

УДК 595.768.12:574.24:591.543

**О СПОСОБЕ ЯЙЦЕКЛАДКИ И ТЕРМОЛАБИЛЬНОСТИ
ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ЛЖЕРАДУЖНИЦЫ
PLATEUMARIS BRACCATA (SCOP.) (COLEOPTERA,
CHRYSOMELIDAE: DONACIINAE)**

© 2020 г. Д. А. Кучеров

Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034 Россия
e-mail: d.kucherov@spbu.ru

Поступила в редакцию 4.12.2018 г.
После доработки 3.02.2020 г.
Принята к публикации 3.02.2020 г.

Несмотря на уникальный образ жизни жуков-радужниц (*Chrysomelidae*, *Donaciinae*) и давний интерес биологов к этой своеобразной группе, многие аспекты их экологии остаются неизвестными или изучены слабо. В настоящей работе путем наблюдений в садке и в природных условиях проверены противоречивые данные предыдущих авторов о том, питаются ли имаго лжерадужницы *Plateumaris braccata* и каким образом самки этого вида откладывают яйца. Получены данные о скорости и температурной зависимости эмбрионального развития *P. braccata*. Этот вид отличается малым значением нижнего температурного порога развития и относительно большой суммой градусо-дней, необходимой для завершения эмбриогенеза, по сравнению с другими ранее изученными представителями семейства листоедов (*Chrysomelidae*).

Ключевые слова: листоеды, радужницы, *Donaciinae*, яйцекладка, развитие, температура.

DOI: 10.31857/S0367144520010025

Радужницы (*Donaciinae*) – уникальное в биологическом отношении подсемейство жуков-листоедов (*Chrysomelidae*). Личинки радужниц перешли к обитанию в водной среде, где они прикрепляются к погруженным в воду стеблям и корням травянистых растений и питаются их соками. До сих пор неясно, как в эволюции произошло такое радикальное изменение образа жизни. В ближайших к радужницам подсемействах листоедов личинки живут на суше и обычно развиваются внутри растительных тканей (*Sagrinae*, *Bruchinae*, некоторые *Criocerinae*) или открыто на растениях (большинство *Criocerinae*).

Род *Plateumaris* Thoms. (лжерадужницы) сохранил ряд примитивных морфологических черт и, по-видимому, занимает базальное положение в подсемействе (Askevold, 1990, но см. Kölsch, Pedersen, 2008). Многие виды *Plateumaris* связаны с болотами и влажными лугами (Schwarz, 1893; Дубешко, Медведев, 1989). Можно предположить, что экологически они занимают промежуточное положение между предковыми сухо-

путными формами и более продвинутыми обитателями водоемов. Биология и экология представителей рода *Plateumaris* изучены очень слабо. Их сезонные циклы неизвестны, а продолжительность отдельных стадий развития не была измерена с достаточной точностью не только у *Plateumaris*, но и ни у одного вида радужниц в целом. Например, согласно Бёвину (Böving, 1911), продолжительность эмбрионального развития *Plateumaris braccata* (Scop.) (= *nigra* (F.)) варьирует от 8 до 12 сут. Невозможно заключить, насколько это быстро или медленно по сравнению с другими листоедами, так как автор ничего не говорит о температуре, при которой протекало развитие.

В 2016 г. в черте Санкт-Петербурга, в прибрежных зарослях тростника *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. в Невской губе, мы обнаружили многочисленную популяцию *P. braccata* – вида, который указан как очень редкий для Ленинградской области (Романцов, 2007). Полноценный учет численности мы не проводили, но в течение часовой прогулки вдоль берега можно было насчитать сотни особей. Они сидели парами и поодиночке, чаще всего – на стебле над основанием листовой пластинки, головой вниз.

