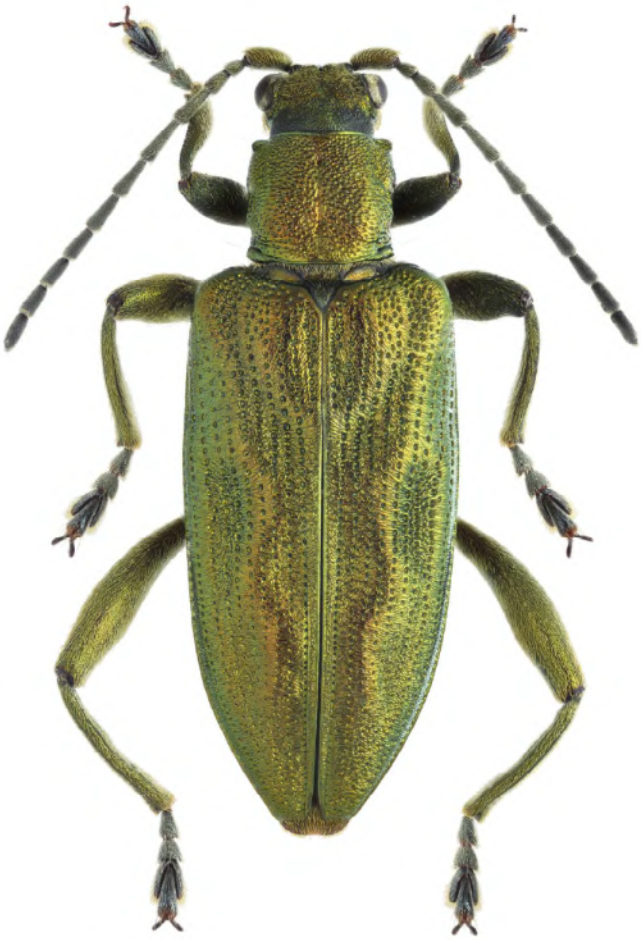
А.О. Беньковский



Жизнь листоедов-радужниц (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae)

Ливны
Издатель Мухаметов Г.В.
2015

УДК 591.524.112 + 591.531.13 + 591.531.19 + 591.551 + 595.768.12
ББК 28.691.89
Б46

Беньковский А.О.

Б46 Жизнь листоедов-радужниц (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae)/Беньковский Андрей Олегович – Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., 2015. – 378 с.: ил.
ISBN 978-5-904246-61-7

В книге рассматриваются образ жизни и стадии развития листоедов-радужниц – одних из самых обычных пресноводных насекомых. Описаны методы сбора яиц, личинок и коконов радужниц, приготовления препаратов для изучения морфологии. Приведены определительные таблицы радужниц по имаго, по изолированным надкрыльям и по личинкам. Описаны коконы и куколки. Составлен каталог кормовых растений имаго и личинок. Уделяется внимание биотопическому распределению, проблеме сокращения ареалов радужниц, их взаимоотношениям с другими организмами. Описано поведение жуков-радужниц при питании, во время спаривания и откладки яиц. Изучены циклы развития радужниц. Книга сопровождается многочисленными иллюстрациями, бóльшей частью оригинальными.

Книга рассчитана на энтомологов, зоологов, гидробиологов, экологов, преподавателей и студентов биологических факультетов; будет интересна широкому кругу любителей природы, интересующихся жизнью пресных водоемов.

УДК 591.524.112 + 591.531.13 + 591.531.19 + 591.551 + 595.768.12
ББК 28.691.89

На обложке: имаго радужницы *Donacia bicolora* (с любезного разрешения автора фото К.В. Макарова)

Рецензенты:

Е.В. Гуськова, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии Алтайского государственного университета, Барнаул.

А.А. Котов, доктор биологических наук, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва.

