путями достигается адаптивность галлообразования у ликсин?

В отличие от подавляющего большинства остальных представителей подсемейства, личинкам ликсин-галлообразователей нет необходимости в ходе питания тратить энергию на прокладывание тоннеля (подчас довольно длинного) в растительных тканях. Само собой, образование галлов позволяет сравнительно крупному жуку завершить развитие в корне или стебле небольшого диаметра (Кривошеина, 1975). Так, ширина тела жука *B. declivis* до 4.2 мм, корня *S. tragus* – до 2 мм, диаметр галла 4–9 мм (рис. 2). Если бы не галлообразование, названные насекомые могли бы использовать в пищу систему из тонких корней, лишь объедая их снаружи, обитая открыто в почве, где они были бы более уязвимы для неблагоприятных факторов среды (высыхание, хищники и др.). Интересно, что у тростника (*Phragmites*) растения с более тонким стеблем чаще поражаются галлообразователями, чем прочими фитофагами (Tschardtke, 1994).

Галлообразование пространственно разобщает виды, обитающие совместно, снижает конкуренцию между ними. Так, в корнях солянки *S. tragus*, заселенных личинками *B. declivis*, иногда поселяются также и личинки долгоносика *Ulobaris loricata* Boh. (подсемейство Varidinae). В этом случае на корне развивается галл, явственно отличающийся от типичного галла *B. declivis* по форме (рис. 3) и внутреннему строению. В его сердцевинной части есть полость, где живет личинка *B. declivis*, а

со всех сторон ее окружает рыхлая поверхностная ткань, где живут личинки *U. loricata* (они более мелкие). Очевидно, такой галл — результат совместного деформирующего действия двух видов долгоносиков: оба они способны к галлообразованию, развиваясь порознь (о *B. declivis* сказано выше, а галлы *U. loricata* отмечены Кумачёвым, 1979). В таком “совместном” галле благополучно завершают развитие как личинка *B. declivis*, так и 20–25 (до 100!) личинок *U. loricata* (Воловник, 1989).

Аналогичным образом личинки *Cyphocleonus achates* или *Cleonis pigra* могут мирно сосуществовать в одном галле с личинками златки-галлообразователя *Sphenoptera jugoslavica* Ob. (Buprestidae) или бабочки *Agapeta zoegana* L. (Tortricidae), личинки *C. pigra* — с личинками долгоносиков *Apion* spp. (Müller, 1989). Причины очевидны: рядом оказываются два вида, которые питаются анатомически различными частями галла.

Несколько иная ситуация у ликсин *C. achates* и *C. pigra*. Оба вида образуют галлы в проводящих тканях сердцевины корня васильков. Это отделяет их от других 11 видов фитофагов, которые кормятся на иных участках корней этих же растений (Müller, 1989). С другой стороны, хотя виды *C. pigra* и *C. achates* симпатричны, близки таксономически, экологически и у них есть общее кормовое растение (*C. diffusa*), а также зона питания на нем, личинки этих жуков никогда не встречались не только в одном корне, но и в одном конкретном местообитании. Если на каком-либо участке василек *C. diffusa* заселен *C. pigra*, то здесь на особях этого же растения не обнаруживаются личинки *C. achates* (и наоборот). Очевидно, перед нами пример конкурентного исключения, хотя каков его конкретный механизм, сказать трудно. Возможно, непосредственное столкновение двух личинок внутри одного корня всегда заканчивается гибелью одной из них (например, младшей — она меньшего размера). Не исключено, что самки перед яйцекладкой каким-то образом распознают “занятые” растения и избегают их. Такая способность установлена, например, для другого вида ликсин — *Larinus sturnus* — Zwölfer, 1988).

Адаптивность взаимоисключения несомненна: (1) снижается конкуренция за общий пищевой ресурс, (2) меньше шансов быть пораженными общими врагами (например, наездниками *Aritranis nigripes* Grav. и *Zavipio tentator* Rossi — Stinson, 1987), (3) повышается выживаемость в зимний период: у *C. achates* в галле зимует личинка, а *C. pigra* к зиме завершает преимагинальное развитие, и взрослый жук покидает растение; если бы в нем еще оставалась личинка *C. achates*, у нее было бы больше шансов погибнуть осенью-зимой в галле с прогрызенными (жуком *C. pigra*) стенками.

В стеблях развиваются десятки видов ликсин. Однако стеблевые галлы, насколько известно, об-

разуют лишь виды, обитающие в аридном климате: например, *Eugeniodecus* spp., *Broconius kraatzi* Cap., *Lixus rubicundus* Zoubk. — в Средней Азии (Арнольди, 1955; Мамаев, Тер-Минасян, 1977; Токгаев, Непесова, 1964; Давлетшина и др., 1979). Не исключено, в этом случае галл — адаптация преимагинальных стадий с их нежными покровами к развитию в условиях высокой температуры и сухости воздуха. Согласно литературным данным (Price et al., 1986; Fernandes et al., 1994), вообще число видов-галлообразователей выше в засушливых регионах.