Известно, что личинки *P. braccata* развиваются на корнях тростника и осоковых, где и окукливаются в твердом коконе, а имаго встречаются открыто на тех же растениях (Беньковский, 2014). Данные о питании взрослых жуков противоречивы. Согласно одним авторам (Böving, 1911; Menzies, Cox, 1996), жуки питаются листьями тростника, оставляя характерные следы: жук выгрызает ямку в молодом скрученном листе, и, когда лист впоследствии разворачивается, на пластинке остается поперечный ряд округлых отверстий. Однако Беньковскому (2014) не удалось найти погрызы на тростнике в местообитании, где была собрана большая серия *P. braccata*, хотя на других растениях жуки не встречались. Помещенные в садок с листьями тростника, они в течение недели спаривались, но не питались. Тот же автор приводит аналогичные данные об отсутствии следов питания имаго *P. sericea* (L.) на их кормовом растении – ирисе. Для североамериканского вида *P. nitida* (Germar) отмечено питание цветками калужницы (*Caltha palustris*) (Woodruff, 1913).

Не установлен окончательно и способ яйцекладки у *P. braccata*. В отличие от большинства радужниц, самки *Plateumaris* имеют заостренный, сильно склеротизованный и нередко зубчатый по краю яйцеклад – вероятно, такая форма облегчает откладку яйца внутрь растительных тканей (Schwarz, 1893; Askevold, 1990). Бёвинг (Böving, 1911) содержал имаго *P. braccata* в садке, куда была также помещена банка с водой и растениями, и выяснил, что самки ночью откладывают рассеянные скопления яиц в основания листьев, не погруженных в воду. Найти кладки в природе ему не удалось, и осталось неизвестным, было ли поведение самок искажено условиями содержания. Самки *P. flavipes* (Lac.) откладывают яйца в стебли камыша и рогоза (Hoffman, 1940), а самки *P. constricticollis* Jacoby – в стебли тростника и осоковых (Sota et al., 2007).

Основной целью настоящей работы было получение первых сведений о ранних этапах жизненного цикла *P. braccata*, которые станут отправной точкой для изучения биологии этого вида в природных и лабораторных условиях. В частности, нам представлялось важным выяснить, каким образом и в какую часть растения самка *P. braccata* откладывает яйца и каковы сроки эмбрионального развития. Поскольку работа предполагала долгосрочное содержание жуков в садках, мы также смогли проверить выводы предыдущих авторов о том, питаются имаго или нет.

15 имаго *P. braccata* были собраны вручную 3 июня, еще 22 жука – 15 июня. Жуков держали в стеклянных цилиндрах диаметром 17 см и высотой 25 см под люминесцентными лампами широкого спектра Dulux L 55 W/830 (Osram GmbH, Германия) при длине светового дня 20 ч. Исходно в каждом цилиндре было 14–17 особей. Сверху цилиндры были накрыты тюлем, закрепленным вокруг горла с помощью резинки. На дно тонким слоем были насыпаны опилки, которые регулярно увлажняли для поддержания высокой относительной влажности воздуха. В каждом цилиндре были 2 стаканчика с водой, в одном из которых стояли нарезанные стебли тростника, а в другом – соцветия осоки, камыша и сныти (*Aegopodium podagraria* L.). Тростник собирали в удаленном местообитании, где не было радужниц, чтобы случайно не занести кладки их яиц. Растения ежедневно заменяли свежими и тщательно проверяли на наличие погрызов и кладок. Кроме того, мы несколько раз в день наблюдали за поведением жуков, в частности, откладывают ли они яйца и питаются ли.

