

УДК 595.768.12

## АНТОФАГИЯ ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

© 2010 г. А. О. Беньковский

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

e-mail: bienkowski@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.12.2008 г.

В естественных и лабораторных условиях достоверно установлена антофагия имаго *Donacia bicolora*, *D. brevitarsis*, *D. obscura*, *D. thalassina*, *Plateumaris discolor*, *Cryptocephalus laetus*, *C. sericeus*, *C. solivagus*, *Labidostomis longimana*, *Hydrothassa marginella*, *Phaedon concinnus*, *Galerucella nymphaeae*, *Neocrepidodera femorata*, *Altica oleracea*, *Aphthona lutescens*, *Longitarsus pellucidus* и личинок *Entomoscelis adonidis*, *H. marginella*, *G. nymphaeae*, впервые для всех видов, кроме *P. discolor*, *L. longimana* и *C. sericeus*. Изучены ротовые части имаго листоедов-антофагов. Мандибулы и максиллы у рассмотренных видов *Donacia* и *Plateumaris* несут специальные приспособления для поедания пыльцы. Обсуждаются вопросы экологии видов и эволюции антофагии.

Большинство листоедов (Chrysomelidae) на взрослой стадии питаются листьями, личинки в основном листьями, корнями, детритом или растительным соком. Питание листоедов цветками (антофагия) рассматривается как редкое явление (Гринфельд, Исси, 1958; Медведев, Рогинская, 1988). В различных публикациях содержатся отрывочные и не всегда достоверные сведения о поедании листоедами частей цветка. Одна из задач настоящей работы – анализ литературных данных. Наряду с этим проведены оригинальные наблюдения и эксперименты, доказана антофагия для имаго 16 и личинок трех видов, относящихся к 13 родам из шести подсемейств листоедов. Изучено строение ротового аппарата жуков-листоедов, питающихся пыльцой.

В литературе описаны многочисленные случаи нахождения на цветках жуков-листоедов, преимущественно, видов из подсемейств Donaciinae, Criocerinae, Clytrinae и Cryptocephalinae (например, Woodruff, 1913; Якобсон, 1931; Goecke, 1935; Хнзорян, 1954; White, 1993).

Достоверно выявленные случаи антофагии встречаются реже. Ловелл (Lovell, 1915) упоминает имаго *Crioceris asparagi* (Linnaeus) как потребителей цветков спаржи (*Asparagus*), имаго *Odontota dorsalis* (Thunberg) – цветков робинии (*Robinia*), а имаго и личинок колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* (Say)) – цветков картофеля (*Solanum tuberosum*). Хоффман (Hoffman, 1940) сообщает о питании взрослых особей *Donacia pubescens* LeConte в колосках камыша (*Scirpus occidentalis*), а имаго *D. piscatrix* Lacordaire – в цветках кувшинки (*Nymphaea advena*). Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1943) и Хнзорян (1954) отмечают питание имаго отдельных видов радужниц (Donaciinae), в

первую очередь *Plateumaris discolor* (Panzer), пыльцой и другими частями цветка ириса (*Iris*), камыша и осоки (*Carex*). Монрос (Monros, 1954) отметил поедание пыльцы неопределенного растения из семейства сложноцветных (Asteraceae) жуками *Aulacoscelis candezei* Chapuis. Эрбер (Erber, 1969) наблюдал питание имаго *Cryptocephalus sericeus* (Linnaeus), *C. aureolus* Suffrian, *C. hypochaeridis* (Linnaeus), *C. violaceus* Laicharting и *C. fulvus* Goeze в цветках различных растений. Имаго *Syneta adamsi* Baly помимо листьев бересклета (*Betula*) (основное кормовое растение) в массе поедают цветки розоцветных – смородины (*Ribes*) и крыжовника (*Grossularia*) (Медведев, 1972; Дубешко, Медведев, 1989), а также потребляют пыльцу злаков (Poaceae), маревых (Chenopodiaceae) и сложноцветных (Peiyu et al., 1996). Чернов (1973) сообщает о питании личинок *Hydrothassa hannoveriana* (Fabricius) лепестками, пыльниками и завязями лютика (*Ranunculus borealis*). *Phyllotreta albionica* (LeConte) объедает лепестки ярутки (*Thlaspi alpestre*) (Peterson, 1977). Гринфельд и Исси (1958), Гринфельд (1978) изучали под микроскопом содержимое кишечника жуков, найденных на цветках. Они доказали питание пыльцой имаго *Cryptocephalus sericeus*, *C. violaceus* и *Smaragdina salicina* (Scopoli). У названных видов листоедов кишечник был плотно набит пыльцевыми зернами, к которым у *S. salicina* примешивались остатки растительных тканей. Зайцев (1982) сообщает о питании имаго *Plateumaris weisei* Duvinier пыльниками осоки. *Pyrgoides dryops* (Blackburn) питается пыльцой акации (*Acacia leiocalyx*) (Hawkeswood, 1983). Личинки *Lema pectoralis* Baly объедают цветки орхидеи каланте (*Calanthe*), не потребляя никакой другой пищи, а жуки питаются цветками и листьями (Зайцев, 1985). Зайцев (1988) исследо-