Некоторые пустынные виды ликсин, развиваясь снаружи на корне или погруженном в песок участке стебля, строят прилегающий к растению футляр из песчинок, скрепленных застывшими личиночными выделениями (*Temnorhinus hololeucus* Pall. — Кривошеина, 1975; *Trichocleonus leucophyllus* F.-W. — Иванников, Байтенов, 1979; *Cleonidius poricollis* Mannerheim — O'Brien, Marshal, 1987). Очевидно, такой футляр защищает от потерь влаги не только личинку, но в определенной степени и растение: на одной солянке *Salsola leptoclada* Gandog. может быть целая гроздь из 5–6 футляров, длиной 4–5 см каждый (Кривошеина, 1975). Футляр — структура, отчасти аналогичная галлу. Подобный футляр строит и личинка *Pachycerus segnis* Germ. (= *P. cordiger* Germ.) на корнях *Heliotropium europaeum* в Иране (Huber, Vayssieres, 1990).

Как говорилось выше, личинки *C. achates* в корневых галлах зимуют. Если личинка была уничтожена паразитом *Zavipio terrefactor* (Vill.) (Braconidae), то внутри “чужого” галла зимует он. Вероятно, утолщенные стенки галлов помогают его обитателям пережить низкие температуры, а растения с более крупными корнями дают лучшую защиту от холодов. Поэтому способность самок *C. achates* выбирать для яйцекладки более крупные прикорневые розетки (Stinson, 1987) представляется весьма адаптивной. Виды же, окукливающиеся в почве, вынуждены строить для окуливания специальную камеру-“колыбельку” из частиц детрита, почвы и экскрементов. Это характерно для личинок *Coniocleonus astragali* T.-M. et Korot. (Коротяев, Тер-Минасян, 1977), *Mongolocleonus gobiensis* Voss (Korotyayev et al., 2005), *Asproparthenis punctiventris* Germ. (Житкевич, 1959), *P. segnis* (Huber, Vayssieres, 1990), *Mecaspis alternans* Hbst. (Hoffmann, 1950), *Cyphocleonus dealbatus* Gmel. (Гушо, 1954).

Обитание в галлах, в том числе и подземных, в какой-то степени ограждает ликсин и от врагов. Во всяком случае, плотная стенка галла представляется дополнительной защитой от них. Правда, на начальных стадиях развития галла его стенки тонкие, достаточно мягкие и поэтому довольно “проходимы” извне. Затем их периферийный слой утолщается, лигнифицируется, и они стано-

ваются непреодолимым барьером для некоторых врагов (Zwölfer, 1979).

Возможно поэтому в заселенном личинками галле ни разу не обнаруживались многочисленные в почве и травянистом ярусе муравьи. Хотя они нередко хищничают на ликсинах, не образующих галлы. Так, приходилось наблюдать, как *Lasius alienus* проникают в стебель татарника (*Onopordum acanthium*) и пожирают живущих в рыхлой сердцевине личинок и куколок *Lixus cardui* Ol. Аналогичным образом муравьи прогрызают корзинки бодяков (*Cirsium*) и поедают обитающих там личинок *Rhinocyllus conicus* Frölich (Rees, 1982).

Судя по всему, в зрелых галлах личинки и куколки ликсин доступны лишь врагам с мощным ротовым аппаратом (хищники) или яйцекладом (паразиты).

В галлы на корнях василька *Centaurea diffusa* проникают личинки шелкуна *Selatosomus latus* (F.) (Elateridae) и чернотелки *Opatrum sabulosum* L. (Tenebrionidae), которые прогрызают стенки галлов и поедают живущих внутри личинок и куколок жука *C. achates*.

Внутри галлов обнаруживают ликсин и паразиты (Зерова, 1978, с. 348; Sawthra, 1958; Volovnik, 1994). Неоднократно в галлах обнаруживались куколки *Cyphocleonus achates* и *Cleonis pigra*, пораженные грибками. Воздействие паразитов иногда довольно существенно. Так, до 80% личинок *C. pigra* бывает заражено наездником-браконидом *Bracon discoides* Wesm. (Линденберг, 1950); в некоторых популяциях *C. pigra* и *C. achates* зараженность наездниками Ichneumonidae иногда достигает 45% (Müller, 1989). Таким образом, известное мнение: фитофаги корней вообще меньше поражаются паразитами (Hawkins, Lawton, 1987), может быть оспорено.