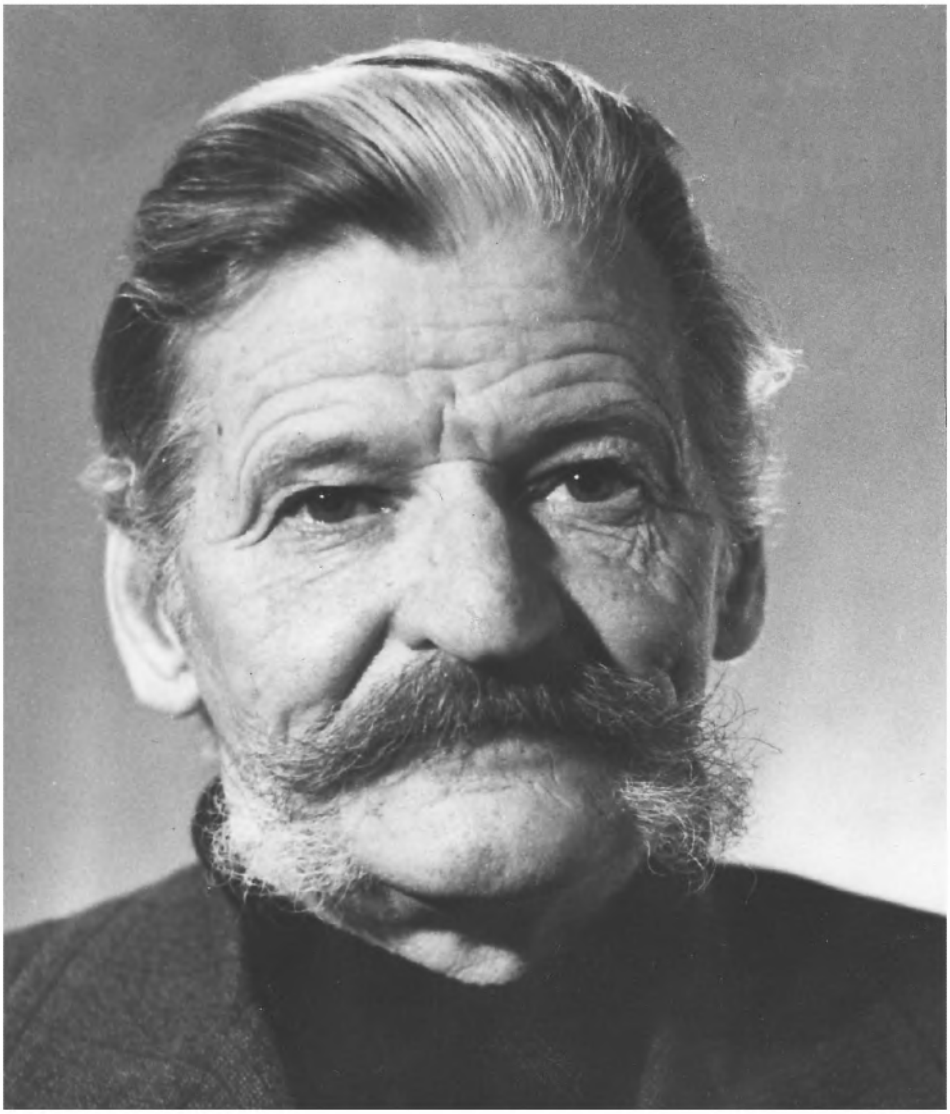
А.А. Прокин, кандидат биологических наук, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок.

Книга утверждена к печати Ученым советом Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук.

Книга представляет собой преиздание электронного ресурса: Беньковский А.О. 2014. Листоеды-радужницы (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae). Ливны: Издатель Мухаметов Г.В., с небольшими дополнениями.

ISBN 978-5-904246-61-7

© Беньковский А.О., 2015
© Web-Книга, оформление, 2015



Это издание посвящается памяти Михаила Михайловича Овсянникова (1924-2001)

Автор выражает сердечную благодарность Игорю Игоревичу Овсянникову за финансовую поддержку издания и надеется, что эта книга послужит светлой памяти Михаила Михайловича Овсянникова.