вал поведение имаго *Orsodacne cerasi* (Linnaeus) при питании пыльцой, несозревшими пыльниками и нектаром сныти (*Aegopodium podagraria*), описал строение ротового аппарата жуков, способствующее сбору пыльцы. Имаго *O. cerasi* также повреждают завязи и другие части цветка вишни (*Cerasus*), сливы (*Prunus*), боярышника (*Crataegus*) и рябины (*Sorbus*). Подобным образом вредят вишне и сливе *O. lineola* (Panzer) (Великань, и др., 1984). Медведев и Рогинская (1988) к списку листоедов, поедающих цветки, добавляют имаго родов *Nodina* Motschulsky, *Hesperi* Weise и *Nonarthra* Baly и факультативно — личинок *Chrysolina fastuosa* (Scopoli). По сообщению Дубешко и Медведева (1989), имаго *Labidostomis longimana* (Linnaeus) повреждают цветки клевера (*Trifolium*); *Cryptoccephalus lateralis* Suffrian поедают пыльцу чертополоха (*Carduus*) и пиретрума (*Pyrethrum*). Самуэльсон (Samuelson, 1989) исследовал пищеварительный канал у представителей большого числа родов листоедов-блошек (Halticinae) и нашел кишечник, заполненный пыльцой, только у нескольких видов *Nonarthra* и *Arsipoda* Erichson. Уайлт (White, 1993) сообщает о питании имаго *Oulema laticollis* White лепестками традесканции (*Tradescantia*). Имаго *Carpophagus banksiae* M'Leay и некоторых других австралийских Sagrinae питаются пыльцой мirtовых (Myrtaceae) и бобовых (Fabaceae) (Reid, 1995). Имаго *Diabrotica virgifera* LeConte — опасного американского вредителя кукурузы (*Zea mays*), недавно проникшего в Европу, обгрызают метелки мужских и столбики женских соцветий, молодые початки, а также листья. После увидания метелок жуки продолжают питаться пыльцой злаков, в том числе пшеницы (*Triticum*), сложноцветных, в том числе подсолнечника (*Helianthus*), бобовых и тыквенных (Cucurbitaceae) (Ижевский, 1995; Ижевский, Жимерикин, 2003). Жуки других видов рода *Diabrotica* Chevrolat потребляют пыльцу разных растений, в том числе злаков, сложноцветных и тыквенных (Eben, 1999). Личинки *Palophagus bunyae* Kuschel развиваются в спорофиллах мужских стробил голосеменных из рода *Araucaria*, питаются тканями спорофилла и пыльцой; взрослые насекомые по строению ротовых частей сходны с другими специализированными потребителями пыльцы (Гринфельд, 1978; Kuschel, May, 1996). Личинки *Lilioce-ris lili* (Scopoli) вредят культурным лилейным, объедая наряду с листьями и стеблями также цветки лилии (*Lilium*) и рабчика (*Fritillaria*), в том числе завязи пестиков (Salisbury, 2008).

Автор настоящей статьи собирал материал в 1989–2008 гг. в разных регионах европейской части России и в Краснодарском крае. Наблюдения проводились в естественных условиях и в садках с

побегами кормового растения. Образцы растений с погрызами цветков гербаризированы.

### Экспериментальные данные

*Donacia bicolora* Zschach (Московская обл.). Жуки грызут листья ежеголовника прямого (*Spar-ganium erectum*), на корнях которого развиваются личинки (Bieńkowski, Orlova-Bienkowska, 2004). Помимо этого, жуки встречаются в соцветиях камыша лесного (*Scirpus sylvaticus*); в садке объедали колосковые чешуи и пыльники.

*Donacia brevitarsis* Thomson (Московская обл.). Жуки собраны на колосках осоки пузырчатой (*Carex vesicaria*), на корнях которой развиваются личинки (Bieńkowski, Orlova-Bienkowska, 2004); в садке обгрызали нераскрывшиеся пыльники мужских колосков.

*Donacia obscura* Gyllenhal (Московская обл.). Жуки собраны на колосках осоки вздутой (*C. ros-trata*), на корнях которой развиваются личинки (Bieńkowski, Orlova-Bienkowska, 2004). В садке жуки питались на мужских колосках: захватывали мандибулами и отгибаю цветковые чешуи, обгрызали нераскрывшиеся пыльники.

*Donacia thalassina* Germar (Московская обл.). Жуки собраны на колосках ситняга болотного (*Eleocharis palustris*), на корнях которого развиваются личинки (Bieńkowski, 1993, 1996). В садках жуки погружали голову под чешуйку цветка, съедали нераскрывшиеся пыльники, обгрызали по краю цветковую чешую, также объедали пыльцу, прилипшую к рыльцам пестика, пропуская эти волосовидные рыльца между своими верхними челюстями, не перегрызая их.

*Plateumaris discolor* (Panzer) (Московская обл.). Жуки собраны на колосках ситняга болотного. В садке питались на колосках этого растения способом, описанным выше для *D. thalassina*. Личинки этого вида развиваются на корнях осоки (Bieńkowski, 1993; Bieńkowski, Orlova-Bienkowska, 2004).

*Cryptoccephalus laetus* Fabricius (Саратовская обл.). Жуки собраны на соцветиях крестовника (*Sene-cio*), в садке объедали венчики ложножаечниковых цветков. Жуки располагались на наружной стороне соцветия или на корзинке сверху, грызли боковой край сростнолепестного венчика от вершины к его основанию. Самки иногда обгрызали цветки во время спаривания.

*Cryptoccephalus sericeus* (Linnaeus) (Саратовская обл.). Жуки собраны на соцветиях мордовника (*Echinops*), в садке объедали с края венчики, также выгрызали сбоку трубку цветка и основание корзинки.

*Cryptocephalus solivagus* Leonardi et Sassi (Мордовия). Жуки собраны на соцветиях тысячелистника обыкновенного (*Achillea millefolium*) и цветках репешка обыкновенного (*Agrimonie eupatoria*). В садке на тысячелистнике жуки поедали преимущественно средние цветки (с желтой пыльцой) простых соцветий: обгрызали пыльцу с раскрывшихся пыльников вместе с самими пыльниками и тычиночными нитями, в меньшей мере – околоцветники пестичных цветков и венчики наружных цветков корзинки. На цветках репешка жуки обгрызали лепестки, съедали тычиночные нити и пестики.