Галл существенно ограничивает возможности личинки в перемещении и демаскирует ее локализацию, вероятно, повышая уязвимость ликсин перед некоторыми врагами. Несмотря на это, экологические выгоды галлообразования очевидны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди Л.В., 1955. Новый род долгоносиков-галлообразователей из Туркмении // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 21. С. 301–305.
- Воловник С.В., 1989. О распространении и экологии некоторых видов долгоносиков-клеонин (Coleoptera, Curculionidae). 1. Триба Cleonini // Энтомолог. обозр. Т. 68. Вып. 1. С. 86–92.
- Воловник С.В., 2007. О распространении и экологии некоторых видов долгоносиков-клеонин (Coleoptera, Curculionidae). IV. Род *Lixus* F., подрод *Eulixus* Reitt // Энтомолог. обозр. Т. 86. Вып. 3. С. 521–531.
- Гушо З.А., 1954. Тигровый слоник (*Cyphocleonus tigrinus* Panz.) — вредитель инсектицидных ромашек и обоснование мер борьбы с ним. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж. 16 с.
- Давлетшина А.Г., Аванесова Г.А., Мансурова К., 1979. Энтомофауна Юго-Западного Кызылкума. Ташкент: Фан. 128 с.
- Житкевич Е.Н., 1959. Обыкновенный свекловичный долгоносик // Свекловодство. Т. 3. Ч. 1. Киев: Госсельхозиздат УССР. С. 107–127.
- Зерова М.Д., 1978. Хальциди-евритомиди. К.: Наука. 465 с.
- Зерова М.Д., Мамонтова В.А., Ермоленко В.М., Дьякончук Л.А., Синев С.Ю., Козлов М.В., 1991. Насекомые-галлообразователи культурных и дикорастущих растений европейской части СССР. Равнокрылые, чешуекрылые, жесткокрылые, полужесткокрылые. Киев: Наукова думка. 344 с.
- Иванников А.М., Байтенов М.С., 1979. Жуки-долгоносики (Col. Curculionidae) — фитофаги сорных растений семейства сложноцветных Казахстана // Новости энтомолог. Казахстана. Труды Каз. отд. Всесоюз. энтомолог. об-ва. Алма-Ата. С. 53–64. Деп. в ВИНТИ 1.10.79. № 3415.
- Коротяев Б.А., Тер-Минасян М.Е., 1977. Обзор долгоносиков рода *Coniocleonus* Motsch. (Coleoptera, Curculionidae) Восточной Сибири и Дальнего Востока // Энтомолог. обозр. Т. 56. Вып. 4. С. 823–832.
- Кривошеина Н.П., 1975. К биологии долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae), развивающихся в пескоукрепительных растениях Туркмении // Энтомолог. обозр. Т. 54. Вып. 1. С. 117–126.
- Кумачёв И.С., 1979. Долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) — фитофаги сорных растений Таукумов на юго-востоке Казахстана // Новости энтомологии Казахстана: Труды Казах.отд. Всес. энтомолог. об-ва. Алма-Ата. С. 48–52 (Рукопись деп. в ВИНТИ 10 окт. 1979 г., № 3415-79 Деп.).
- Линденберг В.О., 1950. До біології личинок двокільового довгоносика (*Cleonus piger* Scop.) // Наук. пр. ін-ту ентомолог. та фітопатол. Т. 1. С. 96–100.
- Мамаев Б.М., Тер-Минасян М.Е., 1977. Новый вид жуков-долгоносиков рода *Eugeniodecus* L. Arn. (Coleoptera, Curculionidae) из Туркмении // Энтомолог. обозр. Т. 56. Вып. 1. С. 146–147.
- Правдин Ф.Н., 1957. Закономерности формирования новых комплексов вредных и полезных насекомых при введении в культуру сложноцветных растений // Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та. Т. 100. Вып. 5. С. 94.
- Слепян Э.И., 1973. Патологические новообразования и их возбудители у растений; галлогенез и паразитарный тератогенез. Л.: Наука. 512 с.
- Токгаев Т., Непесова М., 1964. Материалы к фауне и экологии долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) юго-восточной Туркмении // Изв. АН ТуркмССР. Серия биол. наук. № 1. С. 53–59.
- Vaudyš E., 1955. O hálkotvorných nosatcích // Sb. vysoké školy zemed. a lesn. fak. Brně (Acta universitatis agriculturae et Silviculturae, Brno). № 4. S. 301–320. — 1956. Patý príspevek k rozšíreni hálek na Slovensku // Biol. Pracé. Edícia sekcie biol. a lekársk. vied sloven. Akad. Vied. Sv. 2. Z. 4. S. 5–39. — 1959. Druhý