Жизнь листоедов-радужниц (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae)

Андрей Олегович Беньковский

bienkowski@yandex.ru

При углубленном исследовании образа жизни даже такой небольшой группы насекомых, как донации, кажущееся однообразие в их общей биологии легко сменяется выводом, что каждый вид имеет свой совершенно особый образ жизни, от которого он не отклоняется и которым существенно отличается от других видов.

В.Б. Шавров

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ **8**

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ОБРАЗА ЖИЗНИ И СТАДИЙ РАЗВИТИЯ РАДУЖНИЦ **12**

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ **15**

Материал по преимагинальным стадиям 15
Материал имаго 15
Сбор и сохранение личинок и коконов. 15
Нахождение и сохранение яйцекладок 16
Определение видовой принадлежности личинок 16
Исследование морфологии личинок 17
Выяснение кормовых растений 18
Изучение репродуктивного поведения 18
Изучение жизненного цикла 19
Изучение поведения жуков во время питания 20
Номенклатура названий насекомых 20

ГЛАВА 3. ИЗУЧЕННЫЙ МАТЕРИАЛ (КЛАДКИ ЯИЦ, ЛИЧИНКИ И КОКОНЫ) **22**

ГЛАВА 4. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ ВЗРОСЛЫХ РАДУЖНИЦ ФАУНЫ РОССИИ **36**

Определительная таблица родов 36
Определительная таблица рода *Macroplea* 37
Определительная таблица рода *Neohaemonia* 38
Определительная таблица рода *Donacia* 39
Определительная таблица рода *Plateumaris* 48
Определительная таблица рода *Sominella* 51

ГЛАВА 5. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ ЕВРОПЕЙСКИХ ВИДОВ ПО НАДКРЫЛЬЯМ **52**

Определительная таблица рода *Donacia* по надкрыльям 52
Определительная таблица рода *Plateumaris* по надкрыльям 59

ГЛАВА 6. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ЛИЧИНОК **61**

Общая морфология 61
Возрастные изменения морфологии личинок 62
Сравнительная морфология 63
Терминология и диагностические признаки 64
Расхождения во мнениях о морфологии и систематике личинок 67

ГЛАВА 7. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ ЛИЧИНОК **72**

Определительная таблица родов 72
Определительная таблица видов родов *Macroplea* и *Neohaemonia* 73
Определительная таблица рода *Donacia* 74
Определительная таблица рода *Plateumaris* 78

ГЛАВА 8. ОПИСАНИЯ ЛИЧИНОК И БИБЛИОГРАФИЯ **81**

Donaciinae 81
Donacia 81
Donaciasta 100
Macroplea 100
Neohaemonia 103
Plateumaris 103

ГЛАВА 9. КУКОЛКА И КОКОН **108**

Морфология куколки 108
Строение кокона 110

ГЛАВА 10. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ОБРАЗ ЖИЗНИ РАДУЖНИЦ **115**

Биотопическое распределение 115

Образ жизни имаго 117
Расселение 124
Образ жизни личинок 125
Образование кокона и окукливание 127
Существование популяций радужниц в течение длительного времени 129
Сокращение ареалов радужниц 131

ГЛАВА 11. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАДУЖНИЦ И РАСТЕНИЙ-ХОЗЯЕВ 134

Кормовые связи 134
Каталог кормовых растений радужниц 137
Анализ кормовой специализации радужниц 149
Способы питания жуков 155
Эволюция способов питания жуков 163
Способы питания личинок 164
Эволюция кормовых связей радужниц 165
Вред, причиняемый радужницами кормовым растениям 169
Растение как место постройки кокона 170