*Labidostomis longimana* (Linnaeus) (Мордовия). Жуки собраны на щавеле кислом (*Rumex acetosa*), где они обгрызали соцветия. В садке питались только самки, в том числе во время спаривания. Жуки съедали рыльца пестиков, а затем остальные части цветка почти без остатка и поглощали каплю жидкости, вытекающую из растения на месте съеденного цветка. Взрослые особи этого вида – полифаги, как кормовые растения в литературе отмечены клевер (*Trifolium*), солодка (*Glycyrhiza*), лядвенец (*Lotus*), ива (*Salix*), тополь (*Populus*), фисташка (*Pistacia*) и виноград (*Vitis*) (Медведев, Рогинская, 1988).

*Entomoscelis adonidis* (Pallas) (Саратовская обл.). В природе и садке личинки объедали пестики и лепестки в цветках адониса (*Adonis*).

*Hydrothassa marginella* (Linnaeus) (Карелия). Жуки собраны в цветках лютика ползучего (*Ranunculus repens*), в садках объедали лепестки (рис. 1, 4), а также листья. Личинки младших возрастов в природе выгрызали мякоть листьев, а личинки старших возрастов встречались только в цветках, где сильно объедали лепестки, завязь и цветоложе (подтверждено в садках).

*Phaedon concinnus* Stephens (Карелия и Мурманская обл.). В рассматриваемом регионе основное кормовое растение этого вида – триостренник приморский (*Triglochin maritima*). На нем *Ph. concinnus* проходит полный цикл развития, личинки и взрослые особи питаются листьями (Bieńkowski, 1995). Помимо этого, в природе и садках жуки обгрызали колоски триостренника, цветки и листья подорожника морского (*Plantago salsa*) и ложечницы арктической (*Cochlearia arctica*), а также лепестки лютика ползучего (рис. 1, 3). Лютиковые (*Ranunculaceae*) присутствуют в списке кормовых растений *Ph. concinnus* (Медведев, Рогинская, 1988). Но в Мурманской обл. и Карелии питание листьями этого растения не было отмечено ни для имаго, ни для личинок. Здесь лютик должен быть отнесен только к дополнительным кормовым растениям имаго.

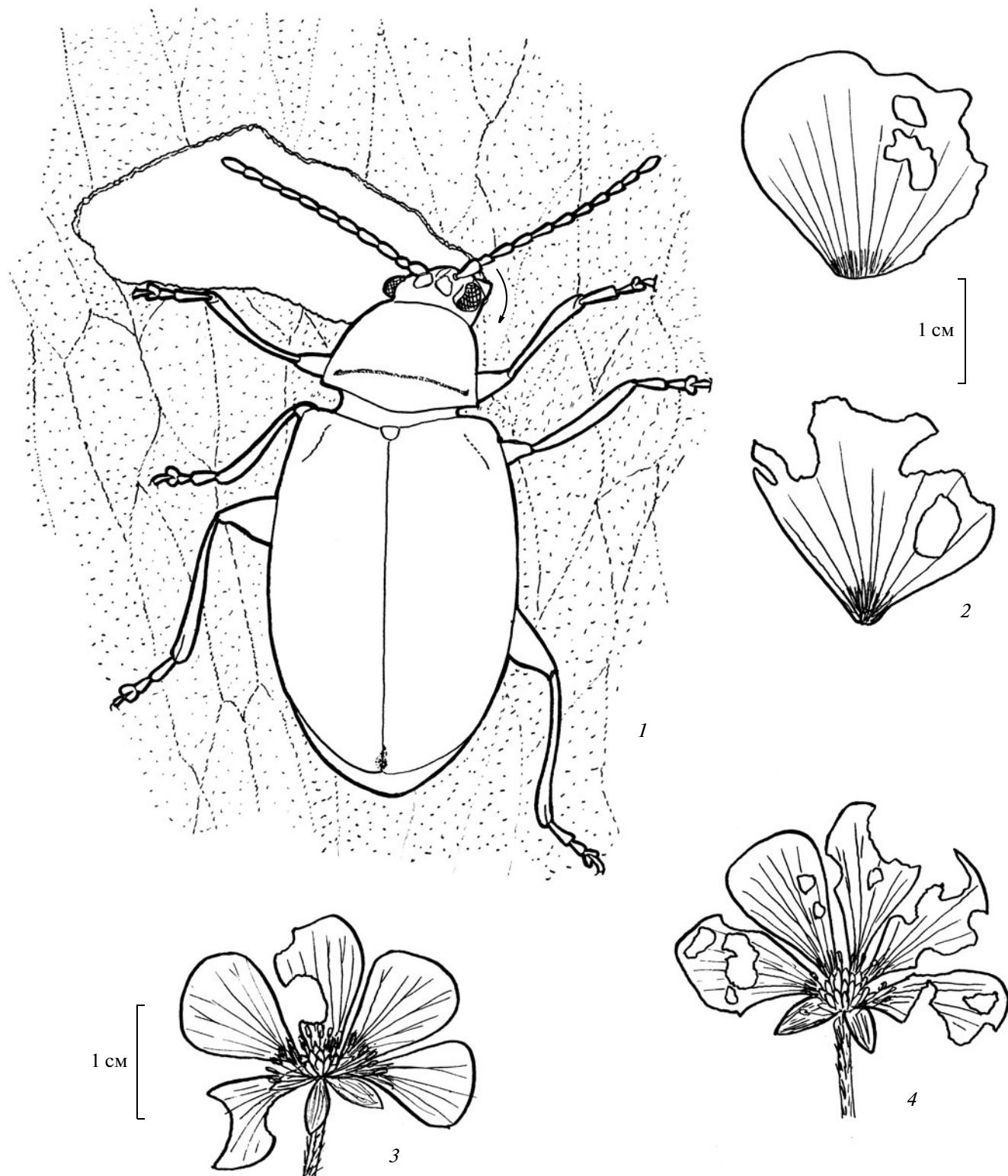
*Galerucella nymphaeae* (Linnaeus) (Московская обл.). В природе жуки и личинки питаются листьями и цветками кубышки желтой (*Nuphar lutea*) и кувшинки белоснежной (*Nymphaea candida*). В цветках кубышки особи *G. nymphaeae* выгрызают в вершинной половине чашелистиков погрызы неправильной формы, большей частью сквозные, иногда съедают чашелистики без остатка в вершинной 1/2–2/3, сгрывают рыльце пестика на 1/4–1/3 его поверхности, выгрызают глубокие канавки на боках пестика, съедают также нераскрывшиеся пыльники, а на цветоножке в надводной части оставляют крупные погрызы неправильной формы. В цветках кувшинки жуки и личинки *G. nymphaeae* обгрызают насквозь чашелистики и наружные лепестки, а внутренние лепестки прогрызают насквозь или полностью объедают в вершинной 1/3, толстые основания тычинок прогрызают насквозь, съедают пыльники. Сильно поврежденные цветы кубышки и кувшинки увядают. В садках погрызы, оставленные жуками и личинками, имели такой же вид, как в природе.

