

О связях долгоносиков-ликсин с различными органами растений (Coleoptera, Curculionidae, Lixinae)

On connections between lixine weevils and different plant organs (Coleoptera, Curculionidae, Lixinae)

С.В. Воловник
S.V. Volovnik

Мелитопольский государственный педагогический университет, ул. Ленина, 20, Мелитополь 72312 Украина
Melitopol State Teacher-Training University, Lenin str., 20, Melitopol 72312 Ukraine. E-mail: volovnik@mv.org.ua

Ключевые слова: долгоносики, Lixinae, кормовые связи.
Key words: weevils, Lixinae, host plant.

Резюме. Рассмотрено обитание и питание жуков-долгоносиков подсемейства Lixinae на различных органах растений. В соответствии со специализацией личинок выделено три группы: ризофаги, каулофаги и антокарпофаги. Обсуждается влияние различных характеристик вегетативных и репродуктивных органов растений на особенности экологии их потребителей – ликсин.

Abstract. Habitat and feeding of the weevils from subfamily Lixinae are considered. As to larvae specialization three groups of these beetles are pointed: rhizophagous, caulophagous and anthocarpophagous. Impact of different characteristics of vegetative and reproductive plant organs to ecology of Lixinae is discussed.

Введение

Работ, посвященных экологии ликсин в целом, фактически нет. Автору известна лишь одна сводка, где обобщены, хотя и сжато, данные об образе жизни и кормовых связях подсемейства [Тер-Минасян, 1967]. Интересная попытка увязать морфологические особенности ликсин с образом их жизни предпринята недавно Арзановым [2007]. Внимание исследователей сосредоточено в основном на некоторых видах, имеющих реальное или потенциальное прикладное значение. В отношении остальных в литературе имеются лишь разрозненные отрывочные данные. Трофические связи большинства видов ликсин не изучены или изучены крайне слабо. Между тем, анализ взаимоотношений ликсин с их кормовыми растениями позволил бы пролить свет на происхождение и генезис этого комплекса живых организмов, решение общебиологических проблем (биоразнообразие, структура сообществ, экологическая ниша, жизненная форма и др.).

Материалы и методы

Фактическую основу работы составили материалы, собранные автором в 1981–2005 годах в 89 пунктах степной зоны Украины во время экспедиционных обследований региона. Стационарные наблюдения проводились на базе Алтагирского зоологического

заказника (Запорожская область) и Черноморского заповедника (Соленоозерный участок, Херсонская область).

При сборе материала применялись традиционные энтомологические методики [Фасулати, 1971]. Все промеры насекомых проводились с помощью окуляр-микрометра (8х). Стебли растений измерялись с помощью рулетки, диаметр соцветий – штангенциркулем. Масса насекомых определялась путем взвешивания на весах ВТ-500. Жуки взвешивались живыми и не позднее, чем через два часа после поимки. В ряде случаев вычислялся коэффициент корреляции [Плохинский, 1980].

В лаборатории долгоносики содержались в сетчатых садках (20 x 30 x 50 см), где постоянно имелся свежий корм. Кратковременно насекомые жили также в чашках Петри с фильтровальной бумагой и кормом. Преимагинальные стадии обнаруживались в природе путем массового вскрытия растений. Для видовой идентификации часть личинок и куколок оставлялась в растениях для дальнейшего развития. Чтобы вывести имаго, растительный материал помещался в плотные мешки, которые регулярно просматривались.

Всего непосредственными наблюдениями было охвачено 36 видов ликсин из 87 достоверно зарегистрированных в регионе [Воловник, 1984]. Определения имаго, выполненные автором, проверялись М.Е. Тер-Минасян (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), растения определены В.В. Осычнюком и О.Н. Дубовик (Институт ботаники НАНУ, Киев).

Результаты и обсуждение

Имаго ликсин различных групп кормятся на разных надземных органах растений. Все виды могут питаться листьями и молодыми верхушечными побегами, причем для имаго Cleonini Faust, 1904 это, видимо, единственная пища. Жуки родов *Lixus* Fabricius, 1802, *Rhinocyllus* Germar, 1817 нередко едят и поверхностные ткани стеблей.