Каждую найденную кладку в тот же день целиком переносили на лист тростника, который, в свою очередь, помещали в чашку Петри диаметром 40 мм на слой влажных опилок. Чашки с кладками распределяли случайным образом между 5 термостатами с постоянными температурами 14, 17, 20, 23 и 26 °C при 20 ч света в сутки. Регистрация и запись фактической температуры происходили автоматически каждые 10 с. Время вылупления личинок и их количество отмечали дважды в день, утром и вечером, наблюдая кладки под бинокулярным микроскопом. Вылупляемость рассчитывали как процент яиц, развитие которых завершилось выходом личинки. Полученные продолжительности эмбрионального развития (сут) усредняли по каждой кладке и переводили в скорости (1/сут). Статистический анализ проводили в программной среде R, версия 3.5.1, с помощью пакета RStudio (RStudio Team, 2016; R Core Team, 2017). Зависимость скорости развития R от температуры T описывали с помощью уравнения линейной регрессии $R = a + bT$ (Campbell et al., 1974). Параметры a и b с их ошибками определяли обобщенным методом наименьших квадратов (GLS) с ограниченной оценкой максимального правдоподобия (REML). Регрессионный анализ проводили, используя функцию `gls()` в пакете `nlme` (Pinheiro et al., 2018), указав, что дисперсия отличается в каждом температурном режиме (функция `varIdent`). Требования гомогенности, линейности и нормальности остатков проверяли визуально по соответствующим графикам. Нижний порог развития вычисляли как $-a/b$, сумму градусо-дней – как $1/b$.

Чтобы убедиться, что способ яйцекладки, который наблюдали в садке, был естественным поведением самок, а не следствием содержания их в неволе, 11 августа в том же местообитании мы собрали 37 стеблей тростника и вскрыли их скальпелем в поисках кладок.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Питание имаго

Продолжительность жизни *P. braccata* в неволе была в целом невелика, что согласуется с данными о коротком периоде активности имаго в природе (Menzies, Cox, 1996). К 22 июня из 37 собранных имаго живыми остались только 13, которые были выпущены обратно в природу. Остальные 24 особи в среднем прожили 7.6 сут с момента поимки (минимум 1 сут, максимум 18 сут).

В природе были обнаружены характерные погрызы в виде ямок на свернутых молодых листьях тростника и поперечных рядов отверстий на развернутых листьях. Свежие погрызы в виде ямок мы наблюдали и в садке, но единично и не при каждой смене корма. Кроме того, жуки посещали предложенные им соцветия и изредка грызли цветки. Таким образом, в отличие от более южной популяции *P. braccata* из Саратовской обл., где питание имаго не было отмечено вообще (Беньковский, 2014), петербургские

жуки нуждаются в дополнительном питании, однако не прожорливы и повреждают лишь незначительную часть растения. Наше наблюдение согласуется с данными для других североευропейских популяций: датской (Böving, 1911) и английской (Menzies, Cox, 1996).

Яйцекладка

Откладка яиц в условиях садка происходила следующим образом. Самка ходила кругом по стеблю тростника, подогнув брюшко, пока не нащупывала край влагалища листа. После этого она вводила яйцеклад в тесное пространство между влагалищем листа и соломиной и откладывала туда белые узкоовальные яйца перпендикулярно оси стебля, так что в итоге вся кладка представляла собой правильный вертикальный ряд яиц, соприкасающихся краями и обращенных вершинами к краю влагалища листа. Все кладки, полученные в садке, были отложены под край листа: либо в пространство между влагалищем и стеблем, либо между краями влагалища, лежащими внахлест, либо в скрученный верхушечный лист. В общей сложности с 5 по 22 июня было получено 27 кладок, в среднем содержащих 34 яйца (минимум 3, максимум 69).

Из 37 стеблей тростника, срезанных на берегу залива в августе, 9 содержали по одной кладке *P. braccata*, которые по величине и расположению не отличались от полученных в садке. К моменту вскрытия стеблей выход личинок уже закончился, но остались пустые хорионы с выходными отверстиями. В 2 кладках были найдены несколько неразвившихся яиц, а в 4 – по одной личинке, погибшей в процессе выхода из влагалища листа.