*Neocrepidodera femorata* (Gyllenhal) (Карелия). Жуки собраны в укосах сачком на морских побережьях и заболоченных лугах, а также в цветках лютика ползучего. В садках были предложены все растения из мест нахождения *N. femorata*. Жуки грызли листья осота (*Sonchus humilis*), очанки (*Euphrasia*) и погремка (*Rhinanthus*), объедали лепестки лютика; повреждений листьев последнего не отмечено. Ранее как кормовые растения были указаны губоцветные (*Galeopsis*, *Galeobdolon*) (Медведев, Рогинская, 1988).

*Altica oleracea* (Linnaeus) (Мордовия). Жуки собраны на ослиннике двулетнем (*Oenothera biennis*), лепестки и листья которого несли сквозные погрызы. В садке жуки прогрызали крупные отверстия в лепестках (рис. 1, 2). Жук располагался на плоскости лепестка (рис. 1, 1), поворачивал голову относительно продольной оси так, что мандибулы охватывали лепесток: одна сверху, другая снизу. Жук делал серию укусов, поворачивая голову вправо или влево. Закончив серию укусов, перемещался немного вперед, наползая на погрыз, продолжал грызть лепесток. Жуки также грызли нераспустившиеся цветки, свернутые в трубку.

*Aphthona lutescens* (Gyllenhal) (Мурманская обл.). В природе и садке жуки сильно объедали лепестки морошки (*Rubus chamaemorus*), выгрызали мякоть чашелистиков, а также листьев, оставляя жилки. Ранее как кормовое растение был отмечен дербенник иволистный (*Lythrum salicaria*) (Медведев, Рогинская, 1988).

*Longitarsus pellucidus* (Foudras) (Краснодарский край). Жуки собраны на выонке (*Convolvulus*), в



**Рис. 1.** Питание лепестками цветков у имаго листоедов: 1 – питание *Altica oleracea* на лепестке ослинника двулетнего, 2–4 – погрызы лепестков (2 – ослинник двулетний с погрызами *A. oleracea* в садке, 3 – лютик ползучий с погрызами *Phaedon concinnus* в природе, 4 – лютик ползучий с погрызами *Hydrothassa marginella* в садке).

садке объедали лепестки, оставляя замкнутые сквозные погрызы с неровным краем, более крупные, чем сам жук.

Итак, антофагия, по литературным данным и данным автора, отмечена у 28 видов листоедов европейской части России и европейских стран

Фенологические явления имаго листоедов и их кормовых растений в Московской обл. (по I–III декадам)

Фенологические явления	Май		Июнь			Июль			Август			Сентябрь	
	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	
Лёт <i>Donacia obscura</i>	+	+											
Цветение <i>Carex rostrata</i>	+	+											
Лёт <i>Donacia thalassina</i>			+	+	+								
Цветение <i>Eleocharis palustris</i>			+	+	+	+	+						
Лёт <i>Donacia clavipes</i>		+	+	+	+	+	+						
Цветение <i>Phragmites australis</i>								+	+	+	+	+	+

Ближнего зарубежья, что составляет 4.3% от общего числа видов, обитающих на этой территории (Bieńkowski, 2004). Столь малая доля потребителей цветков может быть следствием недостаточной изученности образа жизни листоедов. Не исключено развитие у растений защитных механизмов против поедания цветков, например отпугивающего запаха (Хнзорян, 1954), так как от повреждения генеративных органов растения страдают сильнее, чем от уничтожения части листвы (Танский, 1988).

Для большинства изученных видов питание частями цветка является дополнением к основному рациону – листьям. В некоторых случаях жуки потребляют пыльцу или обгрызают лепестки даже тех видов растений, листья которых не служат им пищей, и на которых не развиваются их личинки. Это относится к *D. bicolora*, *Plateumaris discolor*, *Phaedon concinnus*. В этой связи особый интерес представляет питание цветками имаго листоедов-радужниц. Среди них *D. thalassina*, *D. obscura* и *D. brevitarsis* питаются исключительно пыльцой растений, на корнях которых развиваются их личинки (Bieńkowski, Orlova-Bienkowska, 2004). Многолетние наблюдения автора в Московской обл. показали, что даже при высокой численности жуков этих видов в местах их обитания отсутствуют повреждения вегетативных органов растений; период лёта жуков короткий и совпадает с периодом цветения кормовых растений (таблица). Такую же синхронность отметил Хоффман (Hoffman, 1940) для питающихся пыльцой североамериканских *D. pubescens* LeConte и *D. piscatrix* Lacordaire. Этого нельзя сказать о видах, потребляющих только листья (например, *D. clavipes*), – у них период лёта может не совпадать с периодом цветения кормового растения (таблица).