Имаго *Larinus* Dejean, 1821, *Lachnaeus* Schönherr, 1826, *Eustenopus hirtus* Waltl, 1838, *Rhinocyllus* предпочитают цветы и семена. Многие (если не все) жуки

этой группы выходят из зимней диапаузы до зацветания своих кормовых растений. В этот период они питаются их зелеными частями, а позднее – нераскрывшимися и раскрывающимися соцветиями. С началом цветения жуки обгрызают лепестки, вершинные части пестиков и тычинок, включая пыльники, а также обертки соцветий, верхушечные листья и побеги.

Строгой специализации в поедании какого-либо одного органа у взрослых жуков нет. Так, имаго *Lixus* могут кормиться любыми наземными частями растения, включая цветы и незрелые плоды. Предпочитают они все же листья и верхушки стеблей. Однако в экспериментах жуки *Lixus canescens* Fischer de Waldheim, 1829, имея выбор – незрелые плоды своего обычного кормового растения катрана (*Scrambe*) или молодые листья растений, не поедаемых ими в природе (*Atriplex*, *Amaranthus*, *Cirsium*), – всегда выбирали плоды *Scrambe*. По-видимому, наличие в пище неких ключевых веществ важнее ее анатомо-морфологических особенностей.

Личинки ликсин живут внутри растительных тканей, которыми и питаются, причем возможности для смены места обитания у них невелики. Быть может, поэтому их приуроченность к определенным органам растений выражена достаточно четко. В соответствии с ней можно выделить ризофагов (корнеедов), каулофагов (стеблеедов) и антокарпофагов (потребителей цветов и плодов). Учитывая все известное об экологии ликсин региональной фауны, можно утверждать, что ризофагов в ней 36 видов, каулофагов – 24, антокарпофагов – 27 видов.

Интересно, что в других регионах это соотношение может, видимо, оказаться существенно иным. Так, в Болгарии все три группы примерно равны по числу видов (подсчеты сделаны по [Ангелов, 1978]), а в Турции ризофагов заметно меньше, чем каулофагов и особенно антокарпофагов [Fremuth, 1982]. Отражает ли это географические особенности регионов или есть лишь результат разной изученности их фаун – сказать трудно.

Ризофаги – личинки всех Cleonini. Пищей им служат растения со стержневой корневой системой. При этом у одних видов личинка живет внутри корня (*Bothynoderes affinis* (Schrank, 1823) (= *Chromoderus fasciatus* (Müller, 1776)), *B. declivis* (Olivier, 1807) (= *Chromoderus declivis* (Olivier, 1807)) и др.), у других (например, *Cyphocleonus dealbatus* (Gmelin 1790) (= *tigrinus* (Panzer, 1789)), *Pachycerus segnis* Germar, 1824) – в корне или в почвенной ризосфере. В первом случае личинка обычно начинает развитие на высоте корневой шейки (иногда и выше, в стебле – *Cleonis pigra* Scopoli, 1763) и постепенно опускается все ниже. В корне она питается тканями центрального цилиндра. Нередко пораженный участок корня разрастается в толщину, превращаясь в галл (*C. pigra*, *Cyphocleonus achates* Fähræus, 1842, *Bothynoderes affinis*, *B. declivis*, *Leucomigus candidatus* Pallas, 1771).

Личинка, начавшая развитие над землей, окукливается внутри корня или покидает его и окукливается в почвенной колыбельке, устроенной из частиц почвы, растительной трухи и экскрементов. В такой колыбельке окукливаются и личинки, развивавшиеся вне корня, в ризосфере (*Asproparthenis punctiventris* Germar, 1824, *Mecaspis alternans* Herbst,

1795, *Temnorhinus strabus* Gyllenhal, 1834).

К **каулофагам** можно отнести виды рода *Lixus*, несколько видов рода *Larinus*, а также *Microlarinus lypriformis* Wollaston, 1861. Их личинки выгрызают ткани внутри стеблей. Питаются они исключительно или главным образом сердцевинной – тканью рыхлой и богатой запасными питательными веществами. Окружающие более жесткие проводящие ткани, видимо, не затрагиваются.

Развиваясь, личинки продвигаются вдоль стебля, как правило, к его основанию, хотя далеко не всегда достигают его, и окукливаются в средней части стебля. Личинка, начавшая развитие в боковом побеге, может завершить его там же или добравшись до основного. Изредка личинки двигаются в обратном направлении – к вершине – и окукливаются в вершинной части стебля (*Lixus subtilis* Boheman, 1835).

