

УДК 595.7-148 : 595.768.23

© С. Ю. Чайка и К. П. Томкович

СЕНСОРНЫЕ ОРГАНЫ ЛИЧИНОК ЖУКОВ-ДОЛГОНОСИКОВ (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE)

[S. YU. CHAIKA a. K. P. TOMKOVICH. SENSORY ORGANS OF THE WEEVIL LARVAE
(COLEOPTERA, CURCULIONIDAE)]

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы сенсорные органы насекомых привлекают большое внимание исследователей. Однако жуки-долгоносики остаются в ряду групп, морфология органов чувств которых изучена недостаточно. Это крупнейшее семейство жуков насчитывает в мировой фауне около 50 000 известных видов. Столь богатое даже для насекомых видовое разнообразие связано с целым спектром морфофункциональных и биологических особенностей, присущих долгоносикам.

Учитывая большое морфологическое своеобразие личинок долгоносиков (отсутствие ног, слабая склеротизация тела), широкий спектр их жизненных форм и преимущественно скрытый образ жизни, весьма актуальным является изучение рецепторных органов этих жесткокрылых. Роль хеморецепторных органов в осуществлении важнейших поведенческих актов личинок при поиске ими кормовых растений или субстратов показана для жуков из разных семейств (Елизаров, Куэн, 1969; Ryan, Behan, 1973; Mitchell, Schoonhoven, 1974; Doane, Klingler, 1978; Mitchell, 1978), в том числе и долгоносиков (Byrne, Steinhauer, 1966; Kozlowski, Visser, 1981).

В сравнительном плане нами изучен набор типов, распределение, численность и макроморфология сенсилл, расположенных на ротовых придатках и некоторых других частях головы личинок сем. *Curculionidae*, относящихся к двум группам: длиннохоботных (*Phanerognatha*) и короткохоботных (*Adelognatha*). К моменту проведения работы сенсиллы были изучены только у личинок 4 видов рода *Hypera* (Bland, 1983; Chan et al., 1988) и у личинки рисового долгоносика *Sitophilus oryzae* (Speirs et al., 1986). Разнообразие сред обитания долгоносиков, путей их морфологической и экологической специализации, необычно большое видовое богатство семейства свидетельствуют об актуальности изучения их сенсорных органов в сравнительном плане.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на личинках 17 видов 14 родов 8 подсемейств долгоносиков, последовательно рассматриваемых в тексте. Основной материал был собран нами, некоторые виды были предоставлены В. Г. Грачевым и И. В. Пилипенко, за что мы очень им благодарны.

Фиксированные в 70%-ном этиловом спирте личинки подготавливались по обычной методике для изучения с использованием сканирующего электронного микроскопа Hitachi S-

405А. Для этого личинки обезвоживались проведением через спирты возрастающей концентрации (80, 90 и 100 %) и выдерживались в ацетоне. Высушенные в приборе для высушивания в «критической точке» НСР-1 (Hitachi) личинки наклеивались на столики для микроскопирования и напылялись смесью платина—палладий.

Для изучения в световом микроскопе были изготовлены тотальные препараты. Для этого отделяли головную капсулу, отдельные части ротового аппарата и заключали в жидкость Фора—Берлезе. Высушенные препараты были зарисованы с помощью рисовального аппарата РЛ-1.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Личинки долгоносиков имеют преимущественно С-образную форму тела. У них хорошо развита голова, 3 грудных и 10 брюшных сегментов. Покровы тела слабосклеротизованы, покрыты очень мелкими шипами, а также довольно редко встречающимися волосками.

Голова личинок орто- либо гипогнатического типа, а прогнатический тип встречается, по данным Мамаева и Кривошейной (1976), довольно редко, преимущественно у минеров листьев. Теменной и два лобных шва разделяют голову личинок на три доли: лобную и парные затылочные (рис. 1). Небольшие глазные пятна расположены на затылочных долях. К лбу примыкает наличник, который отделяется швом от верхней губы. Эпифаринкс хорошо выражен. Мандибулы массивные и имеют зубцы. Максиллы состоят из кардо, удлиненного стипеса, жевательной лопасти (гомолог галеа и лацинии) и двухчленикового щупика. Нижняя губа состоит из прементума и постментума. Прементум несет нижнегубные щупики, которые у большинства видов двухчлениковые, но имеются виды с одно- и трехчлениковыми щупиками. Между лабиальными щупиками размещается довольно широкая мембранозная лигула.

При описании сенсилл мы придерживались их общепринятых в таксономических работах сокращенных названий (Гиляров, 1964; Кривец, Бурлак, 1986).

Подсем. BRACHYDERINAE

***Psolidium maxillosum* F.** На корнях травянистых растений.

Средний возраст. Ширина головы 876 мкм. Антенна расположена в выемке основания мандибулы. Основной элемент антенны — чувствующий конус имеет длину 61 и ширину основания 33 мкм. Вблизи последнего размещается 5 сателлитных базиконических сенсилл. В глубокой выемке максиллярного щупика лежит одна пальцевидная сенсилла, которая расширена к вершине щупика; ее длина 15, ширина у основания 4.8 мкм. На чувствующей площадке вершины максиллярного щупика, диаметр которой равен 11 мкм, размещается 10 сенсилл: 1 — ампуловидная, 4 — стилоконические, остальные базиконические. На терминальной площадке лабиального щупика локализовано 10 сенсилл, среди которых 1 ампуловидная, 1 высокая (7.5 мкм) и 4 низкие (4.2 мкм) базиконические сенсиллы, а также 4 стилоконические сенсиллы, высотой около 4 мкм (рис. 2, *д*, *е*, см. вклейку).

Старший возраст. Голова шириной 1.2 мм, несет сильные и длинные трихонидные сенсиллы. На верхней губе размещены сенсиллы: *lms1* — длина 112, *lms2* — 131, *lms3* — 84 мкм. На антенне, кроме чувствующего конуса и 5 базиконических сенсилл, обнаруживается еще 1 сенсилла высотой 5 мкм. Мандибулы длинные, узкие, двухзубчатые, с длиной 722 мкм по наружному краю; длина щетинок *mds* более 90 мкм. На терминальной площадке максиллярных щупиков расположено 12 сенсилл, высота которых составляет до 8 мкм. Среди сенсилл 1 ампуловидная, 4 — стилоконические, остальные — базиконические.

Тело покрыто хетами длиной до 500 мкм. Кутикулярные шипики высотой до 19 мкм располагаются вокруг валиков тела.

Polydrusus ruficornis Bousd. Личинки обитают чаще в лесных почвах, жуки связаны с березой.

Ширина головы 880 мкм. На верхней губе расположены сенсиллы *lms1* длиной 59, *lms2* — 47, *lms3* — 59, *als1—3* — 560 мкм. Антенна длиной 102 и диаметром у основания 41 мкм сидит буквально в выемке мандибулы; конус антенны имеет длину 58 мкм, а сбоку от него обнаруживается не менее 4 мелких сенсилл. В основной трети мандибулы расположены 2 длинные *mds*. На максилле щетинки *sts1* имеют длину 150 мкм, кардо

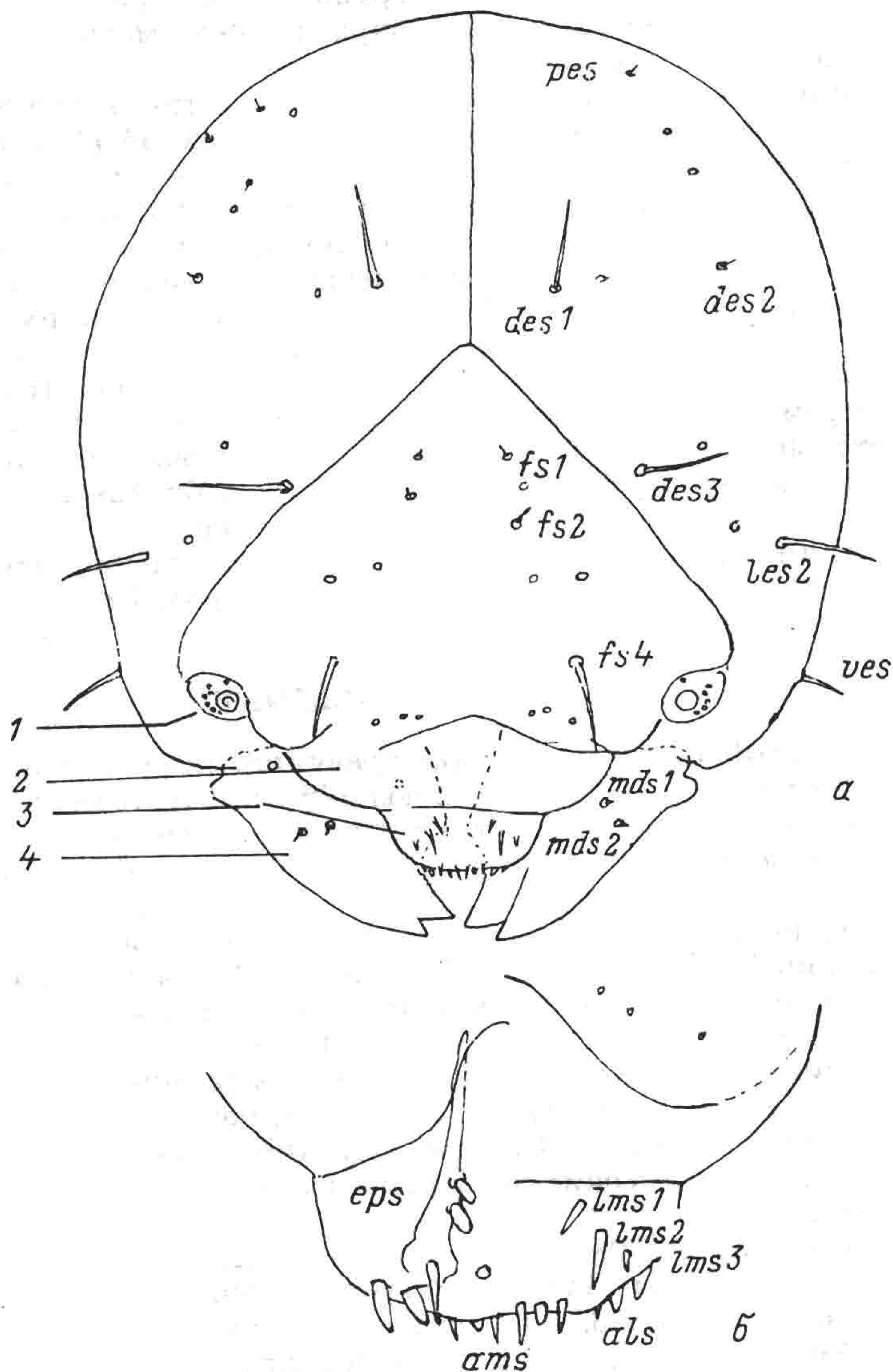


Рис. 1. *Auleutes epilobii* Pk., личинка.