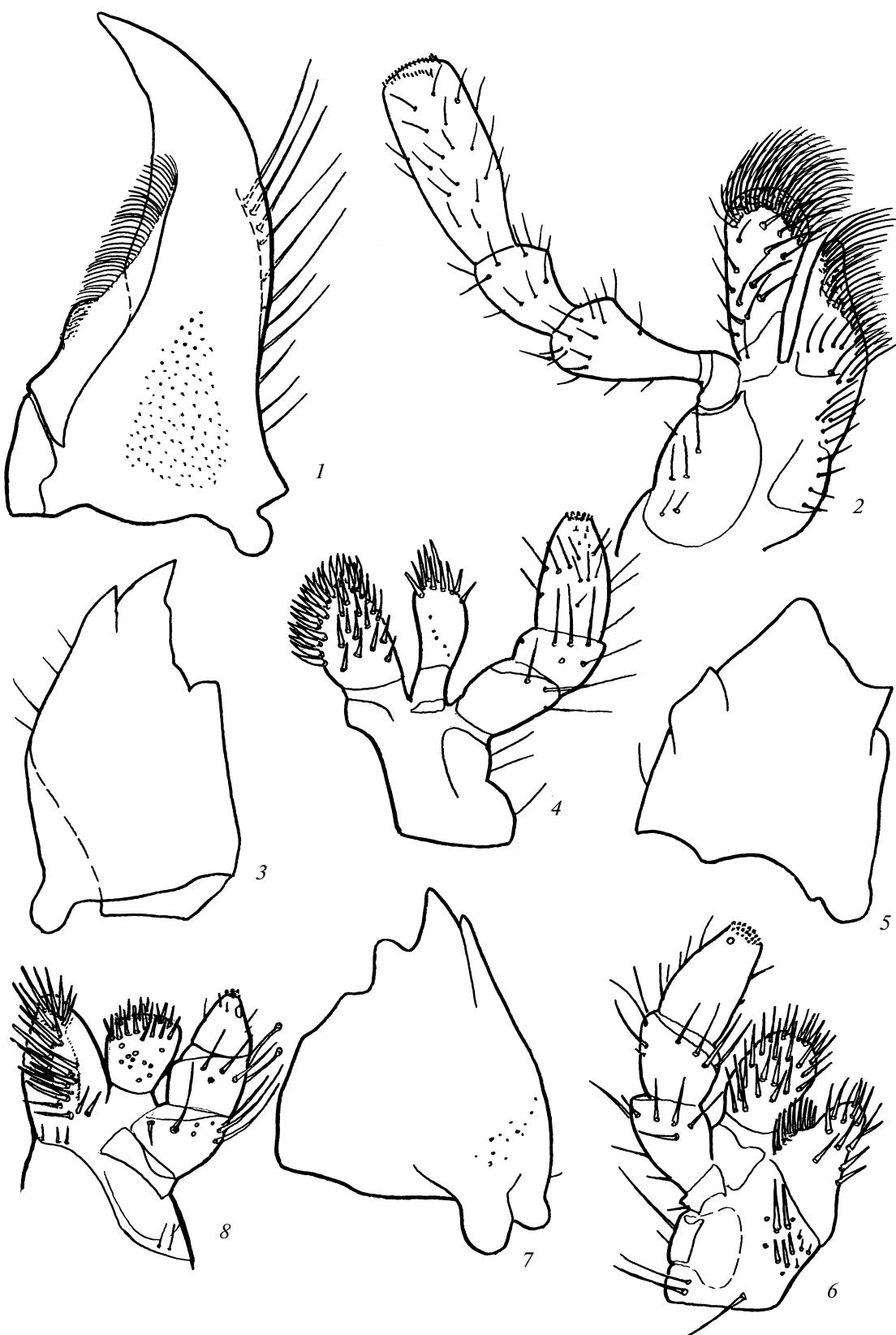
### Морфологические данные

Челюстной аппарат имаго листоеда *Orsodacne cerasi* приспособлен для поедания пыльцы и несет