Некоторые стеблееды могут откладывать яйца и в крупные жилки листьев, у их основания (*Lixus cardui* Olivier, 1807 на *Onopordum*, *L. bardanae* Fabricius, 1787 – на *Rumex*, *Microlarinus lypriformis* – на *Tribulus terrestris* [Kirkland, Goeden, 1978b]). Однако личинки по мере развития продвигаются в направлении стебля и вскоре оказываются внутри него. Видимо, такое расширение или смещение зоны яйцекладки делает возможным использование стебля тогда, когда его ткани загубели и яйцекладка непосредственно в них затруднена. Не исключено также, что это помогает части особей избежать специализированных паразитов.

Стеблевые галлы ликсин образуют редко и лишь тогда, когда стебель очень тонок (*Lixus brevipes* C. Brisout, 1866 на ушанке *Otites* [Воловник, 2007]).

Не исключено, что разные части стебля могут иметь разную привлекательность для яйцекладущих самок. Во всяком случае, преимагинальные стадии *Lixus nordmanni* Hochhuth, 1847 в стеблях борщевиков *Heracleum sosnowskii* и *H. platytaenium* чаще обнаруживаются ниже середины стебля, а в *Angelica sylvestris* – в верхней его части [Gültekin, 2006]. В маленьких экземплярах *H. mantegazzianum* личинки *Lixus iridis* Olivier, 1807 встречаются заметно чаще, чем в крупных [Hattendorf et al., 2006].

Толстый стебель (*Onopordum*, *Rumex*, *Artemisia vulgaris*, *Heracleum trachyloma*) позволяет благополучно завершить развитие большому количеству особей (см. также табл. 1). Чем крупнее солянка *Salsola kali*, тем больше личинок *Lixus salsolae* Becker, 1867 в ней развивается [Sobhian et al., 1999].

Нельзя сказать, что более крупные виды развиваются в более крупных стеблях (табл. 1). Видимо, иная ситуация складывается, если диаметр стебля не так уж велик. В этом случае при высокой численности самок плотность яйцекладок может оказаться довольно большой, и личинки вынуждены заселять и тонкие побеги, и ножки соцветий. Цвельфер и Брэндал [Zwölfer, Brandle, 1989] вывели из пяти экземпляров *Carduus nigrescens* 140 имаго *Lixus filiformis* Fabricius, 1781, причем в более тонких стеблях развились жуки с меньшей длиной и шириной тела. Гюльтекин [Gültekin, 2006] отмечает, что имаго *Lixus nordmanni*, выведенные из *H. sosnowskii*, заметно крупнее, чем те, что развивались в других зонтичных, и надкрылья у них более выпуклые.

Таблица 1. Развитие ликсин в стеблях различных растений.

Table 1. Development of Lixinae in stems of different plants.

| Растения Plants | Размеры стебля Size of stem | | Ликсины Lixinae | Длина тела имаго (мм) Imago body length (mm) | Количество особей, развившихся в одном стебле (экз.) Number of specimens developed in one stem | |
|-------------------------------|--|-------------------------------|-----------------------------|---|--|-------------------------|
| | Диаметр основания (мм) Diameter of base (mm) | Высота (см) Height (cm) | | | Обычное Usual | Максимальное Maximum |
| <i>Sakile maritima</i> | 3–5 | 15–30 | <i>Lixus albomarginatus</i> | 6–10 | 1 | 3 |
| <i>Chenopodium album</i> | 4–8 | 10–100 | <i>L. rubicundus</i> | 7–12 | 2–3 | 6 |
| <i>Amaranthus retroflexus</i> | 4–7 | 20–80 | <i>L. subtilis</i> | 9–12 | 1 | 5–8 |
| <i>Carduus nutans</i> | 5–7 | 30–100 | <i>L. elongatus</i> | 5–11 | 1–2 | 4 |
| <i>Rumex confertus</i> | 8–15 | 60–150 | <i>L. bardanae</i> | 8–14 | 3–4 | 10 |
| <i>Artemisia vulgaris</i> | 10–15 | 50–150 | <i>L. fasciculatus</i> | 6–11 | 4–6 | 12 |
| <i>Onopordum acanthium</i> | 20–55 | 50–200 | <i>L. cardui</i> | 9–14 | 4–5 | 16 |