a — общий вид головы с дорсальной стороны (8×15), *б* — верхняя губа (справа — вид с дорсальной стороны, слева — с вентральной стороны, (7×40), *в* — максилла и нижняя губа (7×40). 1 — антенна, 2 — наличник, 3 — верхняя губа, 4 — мандибула, 5 — кардо, 6 — стипес, 7 — жевательная лопасть, 8 — максиллярный щупик, 9 — постментум, 10 — прементум, 11 — лабиальный щупик. Латинскими буквами обозначены сенсорные органы.

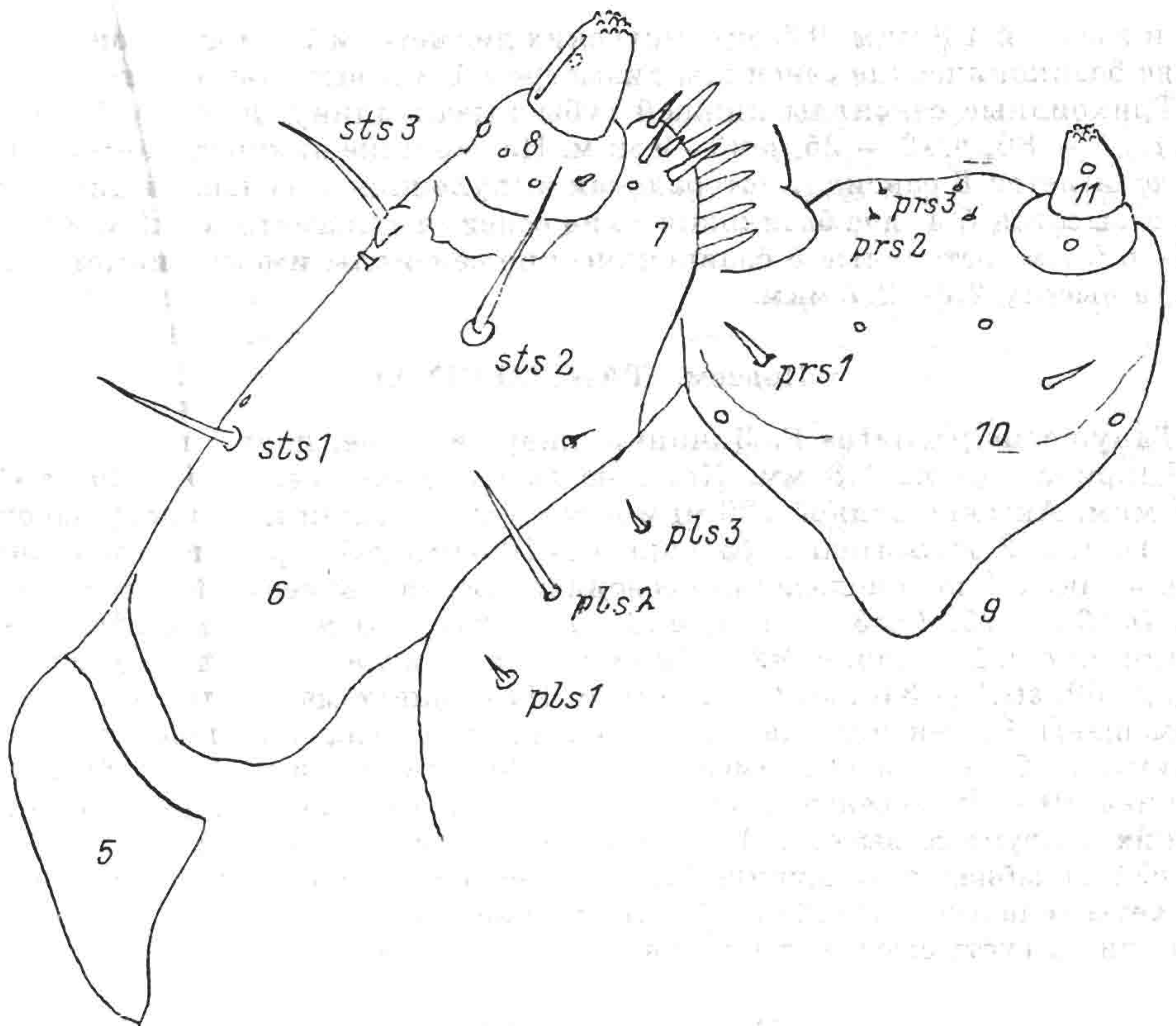


Рис. 1 (продолжение).

покрыт правильными рядами сосочковидных бугорков. Апикальный членик максиллярного щупика длиной 43 мкм, на нем латерально размещена узкая пальцевидная сенсилла длиной 37 мкм. На терминальном конце щупика расположено 10 сенсилл: 4 базиконические большие (диаметром 2.3 и высотой 4.2 мкм), 3 базиконические малые (высотой 1.9 мкм) и 3 ампуловидные сенсиллы. На нижнегубном щупике расположено 9 сенсилл: одна ампуловидная диаметром 3.5 мкм и 8 небольших (2.2—2.6 мкм) базиконических сенсилл.

Тело морщинистое, покрыто длинными и короткими, заметно сужающимися к основанию хетами, имеющими часто серповидную форму.

***Strophosoma capitatum* Deg.** Личинки встречаются чаще в лесной почве. Вид обычен, а иногда массовый в смешанных лесах.

Ширина головы 612 мкм (рис. 2, а). На верхней губе сенсиллы *lms1* имеют длину 94, *lms2* — 49, *lms3* — 41, *als1—3* — более 50, *ies* — 30, *ams1* — 6 мкм.

Антенна длиной 70 и диаметром у основания 36 мкм имеет эллиптическую форму. Ее конус длиной 42 мкм имеет вид ампуловидной сенсиллы, а вокруг него размещены 4 базиконические и 1 колоколовидная сенсилла. Сенсиллы на мандибуле расположены в основной трети — *mds1* длиной 69, *mds2* — 62 мкм. Трихоидные сенсиллы максиллы: *sts1* имеет длину 119, *sts2* — 112, *sts3* — 119 мкм. Длина апикального членика максиллярного щупика 35 мкм, на нем расположена пальцевидная сенсилла длиной 25 и одна пора 2.9 мкм диаметром. На терминальной площадке щупика диаметром 16 мкм размещается 11 сенсилл: одна ампуловидная диаметром

3.3 и высотой 4.3 мкм, 9 базиконических диаметром 1.9 и высотой 4.6 мкм и две базиконические сенсиллы диаметром 1.3 и высотой 3.9 мкм.

Трихоидные сенсиллы нижней губы имеют длину: *pls2* — 81, *pls3* — 19, *prs1* — 80, *prs2* — 25, *prs3* — 9 мкм. На вершине нижнегубного щупика располагается 8 сенсилл: латеральная ампуловидная сенсилла диаметром 4.6 и высотой 5.4, две базиконические сенсиллы диаметром 1.9 и высотой 4.3—6.6 мкм, остальные 5 базиконические сенсиллы имеют диаметр 1.2—1.3, а высоту 2.3—2.7 мкм.

Подсем. TANYMESCINAE

Tanymecus palliatus F. Личинки живут в почве, полифаги.

Ширина головы 1.8 мм. Хеты на голове длинные: *des5*—329, *cls1* — 193 мкм. Антенна длиной 138 мкм несет чувствующий конус полушаровидной формы, 2 относительно большие (до 10 мкм) и 3 короткие базиконические, а также 2 колоколовидные сенсиллы. Сенсиллы верхней губы: *lms1* — 94, *lms2* — 75, *lms3* — 125, *als1*—4 — 87—100 мкм. Мандибула несет щетинки: *mds1* — 155, *mds2* — 193 мкм, а максилла — хетоидные сенсиллы *usla* до 69, *sts2* — 348, *sts3* — 193 мкм. На вершине максиллярного щупика размещены 12 сенсилл, каждая отделена от других участком вдавленной кутикулы. Сенсилла *pls2* имеет длину 270 мкм. На вершине лабиального щупика имеется 10 сенсилл, сходных с сенсиллами максиллярного щупика, из них 2 крупные высотой 12 и 19.5, остальные — высотой 4.9—6.4 мкм. Сенсиллы лабиального щупика базиконические и только 1 стилоконическая.

Хеты тела длинные (225—375 мкм на анальных лопастях), кутикулярные шипы густые, едва утолщенные у основания.

Подсем. CLEONINAE

Lixus subtilis Sturm. Личинки живут в стеблях и черешках свеклы и других маревых, геоксены.