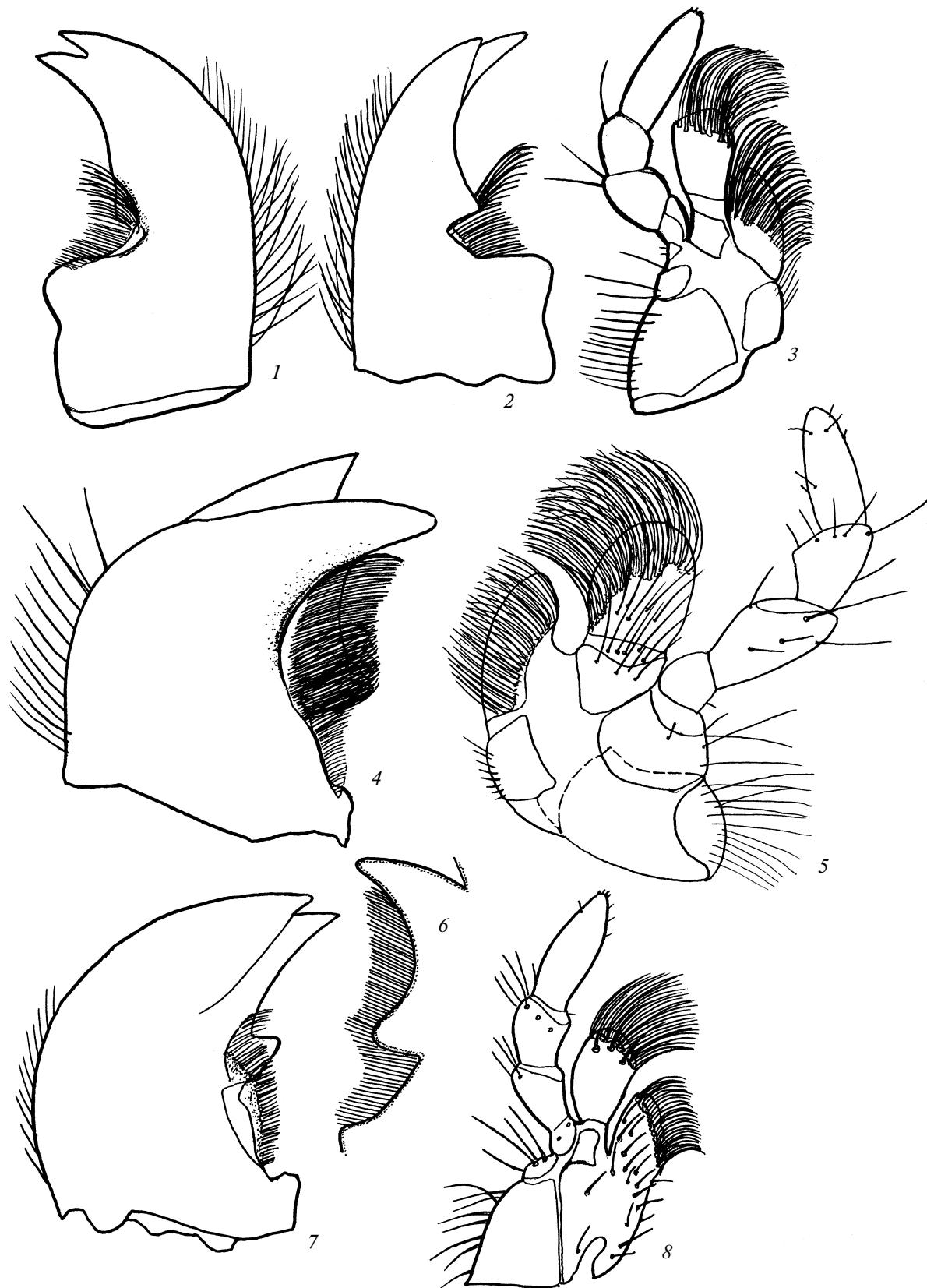
черты сходства с таковым других жуков, питающихся пыльцой (горбатки, усачи, узконадкрылки, пыльцееды, божьи коровки) (Гринфельд, 1978; Зайцев, 1988). Автор исследовал строение ротового аппарата листоедов – радужниц (*Donaciinae*), питающихся одной только пыльцой (*Donacia thalassina*, рис. 3, 1–3 и *Plateumaris discolor*, рис. 3, 7, 8), пыльцой и листьями (*D. bicolora*), только листьями (*D. clavipes*, рис. 3, 4–6), и для сравнения – *O. cerasi* (рис. 2, 1, 2). У всех этих видов найдены приспособления для поедания пыльцы, аналогичные описанным Гринфельдом (1978) и Зайцевым (1988). От нижнего края мандибулы у радужниц отходит склеротизованная лопасть, усаженная по краю густыми длинными щетинками (служит для сбора созревшей пыльцы). У основания нижнего края мандибулы имеется площадка, служащая для перетирания пыльцевых зерен. Лопасти максиллы (галея и лациния) несут на концах густые кисточки из длинных щетинок, которые принимают участие в сборе пыльцы. В то же время у жуков *Cryptocephalus lateralilis*, *C. sericeus*, *C. solivagus* (рис. 2, 5, 6), *C. violaceus*, *Diabrotica virgifera*, *Galerucella nymphaeae* (рис. 2, 7, 8), *Smaragdina salicina*, *Syneta adamsi* (рис. 2, 3, 4), которые также поедают пыльцу, мандибулы не имеют лопастей со щетинками, а лопасти максилл несут только короткие толстые щетинки.

### Эволюция антофагии

Как показано выше, у имаго листоедов-радужниц, как питающихся пыльцой, так и не питающихся ею, в строении мандибул и максилл обнаружены специальные приспособления для поедания пыльцы. Это позволяет предположить, что у радужниц, эволюционно примитивной группы листоедов (Reid, 1995), питание пыльцой первично, а листьями – вторично. Примечательно, что среди растений, пыльцу которых потребляют ра-



**Рис. 2.** Ротовые части имаго листоедов: 1–2 – *Orsodacne cerasi* (1 – левая мандибула с внутренней стороны, 2 – максиля), 3–4 – *Syneta adamsi* (3 – правая мандибула с внутренней стороны, 4 – максиля), 5–6 – *Cryptocephalus solivagus* (5 – левая мандибула с внешней стороны, 6 – максиля), 7–8 – *Galerucella pumphaea* (7 – левая мандибула с внутренней стороны, 8 – максиля).



**Рис. 3.** Ротовые части имаго листоедов: 1–3 – *Donacia thalassina* (1 – левая мандибула с внутренней стороны, 2 – то же с внешней стороны, 3 – максилла), 4–5 – *D. clavipes* (4 – правая мандибула с внутренней стороны, 5 – максилла, 6 – режущий край правой мандибулы с внешней стороны), 7–8 – *Plateumaris discolor* (7 – правая мандибула с внутренней стороны, 8 – максилла).

дужницы, большинство составляют ветроопыляемые. Как установил Порш (Porsch, 1956), среди потребителей пыльцы ветроопыляемых растений преобладают именно эволюционно примитивные группы из разных семейств жуков. С другой стороны, специализированное строение ротового аппарата у радужниц не препятствует поеданию растительных тканей. Большинство современных представителей этой группы едят листья (Goecke, 1935; Hoffman, 1940; Беньковский, 2009). Эволюционный переход радужниц к питанию растительными тканями позволил стать менее зависимыми от периода цветения кормового растения.