Таблица 2. Заселенность соцветий *Cirsium ukrainicum* (n = 100) личинками и куколками *Rhinocyllus conicus*¹.Table 2. Number of *Rhinocyllus conicus*¹ larvae and imago in flower heads of *Cirsium ukrainicum* (n = 100).

| Количество личинок + куколок в одном соцветии Number of larvae and imago in one flower head | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
|--|----|----|----|----|---|---|---|---|---|---|----|----|----|
| Число соцветий с таким числом имаго Number of flower heads with such number of imago | 29 | 31 | 17 | 11 | 5 | 2 | - | 4 | - | - | - | - | 1 |

¹ Хомутовская степь, Донецкая область; август-сентябрь 1982 года.¹ Steppe Khomutovskaya, Donetsk Region, Ukraine; August-September 1982.Таблица 3. Количество имаго *Rhinocyllus conicus*, завершивших развитие в одном соцветии *Cirsium ukrainicum* (n = 66)¹.Table 3. Number of *Rhinocyllus conicus* imago, which completed their development in one flower head of *Cirsium ukrainicum* (n = 66)¹.

| Количество имаго в одном соцветии (экз.) Number of imago in one flower head | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|--|--------------|-------|------|------|------|------|------|
| Число соцветий с данным числом имаго Number of flower heads with such number of imago | шт. (ex.) 27 | 20 | 8 | 4 | 1 | 5 | 1 |
| | % 41 | 30 | 12 | 6 | 1.5 | 8 | 1.5 |
| Средняя масса одного имаго (мг) Average weight of one imago (mg.) | 17.0 | 14.75 | 13.3 | 18.3 | 19.2 | 14.5 | 17.0 |

¹ Хомутовская степь, Донецкая область; август-сентябрь 1982 года.¹ Steppe Khomutovskaya, Donetsk Region, Ukraine; August-September 1982.

Таблица 4. Развитие ликсин-антокарпофагов в соцветиях различных растений.

Table 4. Development of anthocarphagous Lixinae in floscules of different plants.

| Растения Plants | Диаметр соцветия (мм) Diameter of flower head (mm) | Ликсины Lixinae | Длина тела имаго (мм) Imago body length (mm) | Масса тела имаго (мг) Weight of imago (mg.) | Кол-во особей, вышедших из 1 соцветия (экз.) Number of specimens developed in one flower head | |
|---------------------------------|---|----------------------------|---|--|--|-------------------------|
| | | | | | Обычное Usual | Максимальное Maximum |
| <i>Centaurea breviceps</i> | 8 | <i>Larinus obtusus</i> | 5.5–6.5 | 25 | 1 | 1 |
| <i>Centaurea orientalis</i> | 15 | <i>Larinus canescens</i> | 7–9 | 33 | 1 | 3 |
| <i>Cirsium setosum</i> | 11.5 | <i>Larinus turbinatus</i> | 5.5–9.5 | 38 | 1 | 2 |
| <i>Cirsium ukrainicum</i> | 22.2 | <i>Rhinocyllus conicus</i> | 4–7 | 17 | 2–3 | 7 |
| <i>Echinops sphaerocephalus</i> | 47.5 | <i>Larinus vulpes</i> | 11–13 | 133 | 1–2 | 3 |
| <i>Inula britannica</i> | 40 | <i>Lachnaeus crinitus</i> | 2.5 ¹ | ? | ? | 6 ¹ |

¹ По Тер-Минасян, 1936.¹ By Ter-Minasian, 1936.

Особняком среди стеблеедов стоят несколько видов из рода *Larinus*. По крайней мере, четыре из них – *L. hedenborgi* Boheman, 1845, *L. nidificans* Guibourt, 1858, *L. capsulatus* Gültekin, 2008, *L. rudicollis* Petri, 1907 – откладывают яйца в черешки листьев и стебли мордовника (*Echinops* spp.) [Gültekin, 2008]. Завершая развитие, их личинки строят вокруг себя капсулу, возвышающуюся над стеблем. Материалом служат, по-видимому, мелкие растительные фрагменты, экскременты, скрепленные выделениями самой личинки и растения. Защитная функция этих камер очевидна. Они могут рассматриваться как структура, аналогичная галлам и личиночным постройкам некоторых *Lixus* и *Cleonini*. Каулофагия у личинки несомненно удивления: все остальные 180–200 видов этого рода развиваются в корзинках сложноцветных.