Ширина головы 1.2 мм. Сенсиллы головы *des3* самые длинные (219 мкм); сенсиллы *des*, *les*, *fs* имеют длину 103—206 мкм. Сенсиллы наличника *cls1*, *cls2* — 94 и 31 мкм соответственно. Верхняя губа: сенсиллы *lms1* — 69, *lms2* — 56, *lms3* — 34 мкм; 2, чаще 3 пары сенсилл *als* — длиной 39 мкм; *ams1*—3 — 23—29 мкм, расположены в ряд, средняя пара длиннее; сенсилл *eps* три пары. Чувствующий конус антенны имеет диаметр 13 и высоту 19 мкм, латерально от него размещены 5 базиконических сенсилл высотой 5.8—9.7 мкм, а вентромедиально одна меньшая базиконическая и одна колоколовидная сенсиллы.

Хетоидные сенсиллы мандибулы *mds1* и *mds2* имеют длину соответственно 64 и 23 мкм. На внутренней поверхности мандибулы имеется колоколовидная сенсилла. Хетоидные сенсиллы максилл и нижней губы имеют длину: *sts2* — 103, *pls1* — 97, *pls2* — 74, *pls3* — 71, *prs1* — 64 мкм. На дорсолатеральной поверхности максиллярного щупика размещена пальцевидная сенсилла длиной 14 мкм. Терминальная группа состоит из 12 базиконических сенсилл: латерально расположена крупная сенсилла диаметром 3.2 и высотой 5 мкм, 2 сенсиллы высотой 2.9 и 9 сенсилл высотой 3.4—3.7 мкм. Лабиальный щупик несет на терминальном конце 10 сенсилл: одну крупную — диаметром 3.9 и высотой 5.2 и 9 базиконических сенсилл диаметром 1.2—1.5 и высотой 3.5 мкм.

Лигула несет 4 пары крупных (13—26 мкм) и группу более мелких и тонких хет. Тело покрыто хетоидными сенсиллами длиной 10—39 мкм и кутикулярными шипами, имеющими все переходы от слабовыраженных бугорков до хет длиной 13 мкм.

Lixus cardui Ol. Личинки живут в татарниках, геоксены.

Ширина головы 1.2 мм. Верхняя губа (рис. 2, *г*) несет щетинки: *lms1* — 26, *lms2* — 52, *lms3* — 24 мкм. Хетоидные сенсиллы имеют следующую длину: *als1—4* — 34, *ies1* — 21.5, *ams1, 2* — 22.5 мкм. Антенна овальная диаметром 45 мкм; центральный конус имеет вид большой базиконической сенсиллы диаметром 11 мкм; вокруг него размещены 6 базиконических и одна колоколовидная сенсилла.

Максиллярный щупик несет пальцевидную сенсиллу (20 мкм), а на его вершине расположена группа из 12 сенсилл: 3 крупные диаметром до 2.7 мкм ампуловидные сенсиллы; располагающиеся треугольником по периферии площади, лежащие между ними 8 базиконических сенсилл (диаметром 1.2 мкм) с раскрывающейся вершиной, 1 стилоконическая сенсилла. На лабиальном щупике таким же образом расположены 3 крупные ампуловидные сенсиллы и 7 базиконических сенсилл, среди которых также есть сенсиллы с раскрывающейся вершиной.

Хетоидные сенсиллы головы имеют длину 62—132 мкм. Сенсиллы максилл и нижней губы: *pls1* — 87, *pls2* — 75, *pls3* — 56, *prsl* — 75, *sts1* — 58, *sts2* — 34, *sts3* — до 75, *pmxs* — 23 мкм; хеты *vs1a* и *ds1a* длиной 28 и 35 мкм соответственно. На теле, кроме хетоидных сенсилл, имеются также кутикулярные шипики.

Larinus minutus Gyll. Живут на сложноцветных, антобионты.

Ширина головы 950 мкм. Трихоидные сенсиллы на голове длиной 75—122 мкм. Верхняя губа несет сенсиллы: *lms1* — 37, *lms2* — 27, *lms3* — 8.6 мкм; трихоидные сенсиллы *als1—3* — 21, *ams1—2* — до 16 мкм (средняя пара несколько длиннее). На мандибулах размещены сенсиллы: *mds1* — 31, *mds2* — 19 мкм.

Антенна округлая, диаметром 34 мкм, плавно переходит в высокий конус высотой 19 мкм, вокруг которого размещается 6 базиконических сенсилл высотой до 4.4 мкм (рис. 2, *б*). Длина сенсилл максилл и нижней губы: *sts1* — 88, *sts2* — 69, *sts3* — 72, *pmxs* — 19, *pls2* — 66, *pls3* — 28, *prsl* — 31, *prsl* — 19, *prsl* — 12.5 мкм; сенсиллы *vs1a* — 22—28 мкм. Максиллярный щупик несет пальцевидную сенсиллу длиной 28 мкм, а терминальная группа включает 11 сенсилл — 1 крупную диаметром 3.2 мкм и 10 базиконических сенсилл диаметром 1.4—2 мкм. На лабиальном щупике наблюдается сходное размещение 10 сенсилл.

Тело несет трихоидные сенсиллы и кутикулярные шипики, каждый из которых размещен в углу своего возвышенного участка кутикулы.

Larinus sturnus Schall. Биология, как у предыдущего вида.

Ширина головы 950 мкм. Сенсиллы на эпикраниуме не очень длинные. На наличнике и верхней губе они расположены в виде треугольника; их длина от 33 до 97 мкм. Мандибулы широкотреугольные; щетинки *mds1* — 100, *mds2* — 63 мкм. Антенна округлая, диаметром 68 и высотой 84 мкм, чувствующий конус имеет высоту 23 мкм, рядом с ним размещена группа из 5 базиконических сенсилл, а 1 сенсилла лежит отдельно. На вершине максиллярного щупика размещено 11 сенсилл: в центре ампуловидная — диаметром 3.2, а вокруг нее — базиконические — диаметром 1.9—2.3 мкм. Сходные сенсиллы имеются и на вершине лабиального щупика, но их здесь 9: одна — диаметром 3, остальные — 1.4—1.9 мкм.

Хеты тела (56—156 мкм) имеют окаймленное и вдавленное в кутикулу основание. Тело негусто покрыто кутикулярными шипами высотой 1.5—5 мкм, сидящими рядами на складках покровов. В pedalной области имеются более длинные волоски.

Подсем. **COSSONINAE**

Phyncolus chloropus L. Личинки — ксилобионты, геоксены.

Антенна имеет полуовальную форму диаметром 23 и высотой 42 мкм. Ее чувствующий конус имеет диаметр 12 мкм, над ним расположена 1 базиконическая и 1 колоколовидная сенсилла, а латерально — 4 базиконические и 1 колоколовидная сенсилла. Длина пальцевидной сенсиллы максиллярного щупика 21 мкм при длине апикального членика 26 мкм. На вершине дистального членика максиллярного щупика размещается 10—11 сенсилл.

Подсем. **CEUTORHYNCHINAE**

Ceutorhynchus punctiger Gyll. Личинки — антобионты, развиваются в соцветиях одуванчика, геофилы.

Покровы личинки несут разнообразные сенсорные органы. Трихоидные сенсиллы (40—80 мкм) изогнутые, подвижно соединенные с кутикулой (рис. 3, e, см. вклейку). Наибольшее их число обнаруживается на латеральной поверхности грудных сегментов личинки. Небольшие базиконические сенсиллы — наиболее многочисленные сенсорные органы на теле. Их длина равна 15—20 мкм. Они также подвижно сочленяются с кутикулой, однако в отличие от трихоидных базиконические сенсиллы размещаются на достаточно хорошо выраженном возвышении кутикулы. На теле имеются также небольшие (3—4 мкм) шипы с тупой или острой вершиной, неподвижно соединенные с покровами.

Наиболее разнообразные рецепторы сконцентрированы на голове личинки. Верхняя поверхность головной капсулы гладкая, и на ней размещено не менее 16 тонких трихоидных сенсилл длиной до 130 мкм. Размеры некоторых из них: *fs* — 53, *des3* — 72, *ves1* — 19, *ves2* — 13 мкм. На головной капсуле имеются и очень маленькие (5 мкм) шипы. Наличник несет 2 пары коротких базиконических сенсилл (*cls1*, 2). Сочлененная с ним верхняя губа несет по переднему краю 3 пары базиконических сенсилл (*als1*—3) длиной 14—18 мкм. В медиальной части размещены две короткие (*ies* — 6 мкм) и две длинные (*ams* — 15 мкм) сенсиллы. В проксимальной части верхней губы имеется две группы, включающие по 3 сенсиллы: базиконическая *lms1* (12 мкм), базиконическая *lms2* (18 мкм) и короткая шипообразная *lms3* (5 мкм).

Луковицевидная антенна расположена на боковой стороне эпикраниума в углублении кутикулы. Большой чувствующий конус полукольцом окружен 6 небольшими сенсиллами высотой 2.5 мкм, одна из которых базиконическая, а остальные — колоколовидные.

Мандибулы личинки массивные, двухзубчатые, пирамидальной формы. Их длина равна 200, ширина у основания — 140 мкм. На внешней поверхности вблизи основания мандибулы имеются две хеты: *mds1* длиной 37 и *mds2* — 10 мкм. Кроме них, на поверхности мандибулы обнаруживаются округлые углубления, которые напоминают по внешнему виду колоколовидные сенсиллы.

Максиллы личинки состоят из сравнительно небольшого кардо, имеющего вид уплощенной пластинки, мощного стипеса длиной 175 мкм, небольшой лопасти и 2-членикового щупика. На кардо отсутствуют какие-либо сенсиллы. На стипесе имеются хетоидные сенсиллы длиной от 25 до 54 мкм: 3 размещены на вентральной стороне, а 3 — на дорсальной, а также 2 колоколовидные сенсиллы. На вершине лопасти имеется группа хетоидных сенсилл (*dsla*, *vsla*). Базальный членик максиллярного щупика несет одну хетоидную (*ptxs* — 5 мкм) и 2 колоколовидные сенсиллы. На

апикальном членике щупика имеется пальцевидная сенсилла длиной 16 мкм (рис. 3, б). Сенсорная площадка на терминальном конце щупика имеет диаметр около 8 мкм и несет 12 сенсилл: центральное положение занимают 2 ампуловидные сенсиллы (диаметром 1.5 и высотой 2.1 мкм), а вокруг них размещены базиконические сенсиллы (диаметром 1, высотой 1.5—2.2 мкм).