Таким образом, можно считать установленным, что самки *P. braccata* откладывают яйца во влагалища листьев тростника, не повреждая растительных тканей. Бёвинг (Böving, 1911, стр. 96–97 и рис. 71) приводит очень похожее изображение кладки радужницы в тростнике, которую он предположительно определил как кладку *Donacia clavipes* F. (= *menyanthidis* Gyll.). Впрочем, яйца *Donacia* отличаются как цветом, так и наличием защитной желеобразной массы, так что их трудно перепутать с яйцами *Plateumaris*. В то же время описание кладки *P. braccata* как отдельных яиц, рассеянных у основания листовой пластинки тростника (Böving, 1911, стр. 96–97 и рис. 72), совершенно не соответствует тем кладкам, которые мы наблюдали в садке и в природе.

Скорость и термоллабильность эмбрионального развития

Все биологические процессы у насекомых зависят от температуры среды, и для получения точных характеристик продолжительность их развития необходимо измерять при ряде постоянных температур. В отличие от приблизительных результатов, получаемых в комнатных или природных условиях, точно определенные нормы реакции на температуру можно напрямую сравнивать между собой. Выживаемость *P. braccata* в период эмбрионального развития была максимальной при 20–23 °C и несколько снижалась при более высокой и низких температурах (см. таблицу). Скорость развития линейно возрастала между 14 и 23 °C, а при 26 °C была несколько меньше, чем следовало ожидать, исходя из линейной зависимости, поэтому данные при этой температуре не были учтены в регрессионном анализе. Параметры линейной регрессии скорости развития по температуре составили (\pm стандартная ошибка): $a = -0.0519 \pm 0.00317$, $b = 0.0058 \pm 0.00019$. Следовательно, для завершения эмбриогенеза *P. braccata* было

Успешность и продолжительность эмбрионального развития *Plateumaris braccata* (Scop.) при пяти постоянных температурах

Фактическая температура, °С	Число кладок (в скобках – исходное число яиц)	Вылупляемость, %	Средняя продолжительность развития ± стандартное отклонение, сут
14.3	5 (149)	76.5	31.7 ± 1.6
17.2	5 (226)	79.6	21.7 ± 1.3
19.9	5 (160)	85.0	16.0 ± 0.8
23.3	6 (208)	85.1	11.8 ± 0.6
26.0	5 (168)	81.0	10.7 ± 0.7

необходимо 172.7 градусо-дня выше пороговой температуры 9.0 °С. В целом развитие было сравнительно долгим (см. таблицу). У листоедов, температурные нормы развития которых изучены, эмбриогенез в среднем занимает 12.9 сут при 17 °С и 6.6 сут при 23 °С, что соответствует 96.6 градусо-дня выше 10.5 °С (Kutcherov, 2016). Таким образом, эмбриональное развитие *P. braccata* протекает медленно и характеризуется низкой термоллабильностью (низкой величиной коэффициента *b*), что в целом свойственно представителям базальных групп насекомых (Медников, 1966).

Отдельно стоит отметить стимулирующее влияние яркого света на выход личинок *P. braccata*. При осмотрах было многократно замечено, что, как только кладку помещали на предметный столик микроскопа и наводили на нее пучок света, полностью сформированные и готовые к выходу личинки поспешно покидали оболочку яйца. Весь процесс вылупления занимал у них не более 20 с. Такое фотофобное поведение отчасти объяснимо, поскольку в природе, покинув влагище листа тростника, личинка должна упасть в воду и переместиться ко дну, против градиента освещенности. Отрицательный фототаксис сохраняется и у взрослых личинок (Беньковский, 2014).