ГЛАВА 12. РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ 173

Прекопуляционное поведение 175
Спаривание 176
Яйцекладка и яйца 183

ГЛАВА 13. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ РАДУЖНИЦ 190

Описание изученных циклов развития 194
Непосредственное наблюдение продолжительности развития 207
Асинхронность развития 208
Сравнение изученных жизненных циклов 209
Типы жизненного цикла радужниц 209
Сроки лёта жуков-радужниц в разных климатических зонах 210
Жизненные циклы радужниц в Европе 212
Жизненные циклы радужниц на Дальнем Востоке 213
Жизненные циклы североамериканских видов 213
Жизненные циклы тропических видов 215
Вариабельность продолжительности развития 215

ГЛАВА 14. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАДУЖНИЦ С БАКТЕРИЯМИ И ЖИВОТНЫМИ 216

Бактерии – симбионты радужниц 216
Хищники и паразиты радужниц 217
Комменсализм 218

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 219

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ НАСЕКОМЫХ 249

РИСУНКИ 255

ТАБЛИЦЫ 343

ВВЕДЕНИЕ

Радужницы – это сравнительно небольшая по числу видов группа жуков–листоедов (отряд Coleoptera, семейство Chrysomelidae: подсемейство Donaciinae). Всего известно около 170 видов радужниц, относящихся к семи родам: *Donacia, Donaciasta, Macroplea, Neohaemonia, Plateumaris, Poecilocera, Sominella* (Askevold, 1988; Borowiec, 1984; Leschen, Konstantinov, 2014). Они распространены по всему свету за исключением Южной Америки, однако главная область их распространения лежит в умеренных зонах Евразии и Северной Америки. В тропических областях Азии, в Африке и Австралии живут только отдельные виды (Goecke, 1935; Jolivet, Hawkeswood, 1995). В Палеарктической фауне насчитывается около 90 видов из шести родов (Silfverberg, 2010), из них на территории России водятся 53 вида из пяти родов (см. Главу 4. «Определительные таблицы взрослых радужниц фауны России»), а в Европейской части России – 31 вид из трех родов (Беньковский, 2011).

Радужницы – одни из наиболее обычных обитателей пресных водоемов: рек, озер, прудов, канав, встречаются также на болотах и сырых лугах. Эти длинноусые жуки средней величины (от 4 до 10мм в длину) (рис. 1–3) и обычно яркой «металлической» окраски часто попадаются в течение теплого времени года в зарослях водных и болотных трав. Они ползают по листьям, сидят в цветках, перелетают с растения на растение.

Русское название этих насекомых, радужницы, происходит от радужного металлического блеска, присущего многим из них. Научное латинское название *Donacia*, от греческого «dónaks», «dónakos», означающего «тростник, камыш», а также английское «reed beetle», немецкие «Schilfkäfer», «Rohrkäfer», финское «ruokokuoriaiset» – «тростниковый (или камышовый) жук», менее точны, так как немногие виды питаются на этих растениях. Другое английское название «longhorned leaf beetles» – «буквально: длиннорогие жуки листоеды» или «усачёвые жуки-листоеды» подчеркивает внешнее сходство с жуками-усачами (Cerambycidae), но неудачно, поскольку указывает на другое семейство жуков. Польское «rzęsielnice», которое можно перевести как «речницы», довольно правильно отражает биотопическую приуроченность этих насекомых.

Радужниц трудно спутать с какими-либо другими жуками как на взрослой (имагинальной), так и на личиночной стадии, а их биологические особенности уникальны среди насекомых. Характерная черта образа жизни радужниц – очень тесная связь с растениями-хозяевами на всех стадиях жизненного цикла (рис. 4). Взрослые насекомые питаются надводными (реже подводными) частями растений, здесь же происходит

спаривание. Самки откладывают яйца на подводные части растений или в растительные ткани. Личинки (рис. 8) питаются на корнях, корневищах или листьях под водой, высасывая растительные соки. Они дышат, протыкая растительные ткани парными крючками на конце брюшка и достигая воздухоносных межклетников (в некоторой степени личинки способны к кожному дыханию растворенным в воде кислородом). Окукливание происходит под водой в коконе, прикрепленном к растению (рис. 5–7). Кокон заполнен воздухом из межклеточных пространств подводных частей растения через прогрызенное личинкой отверстие (или пару отверстий). Каждый вид радужниц использует определенный, обычно узкий круг растений-хозяев.