Нижняя губа состоит из прементума и постментума. Последний представляет собой достаточно массивный членик, на котором размещаются трихоидные сенсиллы (*pls1—3*). Прементум имеет характерную треугольную форму. Он несет 2-члениковые щупики, между которыми расположена лигула. На прементуме имеются трихоидные и шиповидные сенсиллы (*prs1 — 50, prs2 — 6* мкм). На вершине лабиальных щупиков сенсорная площадка несет 9 сенсилл: 8 базиконических и 1 ампуловидную.

***Auleutes epilobii* Pk.** (рис. 1). Обитает на кипрее узколистном.

Ширина головы 635 мкм. Сенсиллы головы хорошо выражены: *fs4 — 45* мкм. На максиллах: *sts1 — 27, sts2 — 32, sts3 — 30* мкм. Длина мандибул в 2 раза больше ширины, они несут две хетоидные сенсиллы. Сенсиллы верхней губы длиной 1.2—24 мкм расположены в ряд, а не треугольником. Антенны округло-треугольные, диаметром 41 и высотой 49 мкм. Полушаровидный конус расположен в медиальной половине антенны, а латерально от него находятся 5—6 мелких сенсилл. В углублении верхней половины апикального членика максиллярного щупика лежит пальцевидная сенсилла. Терминально размещена группа из 12 сенсилл, среди которых имеются тупоконечные базиконические сенсиллы с раскрывающейся вершиной (рис. 3, в). На терминальной площадке лабиального щупика имеется группа из 9 сенсилл.

***Roophagus sisymbrii* F.** Личинки живут в полых стеблях водного жерушника и, по-видимому, выносят затопление; геоксены.

Ширина головы 612—641 мкм. Трихоидные сенсиллы головы: *des1 — 75, des2 — 94, des3 — 116, des5 — 125, les2 — 108* мкм. Длина сенсилл *cls1* и *cls2* не превышает 16 мкм. На верхней губе сенсиллы: *lms1 — 16, lms2 — 30, lms3 — 15, als1 — 25.5, ies — 15.5, ams1 — 6.3* мкм. Мандибула имеет длину 116 и ширину у основания 206 мкм. На ней расположены каждая в своем углублении сенсиллы *mds1, mds2* (18 мкм). Антенна почти округлой формы (50×45 мкм) несет полушаровидный конус диаметром 16 мкм, дорсолатерально от которого расположено 6 полушаровидных сенсилл. На максилле имеются трихоидные (*sts1 — 32, sts2 — 45, sts3 — 37.5* мкм) и хетовидные *vs1a* (4.3, 9, 4, 14, 16, 20.6 мкм) сенсиллы. Длина апикального членика максиллярного щупика 24 мкм. На нем расположена пальцевидная сенсилла, ее длина 13 и ширина 2 мкм. На вершине щупика — группа из 13 сенсилл (рис. 3, г). Лабиальный щупик на вершине несет 9 сенсилл: расположенные треугольником 3 ампуловидные сенсиллы, между ними размещены 4 базиконические и 2 стилоконические сенсиллы.

Подсем. CURCULIONINAE

***Curculio glandium* L.** Личинки развиваются в желудях, окукливаются в почве — геофилы.

Личинки имеют очень интересную и своеобразную скульптуру покровов — почти налегающие друг на друга чешуевидные складки кутикулы. Антенны личинок, кроме высокого базиконического конуса, несут 6—7 длинных сенсилл того же типа и две колоколовидные сенсиллы.

Anthonomus humeralis Pz. Долгоносик вредит вишне, рябине, черемухе. Личинки развиваются в бутонах, где и окукливаются; геоксены.

Ширина головы 470 мкм. На верхней губе сенсиллы: *lms1* — 3.2, *lms2* — 18, *lms3* — 5, *als1—2* — 9 мкм. Мандибулы широкие, треугольной формы, в их средней части рядом располагаются сенсиллы *mds1* — 27 и *mds2* — 13 мкм (рис. 3, а). Антенна округлая; конус диаметром 8 мкм смещен в ее вентромедиальную четверть. Дорсально от него лежит 1 сенсилла диаметром 1.3 мкм, вентролатерально — 5 сенсилл и между ними 1 небольшая диаметром 0.6 мкм сенсилла. На апикальном членике максиллярного щупика расположена пальцевидная сенсилла длиной 11 и диаметром 2.3 мкм. На вершине группа из 12 сенсилл; среди базиконических сенсилл в центре выделяется более крупная сенсилла, сбоку видна одна стилоконическая сенсилла. Жевательная лопасть несет хеты *usla* длиной от 4 до 21 мкм. Прементум имеет трихоидную сенсиллу *prsl* — 19 мкм. На вершине лабиального щупика 9 сенсилл: 1 — высотой 2.3, остальные — высотой до 2 мкм. 1 сенсилла имеет вид типичной стилоконической сенсиллы.

Тело покрыто округлыми бугорками и несет трихоидные сенсиллы длиной до 118 мкм.

Anthonomus pomorum L. Вид, сильно вредящий яблоне, в меньшей степени груше и боярышнику. Личинки развиваются в бутонах.

Ширина головы 560 мкм. Клипеальная щетинка *cls2* имеет длину 2.9 мкм. Сенсиллы верхней губы: *lms1* — 7.7, *lms2* — 22, *lms3* — 3.9, *als1—2* — 13, *ams1* — 7.8, *ams2—3* — 2 мкм. Базиконических сенсилл *eps* две пары. Хетоидные сенсиллы мандибулы (*mds1,2*) имеют длину 21 и 29 мкм. Диаметр конуса антенны — 9.2, высота — 18 мкм. Рядом видно около 6 сенсилл высотой от 2 до 8.8 мкм (рис. 2, в). На максиллах и нижней губе имеется обычный набор сенсилл: *sts2* — 33, *pmxs* — 5, *pls2* — 49, *pls3* — 27, *prsl* — 25, *prs2* — 4, *dsla* — длиной 6.5 мкм и более. Пальцевидная сенсилла апикального членика максиллярного щупика составляет более 2/3 его длины. Большинство сенсилл терминальной группы имеют длину около 2 мкм. Их диаметр — 0.9—1.6 мкм. Терминальная площадка несет 12 сенсилл, среди которых отчетливо дифференцируются базиконические (их 10) и стилоконические (2) сенсиллы. Среди базиконических сенсилл имеются и сенсиллы с раскрывающейся вершиной. На вершине лабиального щупика 9 сенсилл: 2 стилоконические, остальные базиконические.

Подсем. ERIRRHININAE

Pseudostyphlus pillumus Gyll. Личинки развиваются в стеблях и соцветиях ромашек и тысячелистника, геофилы.

Ширина головы 603 мкм. Трихоидные сенсиллы головы: *des2, 3* — 71, *des4* — 109, *fs* — 45, *pes* — 6.5 мкм. Сенсиллы верхней губы: трихоидные — *lms1* — 13, *lms2* — 27, *lms3* — 11.5; хетоидные — *als1—3* — 23 мкм; *ies* — 1 пара, *ams* — 1 пара, под ней расположена одна из двух пар базиконических сенсилл *eps*. Мандибула длиной 35, на ней хорошо видна *mds1* — 14.5 мкм, колоколовидная сенсилла и *mds2* — 14.5 мкм.

Антенны высотой 34 и диаметром 27 мкм несут чувствующий конус; рядом с ним размещается 9 сенсилл: 7 базиконических и 2 колоколовидные. Длина некоторых трихоидных сенсилл максилл и нижней губы: *sts2* — 37, *pmxs* — 4.6, *prsl* — 48, *prs2* — 9.6, *prs3* — 6.5 мкм. Пальцевидная сенсилла максиллярного щупика имеет длину 12 мкм. На вершине максиллярного щупика — группа из 2 крупных и 9—10 несколько более мелких сенсилл, большинство из которых представлено базиконическими

сенсиллами и только 2 сенсиллы стилоконического типа (рис. 3, *д*). На лабиальном щупике размещены 4 стилоконические и 4 базиконические сенсиллы.

Тело несет трихоидные сенсиллы с округлой вершиной (19—129 мкм), а также редкие шипы (2.6-4 мкм).

Подсем. MECININAE

Miarus sp. Личинки развиваются в завязях колокольчиков, где и окукливаются, геоксены.

Ширина головы 619 мкм. Щетинки головы *des* и *fs* до 130, *ves1* — 23, *ves2* — 37 мкм, *cls1* — 10, *cls2* — 13 мкм. Сенсиллы верхней губы: *lms1* — 48, *lms2* — 32, *lms3* — 14, *als1* — 3 — 19, *ams3* — 4 — 10—11.6 мкм, *eps* — 2 пары. Хетоидные сенсиллы мандибулы *mds1* — 29 и *mds2* — 18 мкм. Антенна овально-четырёхугольной формы, ее длина 34 и ширина 24 мкм. Конус антенны имеет диаметр 9 мкм, дорсомедиально и вентролатерально расположено по 3—4 сенсиллы 1.9 мкм диаметром. Сенсиллы максилл и нижней губы: хетоидные — *dsla* — 8-26, *pmxs* — 6.5, трихоидные — *sts1*, 2 — 84, *sts3* — 51, *pls1-3* — 15—25 мкм, очень изменчивы по длине. Максиллярный щупик несет пальцевидную сенсиллу длиной 17 мкм и 10—11 сенсилл, размещенных на терминальной площадке: в центре находится крупная базиконическая сенсилла, а вокруг нее — 8—9 более мелких базиконических, а 1 стилоконическая сенсилла. На лабиальном щупике расположено 8 сенсилл, из них 5 высотой от 2.2 до 3.1, 1 — 3.2, 1 — 4 и 1 — 2.2 мкм. 7 сенсилл базиконические, 1 — стилоконическая.