Предполагают, что наиболее древние листоеды питались пыльцой (как это делают некоторые современные представители эволюционно примитивных подсемейств Palophaginae, Orsodacninae, Aulacoscelidinae, Sagrinae, Donaciinae) (Samuelson, 1994; Reid, 1995). Переход к поеданию листьев покрытосеменных растений привел к возникновению разнообразных современных групп листоедов. По Кирейчуку (Kirejtshuk, 1983), в эволюционно продвинутых группах листоедов (к таковым относят Cryptocephalinae, Clytrinae, Chrysomelinae Galerucinae и Halticinae), в отдельных случаях происходит возврат к антофагии. К этому можно добавить, что у представителей эволюционно продвинутых групп, не обладающих специальными приспособлениями для сбора пыльцы, антофагия заключается большей частью в обгрызании чешуек, лепестков и пестиков, а ротовые части работают при этом так же, как при поедании листьев. Способ переваривания пыльцы листоедами из этих групп до настоящего времени не изучен (Samuelson, 1994).

Что касается личинок листоедов, то даже дополнительное питание в цветках — малоизвестный факт, а для личинок *Hydrothassa marginella*, *Entomoscelis adonidis* и *Galerucella pumphaea* антофагия, очевидно вторичная, установлена впервые.

### Экологическое значение поедания цветков

Лоэв (Loew, 1895) разделил жуков, посещающих цветки, на три экологические группы. К первой он отнес виды, имеющие приспособления для питания нектаром и играющие роль опылителей. Виды из второй группы в малой степени участвуют в опылении, а морфологические приспособления для добывания нектара у них неочетливые или отсутствуют. Наконец, третья группа объединяет виды, которые вредят цветкам, объедая их. Данные автора позволяют заключить, что антофагия встречается в разных подсемействах и родах листоедов, а разные виды занимают места во всех трех вышеназванных экологических

группах. Виды, которые поедают только пыльцу, очевидно приносят растению больше пользы, чем вреда, участвуя в опылении, даже если жуки при этом потребляют часть незрелых пыльников. К этой группе принадлежат изученные автором представители подсемейства Donaciinae и рода *Cryptocephalus*. Другие, такие как жуки и личинки *Hydrothassa marginella*, *Galerucella pumphaea*, личинки *Entomoscelis adonidis* и имаго *Labidostomis longitana*, которые съедают цветки полностью или повреждают жизненно важные его части, могут наносить растению ощутимый вред. Наконец, жуки, грызущие только лепестки (*Neocrepidodera femorata*, *Longitarsus pellucidus*, *Altica oleracea*), вероятно, не приносят растению ни пользы, ни вреда.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность С.А. Курбатову за предоставленные для изучения материалы по *Diabrotica virgifera*, сотрудникам Беломорской биостанции МГУ, биостанции Мордовского государственного университета и биостанции Саратовского филиала ИПЭЭ РАН за предоставленную возможность проведения исследований и помочь в работе.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беньковский А.О., 2009. Способы поедания листьев у жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоол. журн. Т. 88. № 12. С. 1471–1480.
- Великань В.С., Гегечкори А.М., Голуб В.Б. и др., 1984. Определитель вредных и полезных насекомых и клещей плодовых и ягодных культур в СССР. Л.: Колос, Ленингр. отд. 288 с.
- Гринфельд Э.К., 1978. Происхождение и развитие антофагии у насекомых. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 208 с.
- Гринфельд Э.К., Иесси И.В., 1958. Роль жуков в опылении растений // Ученые записки ЛГУ. № 240. Серия биологических наук. Вып. 46. С. 148–159.
- Дубешко Л.Н., Медведев Л.Н., 1989. Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та. 224 с.
- Зайцев Ю.М., 1982. Личинки листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) из Монголии // Насекомые Монголии. Вып. 8. Л.: Наука. С. 296–307. – 1985. Личинки жуков-листоедов подсемейства Criocerinae (Coleoptera, Chrysomelidae) из Вьетнама // Насекомые Вьетнама. М.: Наука. С. 79–93. – 1988. Морфоэкологические особенности *Orsodacne cerasi* L. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестник зоологии. № 3. С. 80–82.
- Ижевский С.С., 1995. Опасный вредитель кукурузы на пороге России // Защита растений. № 9. С. 34–35.