Хотя радужницы известны давно, длительное время привлекают к себе внимание ученых и упоминаются буквально во всех книгах, посвященных животному миру пресных водоемов, образ жизни этих жуков изучен недостаточно. Личинки многих видов до недавнего времени не были известны науке, а некоторые неизвестны до сих пор, не говоря уже об остальных стадиях развития. Это сильно затрудняет исследования, так как личинки разных видов часто встречаются в одних и тех же местообитаниях. Сведения о кормовых растениях радужниц неполны. Исследования поведения этих жуков, в частности, репродуктивного, по существу, только начинается. Цикл развития радужниц был до недавнего времени совершенно не изучен.

Недостаточность знаний по биологии радужниц вместе со сложностью определения видов по личиночной стадии приводит к тому, что эти насекомые учитываются только в некоторых экологических работах, посвященных донной фауне пресных водоемов (например, Финогенова, 1988; Матафонов и др., 2008; Силина, 2011). Филогенетические реконструкции встречают затруднения в связи со слабой изученностью морфологии и биологии личинок (Askevold, 1990a). В литературе накопилось много ошибочных суждений о радужницах, которые переходят из издания в издание. Это касается как разных вопросов образа жизни, так и морфологии и систематики стадий развития.

В своей работе я уделял особое внимание диагностике видов по взрослой и личиночной стадиям, кормовой специализации радужниц, поведению жуков, циклам развития и морфологии личинок и куколок.

Я выражаю благодарность И.И. Овсянникову за финансовую поддержку публикации этой книги; С.В. Дементьеву за содействие изданию.

Я искренне благодарен А.А. Львовой – преподавателю кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ им. Ломоносова (далее МГУ), которая

впервые обратила мое внимание на личинок радужниц во время летней студенческой практики на Звенигородской биостанции МГУ в 1988 году.

Я благодарен моей жене М.Я. Орловой-Беньковской за постоянную помощь в работе на протяжении 25 лет. Я благодарен Р.Д. Жантиеву и Г.И. Рязановой (МГУ), О.Л. Макаровой, Л.Н. Медведеву, Н.Н. Смирнову и Б.Р. Стригановой (Институт проблем экологии и эволюции РАН, далее ИПЭЭ), К.В. Макарову (Московский педагогический государственный университет, далее МПГУ), Е.В. Гуськовой (Алтайский государственный университет, далее АГУ), Д.В. Матафонову (Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, далее ИОЭБ), А.А. Прокину (Институт биологии внутренних вод РАН, далее ИБВВ), В.И. Алексееву (Калининградский государственный технический университет) за важные критические замечания и ценные советы; Г.С. Медведеву, А.К. Чистяковой и С.В. Андреевой за предоставленную возможность ознакомиться с материалами по имаго и преимагинальным стадиям в коллекции Зоологического Института РАН, С.-Петербург (далее ЗИН), кураторам коллекций: Н.Б. Никитскому (Зоологический музей МГУ) и В.Ю. Савицкому (Биологический факультет МГУ) за возможность работы с коллекциями имаго радужниц. Я благодарен Л.Н. Медведеву и Ю.М. Зайцеву (ИПЭЭ), В.Е. Панову (ЗИН), С.Ю. Купцову (МГУ), А.Е. Силиной (заповедник «Белогорье»), А.А. Прокину (ИБВВ), Н.В. Холмогоровой и И.А. Каргапольцевой (Удмуртский государственный университет), О.С. Муравицкому (г. Уфа), Д.В. Матафонову (ИОЭБ), П.В. Матафонову (Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН), М.Е. Сергееву (Сихотэ-Алиньский государственный биосферный заповедник) за переданные для изучения материалы по преимагинальным стадиям радужниц и ценные сведения по местонахождениям; С.К. Алексееву (Общественный экологический клуб "Stenus", г. Калуга), Х. Бартон (H. Burton, Great Britain), Л.В. Большакову (Русское энтомологическое общество, г. Тула), А. Букейсу (A. Bukejs, г. Даугавпилс, Латвия), Д.В. Власову (Ярославский государственный историко-архитектурный и художественный музей-заповедник), Е.В. Гуськовой (АГУ), Д.А. Демидову (г. Москва), М.М. Долгину (Институт биологии Коми научного центра), Ю.В. Дорофееву (Тульский государственный педагогический университет), Р.Н. Ишину (г. Тамбов), А.Г. Ковалю (Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений), Г.А. Коростову (г. Элиста), К.В. Макарову (Московский педагогический государственный университет), В.Г. Марютину (г. Калуга), А.Г. Мосейко (ЗИН), П.Н. Петрову (МГУ), А.А. Прокину (ИБВВ), И.Г. Прониной (Пензенский государственный университет), А.Б. Ручину (Мордовский государственный заповедник), А.С. Сажневу