Группу **антокарпофагов** составляют все виды родов *Larinus*, *Rhinocyllus*, *Lachnaeus*. Их личинки живут исключительно в соцветиях Asteraceae: грызут развивающиеся завязи и окружающие ткани. В корзинках этих растений зреющие плоды собраны исключительно компактно, как единый пищевой ресурс, доступный для потребления любой личинкой, оказавшейся в соцветии. У растений из триб Carduinae, Inuleae, Anthemideae мощное мясистое цветоложе, к тому же у Carduinae соцветие многоцветковое и, как следствие, в нем развивается много семян. Неудивительно, что именно на растениях этих триб (в особенности на Carduinae) специализированы ликсины-антокарпофаги. В этой же группе – и *Microlarinus laeynii* Jacquelin du Val, 1852, развивающийся за счет созревающих плодов *Tribulus terrestris* L. [Kirkland, Goeden, 1978a].

Обилие пищи в одном соцветии позволяет завершить в нем развитие сразу нескольким жукам. Во Франции в крупной корзинке артишока (*Cynara*) могут завершить развитие до 20 имаго *Larinus scolymi* Olivier, 1807 [Фабр, 1905]. В одном соцветии *Cirsium ukrainicum* обнаруживалось до 12 жуков *Rhinocyllus conicus* Frölich, 1792 нового поколения (табл. 2). Для этого вида показано, что число личинок в одной корзинке положительно скоррелировано с размером соцветия [Zwölfer, 1987]. Сообщалось, что средняя масса одного жука уменьшается с увеличением количества личинок в одном соцветии [Surles, 1976; цит. по: Doud, Kok, 1981]. Мои результаты (табл. 3) показывают, однако, что между этими двумя показателями положительная связь практически отсутствует (коэффициент корреляции равен 0,05). Аналогичные данные для этого жука на другом растении (*Carduus thoeimeri*) получены Даудом и Коком [Doud, Kok, 1981], которым такая картина представляется довольно неожиданной.

Естественно, не все личинки, живущие в одном соцветии, доживают до стадии куколки. В одну корзинку *Oporordum bracteatum* самка *Larinus latus* Herbst, 1783 может отложить до 13 яиц, но развиваются в соцветии лишь 3–5 личинок [Gültekin et al., 2003]. Предполагаемые причины – усыхание соцветия, влияние хищников и паразитов, отделенность некоторых яиц от цветков, межвидовая конкуренция [Briese, 1996].

У *Lixus obesus* Petri, 1904 личинка питается семянками в плодах ферулы *Prangos uloptera* (Apiaceae) [Gültekin, 2005]. Здесь в одной семенной капсуле могут начать развитие несколько личинок, но лишь

одна из них достигает стадии имаго. По-видимому, это объясняется тем, что плоды невелики и каждый находится на обособленной цветоножке; поэтому личинки не в состоянии перебраться из одного плода в другой.

Галлообразование в соцветиях (как, например, у многих двукрылых – *Cynipidae*, *Tephritidae*) для ликсин неизвестно.

Судя по данным таблицы 4, более крупные виды ликсин-антокарпофагов развиваются в более крупных соцветиях. В корзинках *Cirsium ukrainicum* и *Carduus thoeimeri* могут завершить развитие либо несколько личинок более мелких видов, либо одна-две более крупных видов; а в маленьком соцветии *Centaurea trichocephala* или *Carduus uncinatus* – лишь одна личинка мелкого вида.

Примечательно, что в региональной фауне нет ликсин, развивающихся в очень мелких соцветиях. Например, многие виды *Larinus* связаны с васильками (*Centaureae*), но *C. diffusa* ими «не освоен». Причина, возможно, кроется в том, что средний диаметр его соцветия 2.2 мм, а длина тела самых мелких ларинусов региональной фауны 5–7 мм (*L. obtusus* Gyllenhal, 1835, *L. minutus* Gyllenhal, 1835, *L. centaurii* Olivier, 1807).