- príspevek k rozšírení zoocécidií Rychlebských hor // Rychlebské hory, Sborník prací o přírodních poměrech, Ostrava. S. 208–241.
- Böhm R., 1908. Notes biologiques sur quelques Coléoptères de la faune désertique // Bul. Soc. Ent. Egypte. № 2. P. 57.
- Cawthra E.V., 1958. The occurrence of *Cleonus piger* Scop. (Col., Curculionidae) at Aberlady Bay, East Lothian, with some notes upon its larval instars // Ent. Month. Mag. V. 94. № 1132. P. 204–206.
- Fernandes G.W., Lara A.C.F., Price P.W., 1994. The geography of galling insects and the mechanisms that result in patterns // The ecology and evolution of gall-forming insects. Gen. Tech. Rep. NC-174. St. Paul, MN: US Dept. Agricult., Forest Service, North Central Forest Experimental Station. P. 42–48.
- Hawkins B.A., Lawton J.H., 1987. Species richness for parasitoids of British phytophagous insects // Nature. V. 326. № 6115. P. 788–790.
- Hoffmann A., 1950. Curculionidae, Coleoptera. (Fauna de France. V. 52). P. 1. 486 p.
- Houard C., 1908. Les Zoocécidies des Plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée. V. 1. Paris. P. 387–394. — 1909. Там же. V. 2. P. 779–1064.
- Huber J.T., Vayssieres J.F., 1990. Life cycle and host specificity of the heliotrope weevil, *Pachycerus cordiger* (= *madidus auct.*) [Col.: Curculionidae] // Entomophaga. V. 35. № 3. P. 475–484.
- Korotyaev B.A., Konstantinov A.S., Lingafelter S.W., Mandelshtam M.Yu., Volkovich M.G., 2005. Gall-Inducing Coleoptera // Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods. Enfield (NH), USA — Plymouth, UK: Science Publishers, Inc. P. 239–271.
- Müller H., 1989. Structural analysis of the phytophagous insect guilds associated with the roots of *Centaurea maculosa* Lam., *C. diffusa* Lam., and *C. vallesiana* Jordan in Europe: 1. Field observations // Oecologia. V. 78. P. 41–52.
- O'Brien C.W., Marshal G.B., 1987. Unusual larval "sand tube" construction in the weevil genus *Cleonidius* (Coleoptera: Curculionidae: Cleoninae) in West Texas // The Southwestern Entomologist. № 12. P. 357–360.
- Price P.W., Waring G.L., Fernandes G.W., 1986. Hypotheses on the adaptive nature of galls // Proc. Ent. Soc. Wash. V. 88. № 2. P. 361–363.
- Rees N.E., 1982. Enemies of *Rhinocyllus conicus* in Southwestern Montana // Environ. Entomol. V. 11. № 1. P. 157–158.
- Scherf H., 1964. Die Entwicklungsstadien der mitteleuropäischen Curculioniden (Morphologie, Bionomie, Ökologie) // Abh. Senckenb. naturf. Ges. V. 506. S. 1–335.
- Stinson C.S.A., 1987. Investigations on *Cyphocleonus achates* (Fähr.) (Col.: Curculionidae), a possible biological agent of spotted knapweed (*Centaurea maculosa* Lam.) and diffuse knapweed (*C. diffusa* Lam.) (Compositae) in North America // Final Report, CAB Int. Inst. Biol. Contr. Weeds, European Station. Delemont, Switzerland. P. 25.
- Tscharntke T., 1994. Tritrophic interactions in gallmaker communities on *Phragmites australis*: testing ecological hypothesis // The ecology and evolution of gall-forming insects. Gen. Tech. Rep. NC-174. St. Paul, MN: US Dept. Agricult., Forest Service, North Central Forest Experimental Station. P. 73–92.
- Volovnik S.V., 1994. On parasites and predators of Cleoninae weevils (Col. Curculionidae) in Ukrainian steppe // Anz. Schadlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz. Bd. 67. Hf. 3. S. 77–79.
- Zwölfer H., 1979. Strategies and Counterstrategies in Insect Population Systems Competing for Space and Food in Flower Heads and Plant Galls // Fortschr. Zool. Bd. 25. Hf. 2/3. P. 331–353. — 1988. Evolutionary and ecological relationships of the insect fauna of thistles // Annu. Rev. Entomol. V. 33. P. 103–122.

LIXINAE (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE, LIXINAE) WEEVILS AS GALL-FORMERS

S. V. Volovnik

Melitopol State Pedagogical University, Melitopol 72312, Ukraine

e-mail: voseve@rambler.ru

Galls of six species of Lixinae weevils from Ukrainian steppes are described. The gallogenesis in *Larinus* species is doubtful. Sometimes, one gall is a place for joint inhabitation of different weevil species. The adaptive sense of the gallogenesis for Lixinae is discussed.