- Ижевский С.С., Жимерикин В.Н.*, 2003. Западный кукурузный жук в Европе // Защита и карантин растений. № 5. С. 30–32.
- Медведев Л.Н.*, 1972. Фауна листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Сахалина // Экология вредных и полезных насекомых. Воронеж: Центрально-черноземное книжное изд-во. С. 96–107.
- Медведев Л.Н., Рогинская Е.Я.*, 1988. Каталог кормовых растений листоедов СССР. М.: Изд-во Всесоюз. науч.-исслед. института информации по строительству и архитектуре Госстроя СССР. 192 с.
- Танский В.И.*, 1988. Биологические основы вредоносности насекомых. М.: ВО “Агропромиздат”. 182 с.
- Хнзорян С.М.*, 1954. О роли жестокрылых в опылении цветов // Изв. АН Армянской ССР. Биол. и сельхоз. науки. Т. 7. № 6. С. 47–55.
- Чернов Ю.И.*, 1973. Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Таймыра // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Т. 2. Л.: Наука. С. 166–179.
- Якобсон Г.Г.*, 1931. Определитель жуков. Л.: ГИЗ. 472 с.
- Bieńkowski A.O.*, 1993. New data on morphology and systematics of the larvae of Donaciinae (Coleoptera Chrysomelidae) from Palaearctic // Russian entomol. j. V. 1. № 2 (1992). P. 3–15. — 1995. Morphology of larva of *Phaedon concinnus* Stephens and its distinction from larvae of allied species (Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae) // Entomol. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. V. 56. № 9. P. 171–176. — 1996. Life cycles of Donaciinae (Coleopera, Chrysomelidae) // Chrysomelidae Biology. V. 3. General Studies. Amsterdam: SPB Academic Publ. P. 155–171. — 2004. Leaf-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New key to subfamilies, genera, and species. М.: Микрон-принт Publ. 278 p.
- Bieńkowski A.O., Orlova-Bienkowska M.Ja.*, 2004. Morphology, systematics and host plants of Palaearctic Donaciinae larvae // New Developments in the Biology of Chrysomelidae. The Hague: SPB Academic Publ. bv. P. 481–502.
- Eben A.*, 1999. Host plant breadth and importance of cucurbitacins for the larvae of Diabroticites (Galerucinae: Luperini) // Advances in Chrysomelidae Biology. V. 1. Leiden: Backhuys Publ. P. 361–374.
- Erber D.*, 1969. Beitrag zur Entwicklungsbiologie mitteleuropäischer Clytrinen und Cryptocephalinen (Coleoptera, Chrysomelidae) // Zool. Jb. Syst. V. 96. P. 453–477.
- Goecke H.*, 1935. Schilfkäfer. 5. Beitrag zur Kenntnis der Donaciinen // Die Natur am Niederrhein. V. 11. Krefeld: Klein’sche Druckerei. P. 33–44.
- Hawkeswood T.J.*, 1983. Observations on *Pyrgoides dryops* (Blackburn) (Coleoptera: Chrysomelidae), a pollen-feeding beetle on *Acacia leiocalyx* (Domin) Pedley, at Brisbane, south-east Queensland // Victorian Naturalist. V. 100. P. 156–158.
- Hoffman C.E.*, 1940. Limnological relationships of some Northern Michigan Donaciini (Chrysomelidae; Coleoptera) // Transact. Americ. Microscop. Soc. V. 59. № 3. P. 259–274.
- Kirejtshuk A.G.*, 1983. Ways of formation of anthophily among beetles // Verh. SIECC. 10. Budapest. P. 173–175.
- Kuschel G., May B.M.*, 1996. Palophaginae, their systematic position and biology // Chrysomelidae Biology. V. 3. General Studies. Amsterdam: SPB Academic Publ. P. 173–185.
- Loew E.*, 1895. Einführung in die Blutenbiologie. Berlin. 117 p.
- Lovell J.H.*, 1915. The origin of anthophily among the Coleoptera // Psyche. V. 22. № 3. P. 67–84.
- Monrós F.*, 1954. Revision of the chrysomelid subfamily Aulacoscelinae // Bul. Mus. Compar. Zool. Harvard College. V. 112. № 4. P. 321–360.
- Peiyu Yu, Xingke Yang, Wang Shuyong*, 1996. Biology of *Syneta adamsi* Baly and its phylogenetic implication // Chrysomelidae Biology. V. 3. General Studies. Amsterdam: SPB Academic Publ. P. 201–216.
- Peterson B.*, 1977. Pollination of *Thlaspi alpestre* by selfing and by insects in the alpine zone of Colorado // Arctic and Alpine Res. V. 9. P. 211–215.
- Porsch O.*, 1956. Windpollen und Blumeninsekten // Österr. Bot. Z. V. 103. P. 1–18.
- Reid C.A.M.*, 1995. A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea) // Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson. Warszawa: Muz. i Inst. Zool. PAN. P. 559–631.
- Salisbury A.*, 2008. The biology of the lily beetle, *Lilioceris lilii* (Scopoli) (Coleoptera: Chrysomelidae). London: Imperial College. 26 p.
- Samuelson G.A.*, 1989. Pollen feeding in Alticinae (Chrysomelidae) // Entomography. V. 6. P. 407–411. — 1994. Pollen consumption and digestion by leaf beetles // Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publ. P. 179–183.
- Wesenberg-Lund C.*, 1943. Biologie der Süßwasserinsekten. Kopenhagen: Nordisk Forlag, Berlin–Wien: J. Springer Verlag. 682 p.
- White R.E.*, 1993. A revision of the subfamily Criocerinae (Chrysomelidae) of North America north of Mexico // U. S. Dept. Agric. Technical Bul. № 1805. 158 p. + 32 pl.
- Woodruff L.B.*, 1913. *Donacia emarginata* Kirby (Coleoptera). A biographic note // Canad. Entomol. V. 45. № 7. P. 210–211.

**ANTHOPHAGY IN LEAF-BEETLES (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)****A. O. Bienkowski***Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia  
e-mail: bienkowski@yandex.ru*

Laboratory experiments were performed on leaf-beetles collected on flowers. Flower consumption (anthophagy) was established for adults of *Donacia bicolora*, *D. brevitarsis*, *D. obscura*, *D. thalassina*, *Plateumaris discolor*, *Cryptocephalus laetus*, *C. sericeus*, *C. solivagus*, *Labidostomis longimana*, *Hydrothassa marginella*, *Phaeodon concinnus*, *Galerucella nymphaea*, *Neocrepidodera femorata*, *Altica oleracea*, *Aphthona lutescens*, *Longitarsus pellucidus*, and larvae of *Entomoscelis adonidis*, *H. marginella*, and *G. nymphaea* for the first time for all the species except for *P. discolor*, *L. longimana*, and *C. sericeus*. Feeding behavior is described. Mouth parts of adults are studied. Mandibles and maxillae of the *Donacia*, *Plateumaris*, and *Orsodacne* species mentioned are adapted to pollen eating. Some questions of ecology and evolution of anthophagy are discussed. An overview of literature on the anthophagy in leaf-beetles is presented.