Несмотря на более чем столетний интерес энтомологов к образу жизни радужниц (Беньковский, 2014), полученные результаты – пока лишь один из первых шагов в экспериментальном изучении экологии не только рода *Plateumaris*, но и всего этого древнего и своеобразного подсемейства листоедов. В указанном местообитании в Невской губе нам также удалось найти на корнях тростника личинок *P. braccata* разных возрастов и коконы с предкуколками, но попытки проследить их развитие в лаборатории не увенчались успехом. Разработка подходящих методов содержания и выяснение особенностей постэмбрионального развития данного вида – задача будущих исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает признательность А. О. Беньковскому (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва) за подтверждение определения вида.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана грантом Российского научного фонда № 18-74-00039 и частично выполнена в ЦКП «Хромас» Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беньковский А. О. 2014. Листоеды-радужницы (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae). Ливны: Издатель Мухаметов Г. В., 380 с.
- Дубешко Л. Н., Медведев Л. Н. 1989. Экология жуков-листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Издательство Иркутского университета, 224 с.
- Медников Б. М. 1966. Эволюционные аспекты термолABILITY развития насекомых. Успехи современной биологии **61** (2): 247–259.
- Романцов П. В. 2007. Обзор жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Санкт-Петербурга и Ленинградской области. Энтомологическое обозрение **86** (2): 306–336.
- Askevold I. S. 1990. Reconstructed phylogeny and reclassification of the genera of Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Quaestiones Entomologicae* **26**: 601–664.
- Böving A. G. 1911. Natural History of the Larvae of Donaciinae. Leipzig: Verlag von Dr. Werner Klinkhardt, 108 p.
- Campbell A., Frazer B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *Journal of Applied Ecology* **11** (2): 431–438.
- Hoffman C. E. 1940. Limnological relationships of some Northern Michigan Donaciini (Chrysomelidae; Coleoptera). *Transactions of the American Microscopical Society* **59** (3): 259–274.
- Kölsch G., Pedersen B. V. 2008. Molecular phylogeny of reed beetles (Col., Chrysomelidae, Donaciinae): the signature of ecological specialization and geographical isolation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **48** (3): 936–952.
- Kutcherov D. 2016. Thermal reaction norms can surmount evolutionary constraints: comparative evidence across leaf beetle species. *Ecology and Evolution* **6**: 4670–4683.
- Menzies I. S., Cox M. L. 1996. Notes on the natural history, distribution and identification of British reed beetles. *British Journal of Entomology and Natural History* **9**: 137–162.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Core Team. 2018. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1–137. [Пакег R] URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme> (дата обращения 1.3.2019).
- R Core Team. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, URL: <https://www.R-project.org> (дата обращения 1.3.2019).
- RStudio Team. 2016. RStudio: Integrated Development Environment for R, URL: <http://www.rstudio.com> (дата обращения 1.3.2019).
- Schwarz E. A. 1893. Note on the ovipositor of some species of *Donacia*. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **3**: 24–26.
- Sota T., Hayashi M., Yagi T. 2007. Geographic variation in body and ovipositor sizes in the leaf beetle *Plateumaris constricticollis* (Coleoptera: Chrysomelidae) and its association with climatic conditions and host plants. *European Journal of Entomology* **104** (2): 165–172.
- Woodruff L. B. 1913. *Donacia emarginata* Kirby (Coleoptera). A biographic note. *The Canadian Entomologist* **45** (7): 210–211.

ON THE OVIPOSITION MODE AND TEMPERATURE-SENSITIVITY OF EMBRYONIC DEVELOPMENT IN A REED BEETLE, *PLATEUMARIS BRACCATA* (SCOP.) (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE: DONACIINAE)

D. A. Kutcherov

Key words: leaf beetles, Donaciinae, oviposition, development, temperature.

SUMMARY

Despite a unique lifestyle of reed beetles and a long-time interest that this peculiar group enjoyed among biologists, many aspects of their ecology remain unknown or understudied. I verify contradictory statements of previous authors regarding adult feeding and oviposition in *Plateumaris braccata* with observations in the laboratory and in a natural habitat. The temperature-dependence of embryonic development in this species is also studied. The lower temperature threshold for development is smaller and the sum of degree-days is greater than is typically found in other leaf beetles studied in this regard.