Тело личинок покрыто длинными хетами и треугольными кутикулярными шипами, которые в 2—3 раза длиннее ширины основания.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнительное изучение рецепторных органов антенн и ротовых придатков личинок долгоносиков показало, что принципиальные различия в наборе типов сенсилл у видов, относящихся к двум отделам семейства — *Phanerognatha* (длиннохоботных) и *Adelognatha* (короткохоботных), выражаются в наличии базиконических сенсилл с раскрывающейся в виде небольших лепестков вершиной только у видов отдела *Phanerognatha*. Длиннохоботные долгоносики считаются более древней группой, большинство видов которой обитает в живых и разлагающихся растительных тканях. Какие-либо крупные различия в сенсорном аппарате долгоносиков, которые были бы характерны разным подсемействам, среди изученных подсемейств нами не выявлены. Это связано, на наш взгляд, с определенной консервативностью принципов организации рецепторного аппарата личинок долгоносиков.

Хеморецепторные сенсиллы размещены у долгоносиков главным образом на антеннах и ротовых придатках — максиллярных и лабиальных щупиках, верхней и нижней губе. На антеннах всех изученных видов выделяется 1 наиболее развитая сенсилла, часто называемая чувствующим конусом. Эта сенсилла различается по форме и величине у представителей разных родов семейств. Вызывает интерес тот факт, что у долгоносиков отдела *Adelognatha* антеннальный чувствующий конус имеет менее вытянутую форму или даже сильно уплощенную, в то время как виды другого отдела — *Phanerognatha* — обычно обладают достаточно длинным конусом. Известно, что форма антенн и чувствующего конуса лежит в основе разделения семейства на 2 отдела. Учитывая тот факт, что в обоих отделах имеются виды с разной экологией и образом жизни, можно допустить что

форма антенны и ее главного сенсорного органа predeterminedены филогенетически. Что касается сателлитных сенсилл, располагающихся вокруг антеннального конуса, то набор их типов сходен с описанным для долгоносиков рода *Hypera* (Bland, 1983; Chan et al., 1988), однако у изученных нами видов не выявлены ушковидные сенсиллы, имеющиеся у *Hypera*.

Хеморецепторные сенсиллы, размещенные на вершине максиллярного и лабиального щупика, представлены 3 типами: базиконическими, стилоническими и ампуловидными, что характерно и для жуков многих других семейств (Zacharuk, 1962; Елизаров, Куэн, 1969). Однако у долгоносиков рода *Hypera* не выявлены стилонические сенсиллы и базиконические сенсиллы с раскрывающейся вершиной (Bland, 1983; Chan et al., 1988). Наблюдаются и расхождения в типизации хеморецепторных сенсилл разными авторами, что связано с отсутствием точных морфологических критериев выделения их типов и большой вариабельностью внешнего вида сенсилл определенного типа.

Следует отметить достаточно однотипный план расположения хеморецепторных сенсилл на чувствующих площадках ротовых придатков — лабиальных и максиллярных щупиков. В частности, если на щупике имеются 3 ампуловидные сенсиллы, то они занимают периферическое положение, а между ними лежат более мелкие базиконические и стилонические сенсиллы. Если имеется только 1 такая сенсилла, то она чаще всего занимает в группе центральное положение.

В отличие от других жуков, например *Dermestidae* или *Tenebrionidae*, которые, по нашим данным, характеризуются стабильным набором хеморецепторных сенсилл на максиллярных и лабиальных щупиках (их 13), у долгоносиков наблюдается, хотя и небольшая, но отчетливо выраженная вариабельность числа и типов сенсилл на антеннах и ротовых придатках. Достаточно указать, что число сенсилл на антеннах изученных видов в большинстве случаев равно 7, хотя встречаются виды и с большим числом сенсилл. Число сенсилл на максиллярных щупиках варьирует от 10 до 13, а на лабиальных — от 8 до 10.

Анализируя распределение сенсилл, имеющих предположительно хеморецепторную функцию (базиконические, стилонические и ампуловидные), следует отметить тенденцию к концентрации сенсилл на небольших площадках. Обычно таковыми являются чувствующие зоны на терминальных участках максиллярных и лабиальных щупиков. Анализ внешней структуры кутикулы этой зоны щупиков, а также фотоснимков с разной степенью погруженности зоны в соответствующий придаток ротового аппарата (ср. рис. 2, *d* и 2, *e*), свидетельствует о возможности выдвигания и погружения сенсорной зоны в зависимости от конкретной ситуации и места обитания личинки. Это явная адаптация личинок к обитанию в тканях растений или почве.

Концентрация хеморецепторных сенсилл, наблюдающаяся на максиллярных и лабиальных щупиках, вместе с тем не привела к выработке морфологически единого органа. Все сенсиллы сохраняют свою индивидуальность. Вместе с тем наличие на антеннах у всех видов крупного сенсорного конуса свидетельствует о принципиальной возможности такого морфологического пути эволюции рецепторов. По имеющимся литературным данным антеннальный конус у *Elateridae* сформирован многими (порядка 12) элементарными сенсиллами (Scott, Zacharuk, 1971). Устроен ли сходным образом чувствительный конус на антеннах личинок долгоносиков, предстоит выяснить с помощью трансмиссионной электронной микроскопии.

Сравнение набора рецепторов на лабиальных и максиллярных щупиках показало наличие на последних у всех изученных видов большой пальце-

видной сенсиллы, погруженной в продольно ориентированную на щупике выемку кутикулы. Такие сенсиллы описаны у личинок многих жесткокрылых, имеются они и у имаго (Honomichl, Guse, 1981). Интересно, что пальцевидные сенсиллы у личинок жуков сем. *Elateridae* имеются как на максиллярных, так и на лабиальных щупиках (Zacharuk, 1962; Zacharuk et al., 1977). Исходя из особенностей ультраструктурной организации (отсутствие пор в кутикулярном отделе, что делает невозможным их функционирование в качестве обонятельных рецепторов), допускается, что пальцевидные сенсиллы являются термо-, гигрорецепторами или рецепторами CO₂ (Honomichl, Guse, 1981).

Анализ сенсилл у личинок с разным спектром кормовых растений показывает некоторое увеличение их числа (более наглядно — на лабиальных щупиках) в ряду от монофагов и узких олигофагов (*P. pillumus*, *Miarus* sp., *C. punctiger*, *Anthonomus* spp.) до широких олигофагов (*Lixus* spp.) и полифагов (*P. maxillosum*, *T. palliatus*).

Следует отметить, что почвообитающие и окукливающиеся в почве личинки нередко имеют на теле хорошо развитые кутикулярные шипы или сильно скульптурированные покровы.

Таким образом, нашим исследованием показано, что хорошо выраженная экологическая и морфологическая гетерогенность личинок долгоносиков простирается и на организацию их рецепторного аппарата.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 95-04-11833а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гиляров М. С. Семейство Curculionidae — Долгоносики // Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964. С. 535—573.
- Елизаров Ю. А., Куэн Фам Бинь. Распределение и функциональная характеристика органов чувств на голове личинки хлебного жука *Anisoplia austriaca* Hrbst // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. почвовед. 1969, № 2. С. 26—32.
- Кривец С. А., Бурлак В. А. К изучению морфологии личинок жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) // Энтотомол. обозр. 1986, Т. 65, вып. 3. С. 592—603.
- Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П. Морфология личинок слоников (Coleoptera, Curculionidae) и экологические пути их приспособления к жизни в древесине // Эволюционная морфология личинок насекомых. М.: Наука, 1976. С. 81—122.
- Bland R. G. Sensilla on the antennae, mouthparts and body of the larva of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Gyllenhal) Coleoptera: Curculionidae // Int. J. Insect Morphol. Embryol. 1983. Vol. 12. P. 261—272.
- Byrne H. D., Steinhauer A. L. The attraction of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae), to alfalfa // Ann. Ent. Soc. Amer. 1966. Vol. 59. P. 303—309.
- Chan W. P., Baker G. T., Ellsbury M. M. Sensilla on the larvae of four *Hypera* species (Coleoptera: Curculionidae) // Proc. Ent. Soc. Wash. 1988. Vol. 90, N 3. P. 269—287.
- Doane J. F., Klingler J. Location of CO₂-receptive sensilla on the larvae of the wireworms *Agriotes lineatus-obscurus* and *Limonius californicus* // Ann. Ent. Soc. Amer. 1978. Vol. 71. P. 357—363.
- Honomichl K., Guse G.-W. Digitiform sensilla on the maxillar palp of Coleoptera. III. Fine structure in *Tenebrio molitor* L. and *Dermestes maculatus* De Geer // Acta Zool. 1981. Vol. 62, N 1. P. 17—25.
- Kozlowski M. W., Visser J. H. Host plant related properties of the antennal olfactory system in oak flea weevil *Rhynchaenus querens*. Electroantennogram study // Ent. Exp. et Appl. 1981. Vol. 30, N 2. P. 169—175.
- Mitchell B. K. Some aspects of gustation in the larval red turnip beetle, *Entomoscelis americana*, related to feeding and host plant selection // Ent. Exp. et Appl. 1978. Vol. 24. P. 540—549.
- Mitchell B. K., Schoonhoven L. M. Taste receptors in Colorado beetle // J. Insect Physiol. 1974. Vol. 20. P. 1787—1793.
- Ryan M. F., Behan M. The sensory receptors of *Tribolium* larvae // Physiol. Zool. 1973. Vol. 46. P. 238—244.
- Scott D. A., Zacharuk R. Y. Fine structure of the antennal sensory appendix in the larva of *Ctenicera destructor* (Brown) (Elateridae: Coleoptera) // Can. J. Zool. 1971. Vol. 49, N 2. P. 199—210.