Фауст [Faust, 1890] сообщает, что “из китайских семян *Artemisia cina*” он вывел и описал как новый для науки вид жука *Larinus liliputanus* Faust, 1890 длиной 3.4 мм и шириной 2 мм. Видимо, имелась в виду все же не “семена”, а отцветшие корзинки с плодами цитварной полыни *Artemisia cina* Berg ex Poljak, поскольку семена этого растения (как и других полыней) слишком малы – немногим более 1 мм в диаметре.

Вся жизнь личинки проходит в одном соцветии, поэтому для самки крайне важно оценить пищевые запасы, наличие других яйцекладок. Показано, что самка *Rhinocyllus conicus* действительно способна регулировать число отложенных на соцветие яиц, учитывая его “вместимость” [Zwölfer, 1985; цит. по: Zwölfer, 1987].

Сравним потребительские качества различных органов растений для ликсин.

Очевидно, что для свободно живущих имаго листья служат оптимальной едой: обильной, доступной, длительно существующей, легко потребляемой и высоко питательной. Пожалуй, лишь семена превосходят их по трофической ценности (но уступают в остальном). Листья не ограничивают перемещения питающихся ими фитофагов. Впрочем, эта открытость имеет и обратную сторону: потребители листьев слабо защищены от врагов и иных неблагоприятных факторов среды. Последнее особенно важно для личинок, ведь они более уязвимы, чем имаго. Поэтому среди личинок ликсин нет живущих открыто. Достаточно крупные размеры не позволяют им развиваться и в толще листовой пластинки. Их средой обитания стали корни (или ризосфера), стебли и генеративные органы растений.

Цветок, плод, семя, подобно листьям, доступны и питательны (особенно высока кормовая ценность семян). Питательность же личиночного корма может заметно повлиять на сроки преимагинального развития. Неудивительно, что личинка *Microlarinus lypriformis*, поедающая ткани стебля и корня, развивается на 12–14 дней дольше, чем личинка близкого вида –

антокарпофага *M. lareynii* [Kirkland, Goeden, 1978a]. В некоторой степени генеративные органы предоставляют эндобионтам и защиту (от врагов, высокой температуры и т.п.). Однако размеры их невелики, а личинки ликсин лишены возможности перемещаться с одного соцветия на другое. Соцветия к тому же существуют лишь небольшую часть вегетационного сезона. Их доступность и питательность привлекают множество фитофагов-конкурентов, а ограниченность ресурса в пространстве и времени делает конкуренцию особенно жесткой.

Корень и стебель также имеют для их потребителей ряд достоинств: ими можно кормиться длительно (корень многолетних растений – ресурс, доступный круглый год!). Здесь меньше конкурентов и врагов, есть условия для зимовки. В то же время корней труднее достичь, ризофаг оказывается ограниченным в перемещении (эктобионт – ризосферой, эндобионт – стенками корня). Процесс потребления затрудняют развитые довольно сильно механические ткани и более плотные клеточные оболочки. Попадание внутрь корня или стебля, перемещение сквозь плотные ткани, выход в конце развития наружу – все это требует затрат. У ризофагов взрослым жукам нужно еще и выбраться на поверхность почвы.

Таким образом, использование каждого из ресурсов сулит фитофагам как безусловные выгоды, так и немалые проблемы. Ликсины решают эти проблемы несколькими путями: 1) их фенология четко синхронизирована с фенологией кормовых растений; 2) конкуренция ослабляется углублением специализации в использовании ресурса; 3) самки, по крайней мере, некоторых видов, способны определять «яйцевую нагрузку» в месте потенциальной яйцекладки.

Не исключено также, что мощный грызущий ротовой аппарат личинок позволяет им уничтожать конкурентов при физическом контакте и потреблять пищу более интенсивно, чем они.

Благодарности

Эта работа не была бы выполнена, если бы не всесторонняя поддержка, оказанная мне покойными Владимиром Гдаличем Долиным и Маргаритой Ервандовной Тер-Минасян. Автор склоняет голову перед их светлой памятью.

Литература

Ангелов П. 1978. Фауна на България. Т. 7. Coleoptera, Curculionidae. 2. Brachyderina, Brachycerinae, Tanymecinae, Cleoninae, Curculioninae, Myorrhyninae. София: БАН. 234 с.