(Саратовский государственный аграрный университет), М.О. Скоморохову (ИПЭЭ), В.Б. Семёнову (Институт медицинской паразитологии и тропической медицины), М.Э. Смирнову (г. Иваново), М. Хаяши (M. Hayashi, Osaka, Japan), М.Н. Цурикову (Заповедник "Галичья гора"), О.Е. Чащиной (Ильменский государственный заповедник) и многим другим коллегам, передававшим мне для изучения имаго радужниц; Д.В. Власову, К.В. Макарову, Д.В. Матафонову, и А.А. Прокину за предоставленные фотографии; Е.В. Гуськовой, Т.М. Кодрул, А.Г. Мосейко, Э. Петитпьеру (E. Petitpierre), А.Н. Решетникову, С.К. Рындевичу, А.Ю. Синёву и М.Н. Цурикову за ценные неопубликованные персональные сообщения по образу жизни радужниц. Отдельно хочется поблагодарить людей, создавших и поддерживающих Интернет-библиотеки, в первую очередь, Biodiversity Heritage Library (http://www.biodiversitylibrary.org/), Sci-Hub (http://sci-hub.org/), Bibliothèque Numérique "Gallica" (http://gallica.bnf.fr), Digitale Bibliothek Senckenberg Deutsches entomologisches Institut Müncheberg (http://www.senckenberg.de), Портал Управления дополнительного обслуживания Российской Государственной Библиотеки (http://udo.rsl.ru), а также редколлегию сайта «Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи» (http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/) и лично А.Л. Лобанова. Благодаря этим людям и библиотекам я имел возможность изучить многие литературные источники, упомянутые в моей работе.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ОБРАЗА ЖИЗНИ И СТАДИЙ РАЗВИТИЯ РАДУЖНИЦ

Радужницы были известны ученым давно. Одну из них описал еще Й. Фриш (Frisch, 1736, S. 33-34, № XXVII; III Platte, Tab. VI, № 2). Карл Линней (Linnaeus, 1746, 1758) описал два вида, отнеся их, правда, не к жукам листоедам, а к усачам (Coleoptera: Cerambycidae): *Leptura aquatica* (со ссылкой на вышеупомянутую работу Й. Фриша) и *L. sericea.* Это *Donacia aquatica* и *Plateumaris sericea* в современном понимании. К середине XIX века было уже описано 87 видов радужниц (Lacordaire, 1845). В настоящее время радужницы – наиболее изученное в плане систематики подсемейство листоедов. В мировой фауне только 7% видов имеют неясный таксономический статус (Borowiec, 1984).