- Speirs R. D., White G. D., Wilson J. L. SEM observations of rice weevil larvae, *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera: Curculionidae) // *J. Kansas Ent. Soc.* 1986. Vol. 59. P. 390—394.
- Zacharuk R. Y. Sense organs of the head of larvae of some Elateridae (Coleoptera): their distribution, structure and innervation // *J. Morphol.* 1962. Vol. 111, N 1. P. 1—34.
- Zacharuk R. Y., Albert P. J., Bellamy F. W. Ultrastructure and function of digitiform sensilla on the labial palp of a larval elaterid (Coleoptera) // *Can. J. Zool.* 1977. Vol. 55. P. 569—578.

Московский государственный
университет.

Поступила 30 IX 1996.

SUMMARY

A comparative morphological investigation of sensory organs of the larvae of 17 species from 14 genera and 8 subfamilies of weevil beetles (*Coleoptera*, *Curculionidae*) has revealed the likeness of the types of sensilla except sensilla basiconica with open tip found only in some species of the section *Phanerognatha*. The larvae of the sections *Phanerognatha* and *Adelognatha* are distinguished by the form of the antennal sensory organs: it is cone-shaped in the former and flat, oval in the latter section. Four major types of chemosensory sensilla are found in weevil larvae: basiconic simple, basiconic with open tip, styloconic, and ampullary. All studied species have one sensillum digitiformium on the side of apical segment of the maxillary palpus. On the apex of the maxillary and labial palpus of weevil larvae, movable sensory zones with a group of the chemosensory sensilla are present.