- Арзанов Ю.Г. 2007. Особенности морфологического строения голоотрубки и кормовые связи долгоносиков подсемейства Lixinae (Coleoptera, Curculionidae) // Кавказский энтомол. бюл. 3(1): 51–62.
- Воловник С.В. 1984. Видовой состав и распространение клеонин (Coleoptera, Curculionidae, Cleoninae) степной зоны Украины // Вестник зоологии. 6: 39–43.
- Воловник С.В. 2007. О распространении и экологии некоторых видов долгоносиков-клеонин (Coleoptera, Curculionidae). IV. Род *Lixus* F., подрод *Eulixus* Reitt. // Энтомол. обозр. 86(3): 521–531.
- Плохинский Н.А. 1980. Алгоритмы биометрии. М.: изд-во Моск. ун-та. 150 с.
- Тер-Минасян М.Е. 1936. К познанию фауны жуков, связанных со сложноцветными в Государственном степном заповеднике «Чапли» (Аскания-Нова) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР 3: 429–438.
- Тер-Минасян М.Е. 1967. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae фауны СССР. Цветожилы и стеблееды (триба Lixini). Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР. Вып. 95. Л.: Наука. 142 с.
- Фабр Ж.А. 1905. Инстинкт и нравы насекомых. Т. 2. СПб: изд-во А.Ф. Маркса. 607 с.
- Фасулати К.К. 1971. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: Высш. шк. 424 с.
- Briese D.T. 1996. Oviposition choice by the *Onopordum capitulum* weevil *Larinus latus* (Coleoptera, Curculionidae) and its effect on the survival of immature stages // Oecologia. 105: 464–474.
- Doud P.F., Kok L.T. 1981. Impact of larval crowding on survival of *Rhinocyllus conicus* (Coleoptera: Curculionidae) // Environ. Entomol. 10(4): 472–473.
- Faust J. 1890. Beschreibung neuer Rüsselkäfer aus China // Deut. Entomol. Zeitschr. 34(2): 257–263.
- Fremuth J. 1982. Cleoninae aus der Türkei und den angrenzenden Gebieten (Coleoptera: Curculionidae) // Entomol. Abh. Staatl. Tierkunde Dresden. 46(2): 239–258.
- Gültekin L. 2005. New ecological niche for weevils of the genus *Lixus* Fabricius and biology of *Lixus obesus* Petri (Coleoptera: Curculionidae, Lixinae) // Weevil News. 24: 3 p. (<http://www.curci.de/Inhalt.html>).
- Gültekin L. 2006. Host plant range and biology of *Lixus nordmanni* Hochhut (Coleoptera, Curculionidae) on hogweed *Heracleum L.*, in eastern Turkey // J. Pest Contr. 79: 23–25.
- Gültekin L. 2008. Taxonomic review of the stem-inhabiting trehalo-constructing *Larinus* Dejean, 1821 (Coleoptera: Curculionidae): New species, systematics and ecology // Zootaxa. 1714: 1–18.
- Gültekin L., Şaban G., Nikulina O.N. 2003. The life history of the capitulum weevil, *Larinus latus* (Herbst) (Coleoptera, Curculionidae) // New Zealand J. Agricult. Research. 46: 271–274.
- Hattendorf J., Hansen S.O., Reznik S.Ya. 2006. Herbivore impact on *Heracleum mantegazzianum* in its native range // Environmental Entomology. 35(4): 1013–1020.
- Kirkland R. E., Goeden R.D. 1978a. Biology of *Microlarinus lareynii* (Col.: Curculionidae) on puncturevine in Southern California // Annals Ent. Soc. America. 71(1): 13–18.
- Kirkland R. E., Goeden R.D. 1978b. Biology of *Microlarinus lypriformis* (Col.: Curculionidae) on puncturevine in Southern California // Annals Ent. Soc. America. 71(1): 65–69.
- Sobhian R., I. Tunç, F. Erler. 1999. Preliminary studies on the biology and host specificity of *Aceria salsolae* DeLillo and Sobhian (Acari, Eriophyidae) and *Lixus salsolae* Becker (Col., Curculionidae), two candidates for biological control of *Salsola kali* R. // J. Appl. Entomol. 123(4): 205–210.
- Zwölfer H. 1987. A. Species richness, species packing and evolution in insect-plant systems // Ecol. Studies. 61: 301–319.
- Zwölfer H., Brandle R. 1989. Niches and size relationships in Coleoptera associated with Cardueae host plants: adaptations on resource gradients // Oecologia. 78: 60–68.