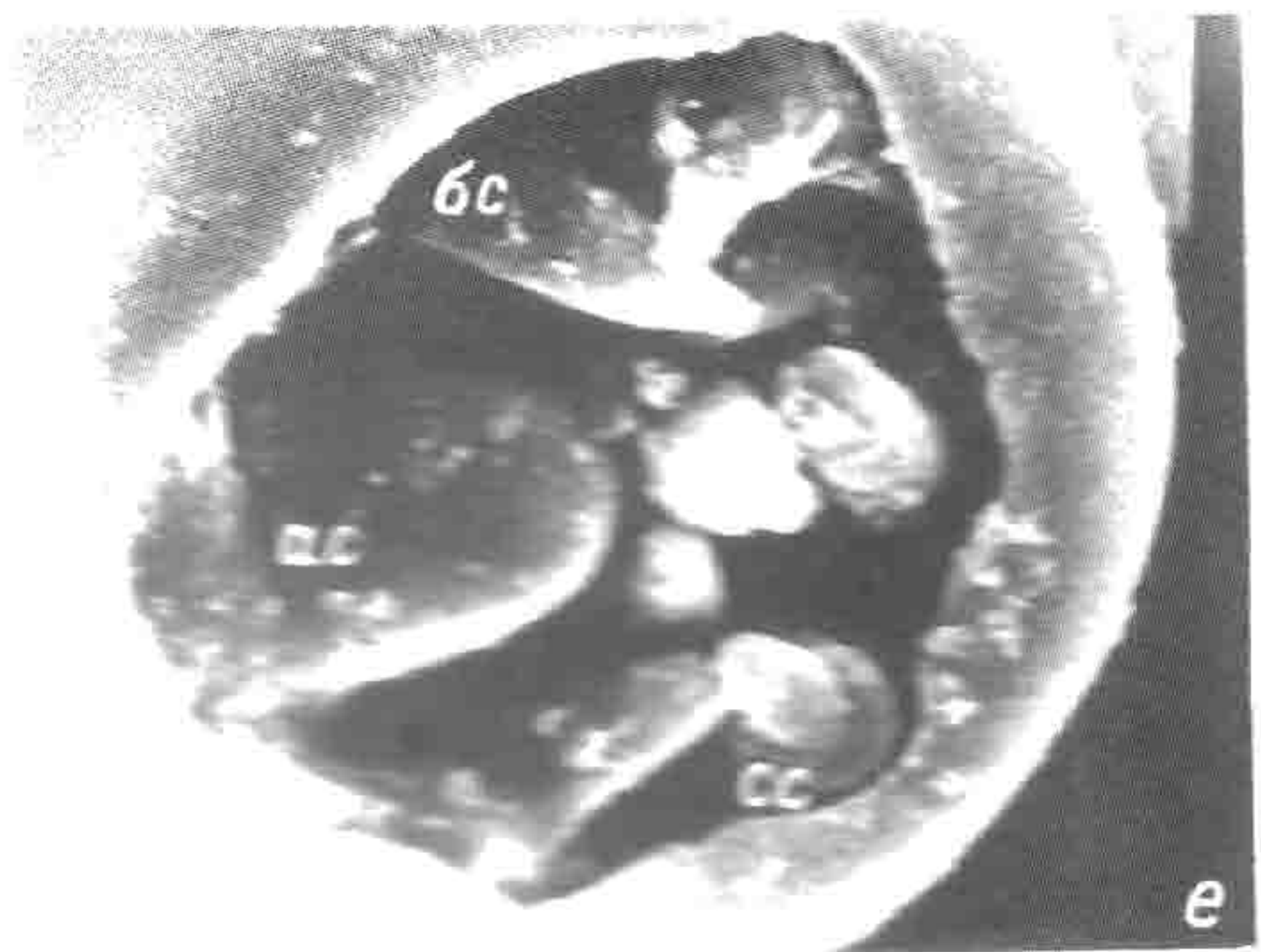
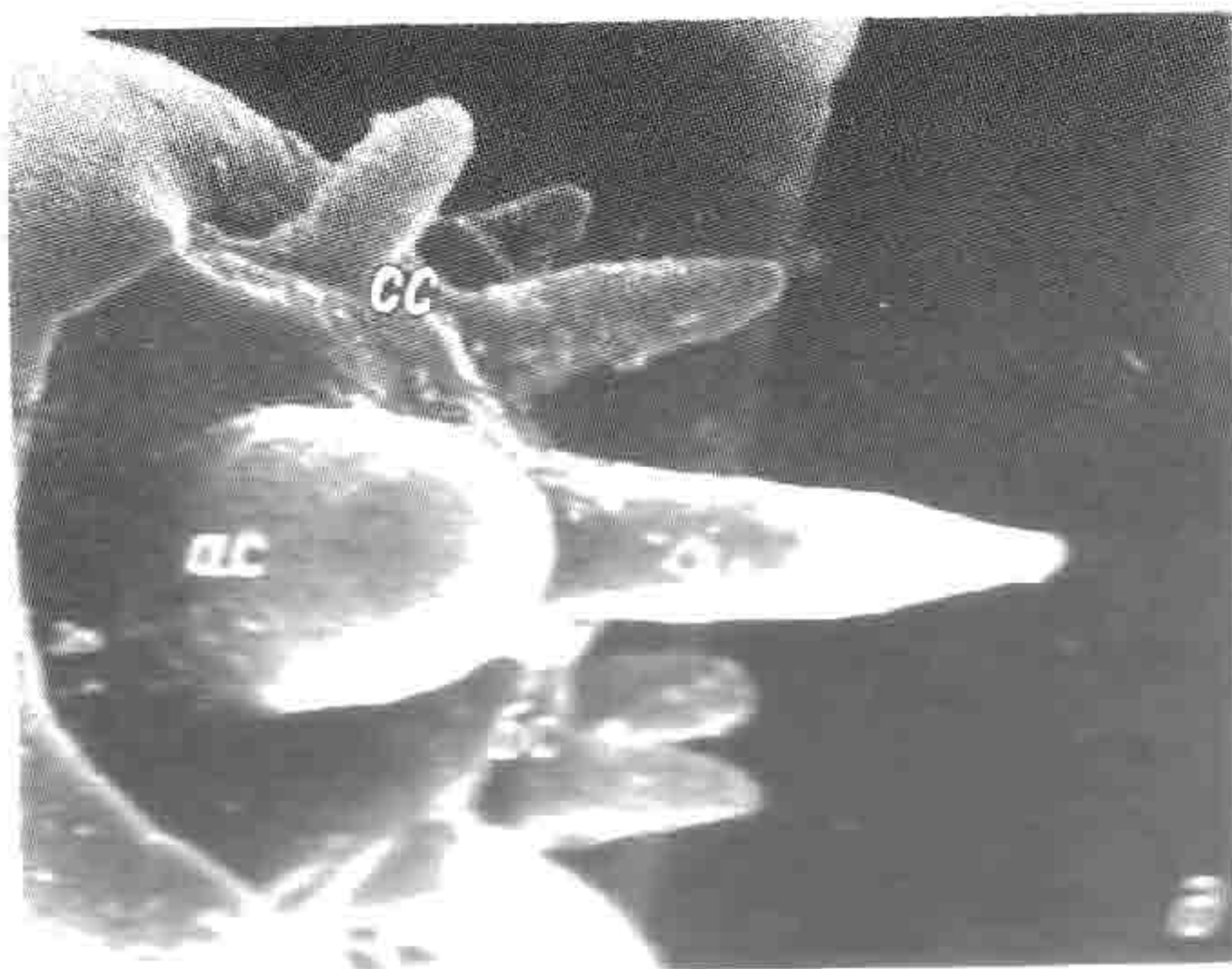
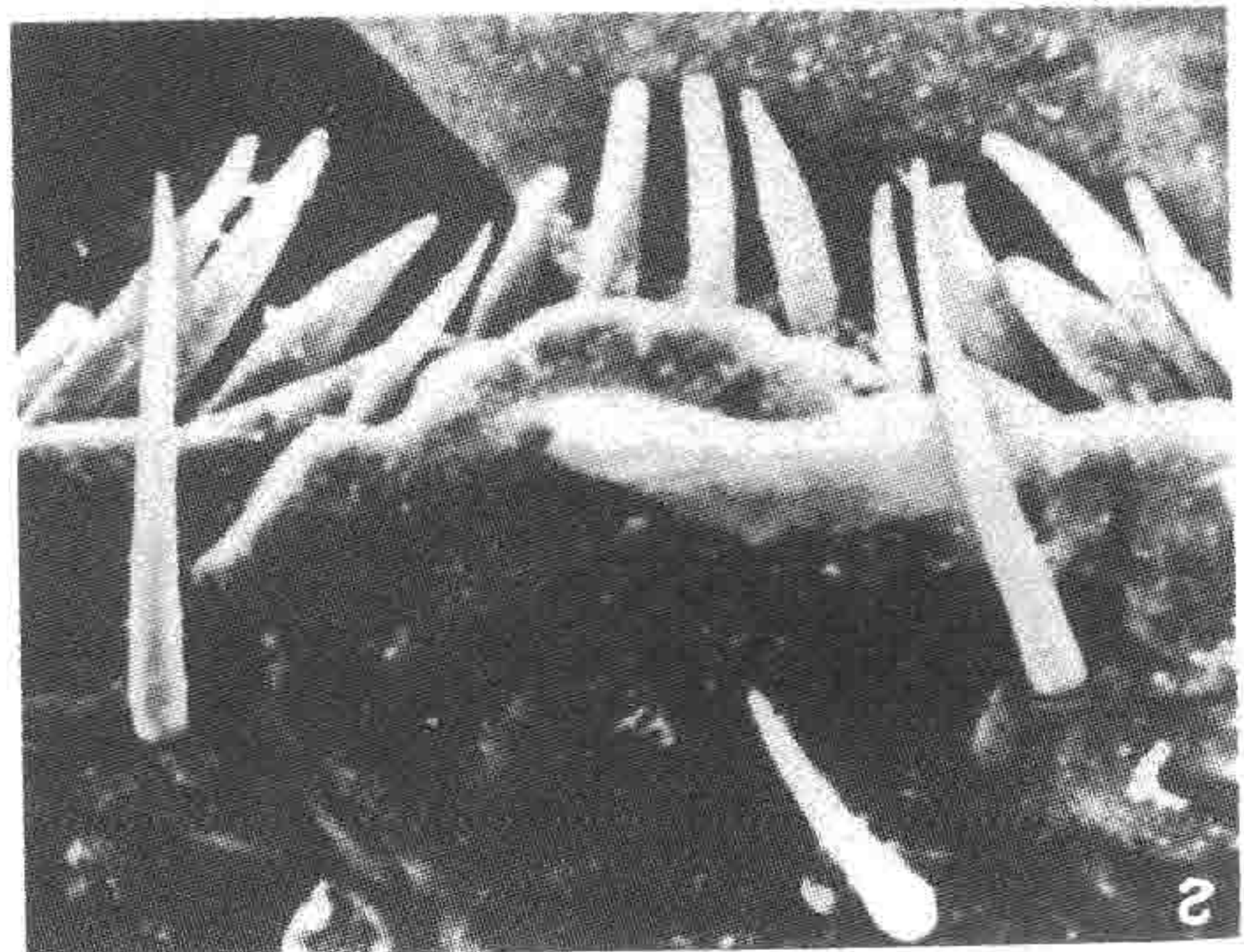
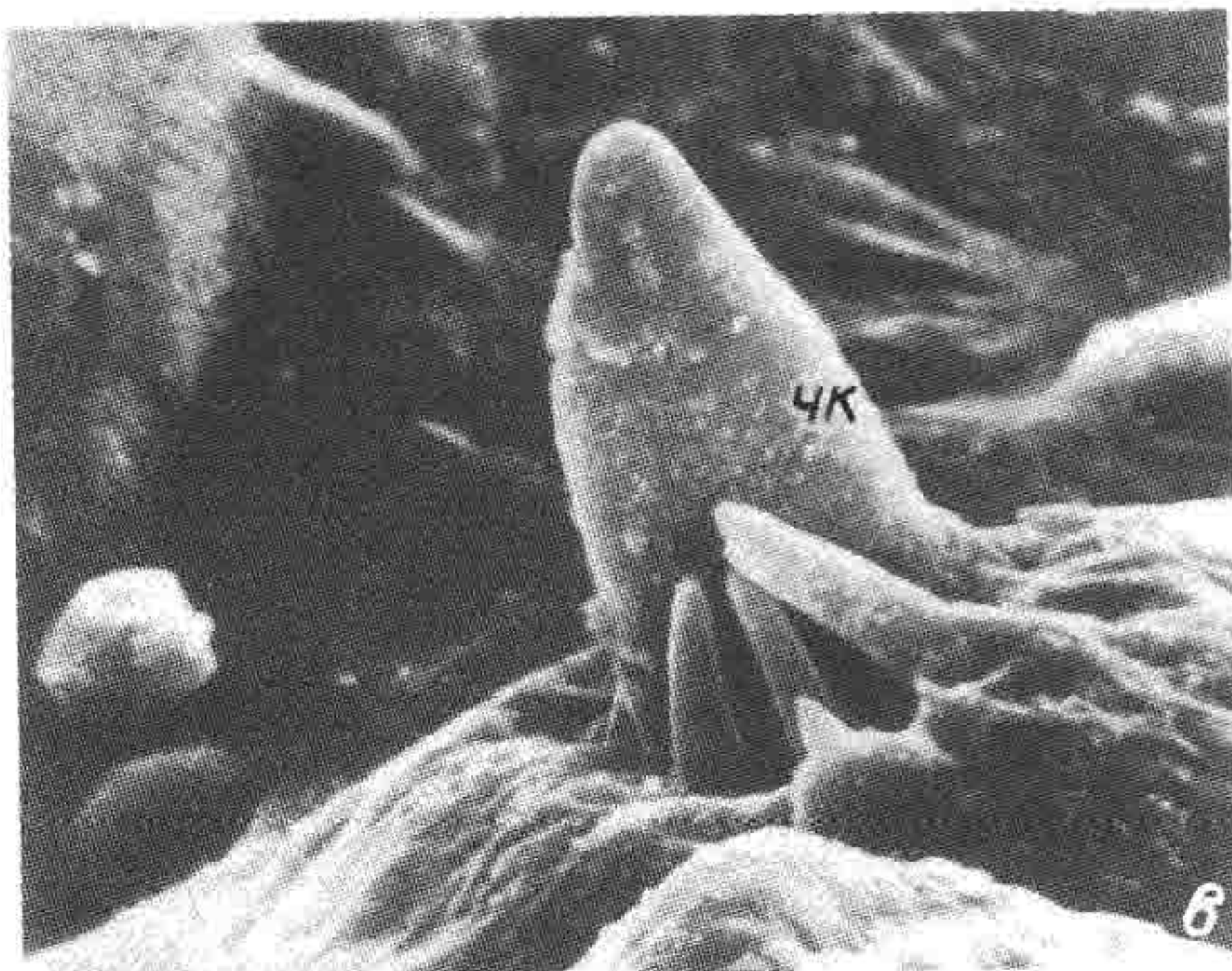
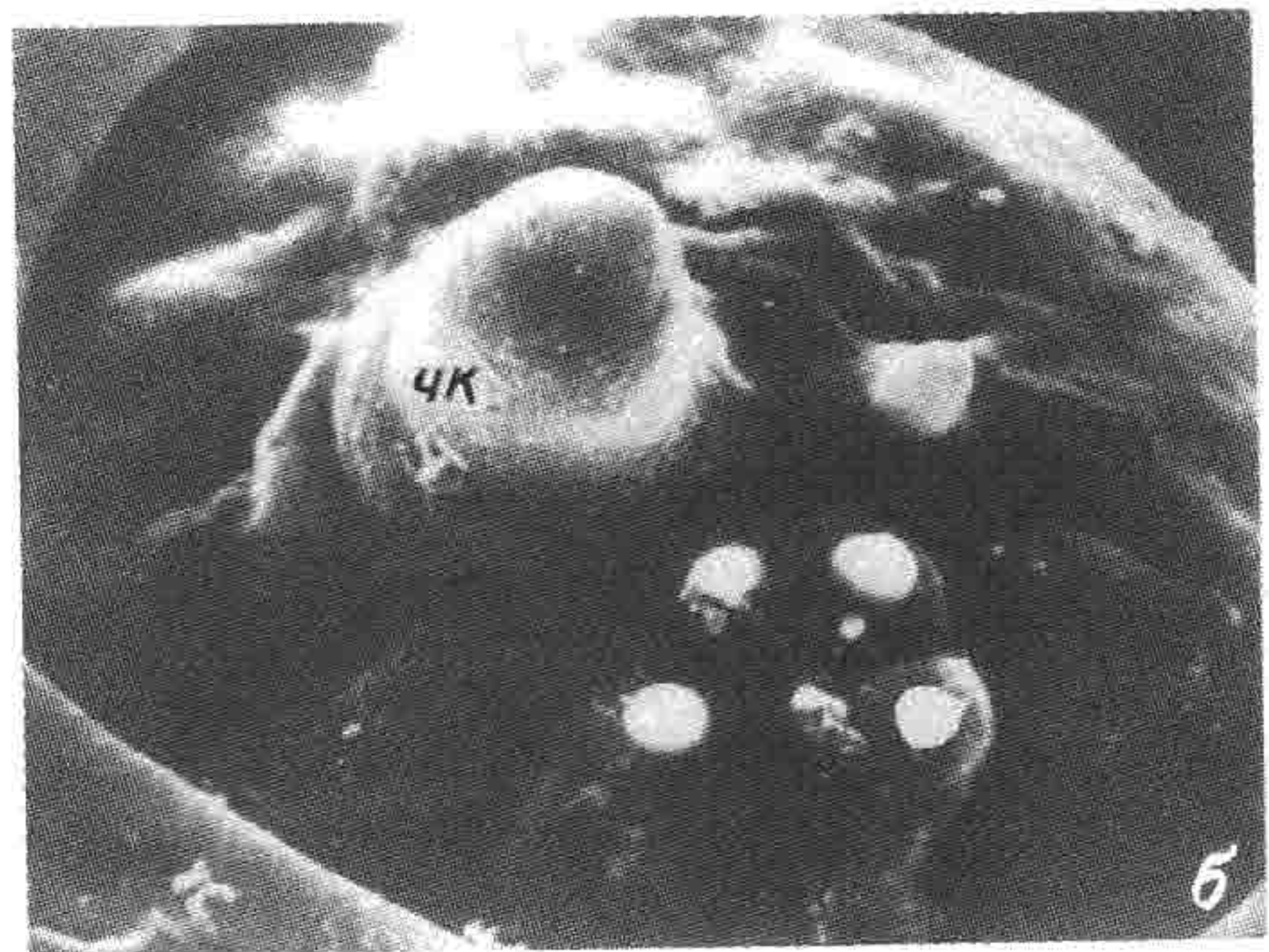
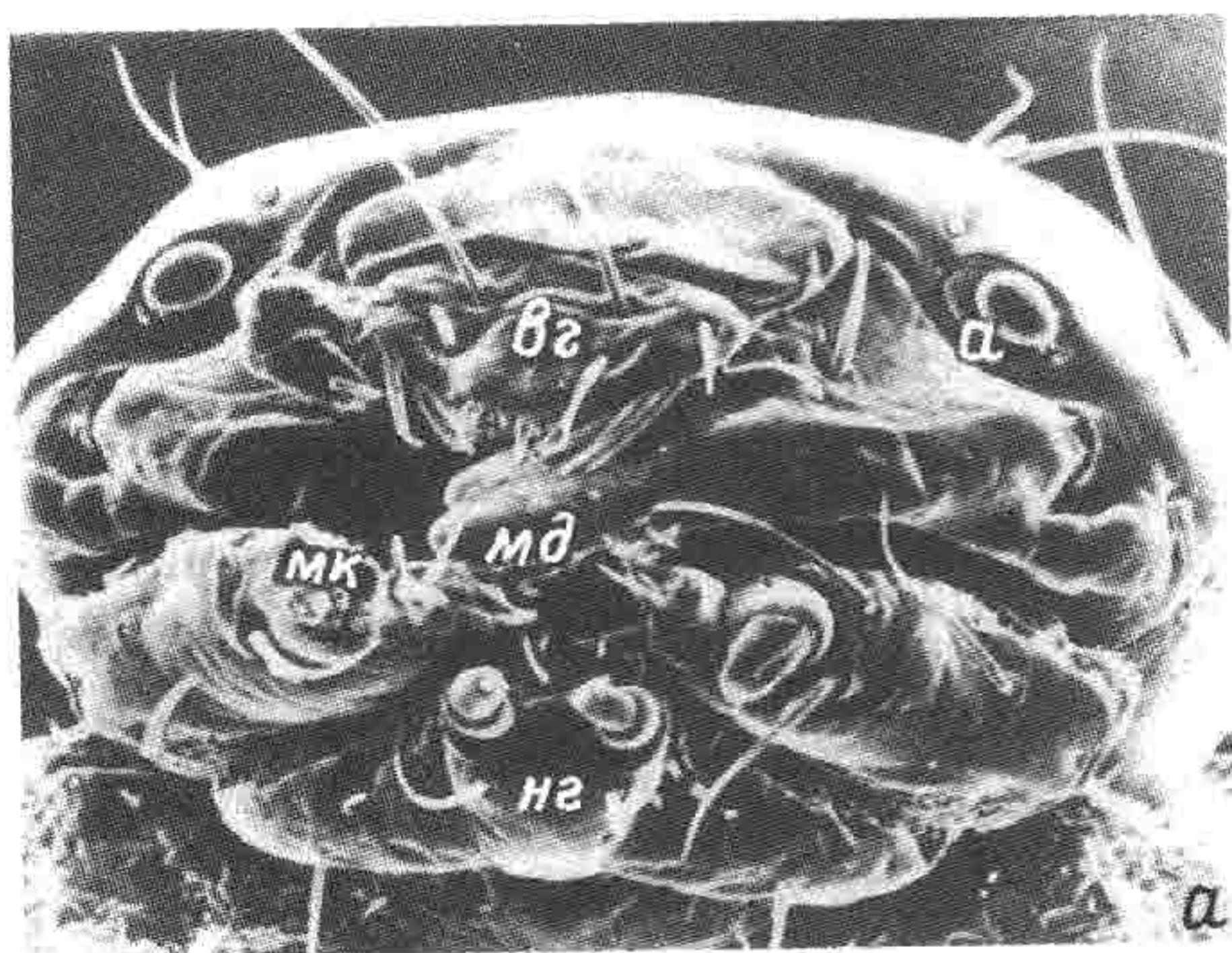


Рис. 2. Селективные участки строения клещей-паразитов.

a — *Scorpiomites* *sp.* (2000); *б* — *Anthonomus* *sp.* (2000); *в* — *Psolidium* *maxillosum* *F.*, *в* — вынутая площадка того же *F.*, *г* — *Psolidium* *maxillosum* *F.*, *д* — верхняя

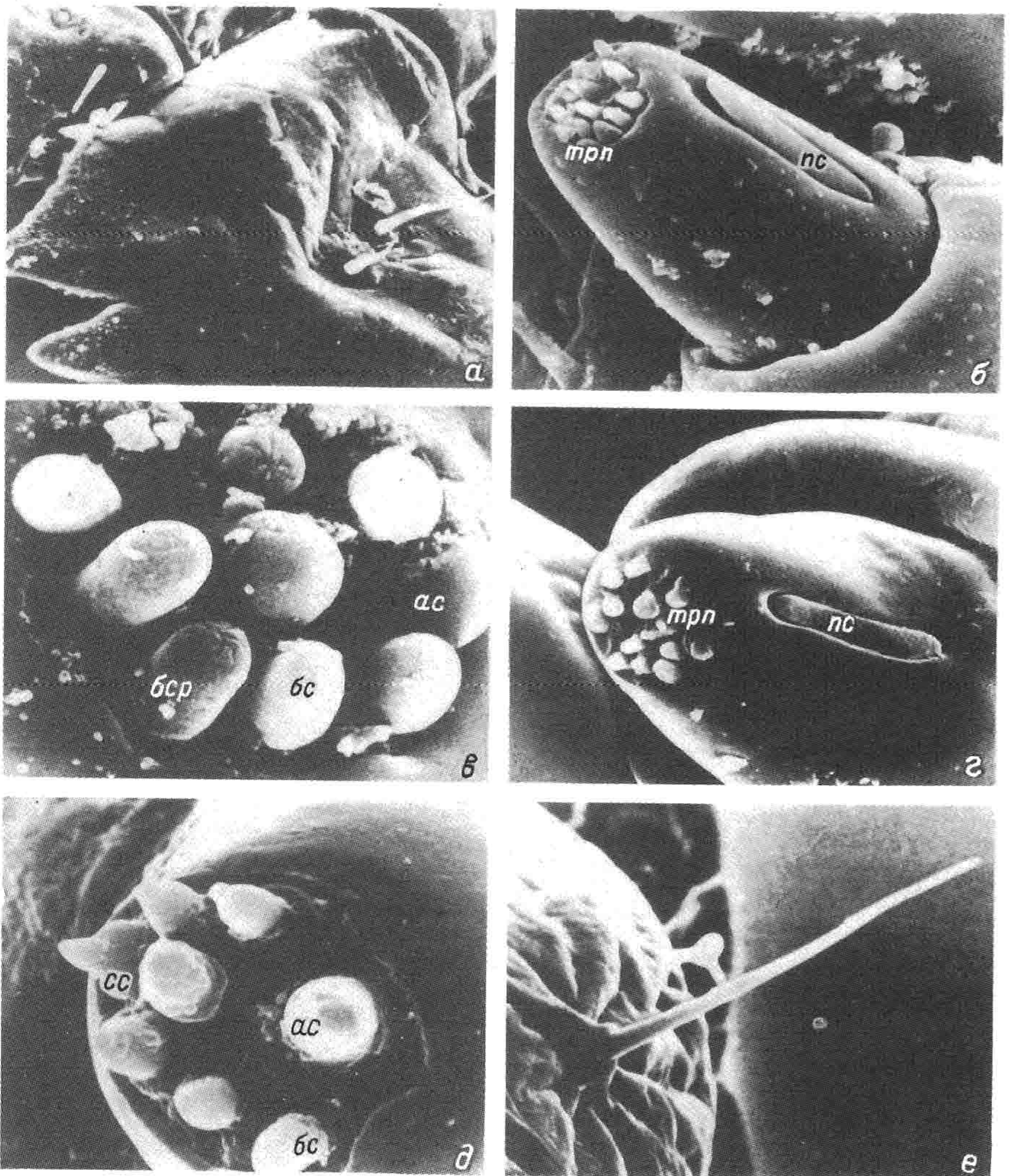


Рис. 3. Сенсорные органы личинок долгоносиков.

a — *Anthonomus humeralis* Pz., мандибула ($\times 750$); *б* — *Ceutorhynchus punctiger* Gyll., дистальный членок максиллярного щупика ($\times 2500$); *в* — *Auleutes epilobii* Pk., сенсиллы максиллярного щупика ($\times 10\ 000$); *г* — *Poophagus sisymbrii* F., дистальный членок максиллярного щупика ($\times 2500$); *д* — *Pseudostyphlus pilulatus* Gyll., сенсиллы максиллярного щупика ($\times 7500$); *е* — *Ceutorhynchus punctiger* Gyll., трихонидная сенсилла на брюшке ($\times 1000$). *бср* — базиконическая сенсилла с раскрывающейся вершиной, *пс* — пальцевидная сенсилла, *трп* — терминальная рецепторная площадка. Остальные обозначения, как на рис. 2.