В то время как взрослые радужницы были уже более-менее известны ученым, знания о преимагинальных стадиях сильно запаздывали. К. Линней (Linnaeus, 1758) отмечал только, что коричневые коконы с куколками внутри, принадлежащие «*Leptura aquatica»*, прикрепляются к корням водных растений: *Nymphaea, Carex, Phellandrium*. А.Аренс (Ahrens, 1810) нашел в марте 1806 г. на корнях тростника (*Phragmites australis*) коконы радужницы, а в них – взрослых жуков двух видов, *Donacia clavipes* и *D. simplex*, а также коконы с личинками и куколками. Г. Кунце (Kunze, 1818) описал в общих чертах строение личинки *Macroplea appendiculata*. В других работах первой половины XIX в. сообщается о нахождении коконов с куколками и взрослыми насекомыми на корнях водных растений (Latreille, 1829; Westwood, 1839; Aubé, 1840). Вслед за этим были изучены яйцо и развивающийся в нем эмбрион (Kölliker, 1843). Однако об образе жизни личинок строили разные фантастические предположения. Например, считалось, что они развиваются в стеблях (Westwood, 1839) или в корнях водных растений (Latreille, 1829). Последнее заблуждение встречается в литературе до середины XX в. (см., например, Roubal, 1941). Несколько позже образ жизни личинок, по крайней мере, в общих чертах и для отдельных видов перестал быть тайной (Guérin-Méneville, 1846; Mulsant, 1847; Perris, 1848; Lacordaire, 1851; Chapuis, Candèze, 1853; Sanderson, 1900).

А.Д. МакЖилливрэй (MacGillivray, 1903) составил первый в мире определитель личинок радужниц, включающий семь североамериканских видов, выполнил некоторые биологические наблюдения.

Датский энтомолог Адам Гиэдэ Бёвинг (Adam Giede Bøving, 1869–1957) в 1906 году защитил диссертацию по естественной истории личинок радужниц. По материалам диссертации он опубликовал до сих пор единственную монографию, посвященную

биологии этой группы насекомых (Böving, 1910). Бёвинг исследовал разные аспекты образа жизни десяти европейских видов, составил первую определительную таблицу их личинок, а также выполнил исчерпывающий литературный обзор. В следующем году Й.Дайбель (Deibel, 1911) опубликовал большую работу, в которой на примере нескольких европейских видов *Donacia* и *Macroplea mutica* рассмотрел разные аспекты образа жизни радужниц. К. Гофман (Hoffman, 1940a,b,c) выпустил серию статей по образу жизни и преимагинальным стадиям 11 американских видов радужниц. В работах Х. Гёкке (Goecke, 1935) и К. Везенберг-Лунда (Wesenberg-Lund, 1943) описаны наблюдения за образом жизни европейских видов. Отечественными учеными составлены самые полные определительные таблицы личинок радужниц (Оглоблин, Медведев, 1971; Медведев, Зайцев, 1978; Беньковский, 2001; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004). К настоящему времени детально изучена эмбриология (Henneguy, 1904; Hirschler, 1909), анатомия личинок, особенно головы, трахейной системы и брюшных дыхательных крючков (Hirschler, 1907; Böving, 1910). Процесс вылупления личинки из яйца (на примере *Donacia palmata*) подробно описал Ч. Дэйвис (Davis, 1965). Проблема подводного дыхания личинок была предметом специальных исследований и дискуссий (Siebold, 1859; Schmidt-Schwedt, 1887, 1889; Dewitz, 1888; Sanderson, 1900; Böving, 1910; Deibel, 1911; Varley, 1939). Появились работы по физиологии дыхания личинок (Ege, 1915; Hoffman, 1940c; Houlihan, 1969) и имаго в коконе (Houlihan, 1970). Исследовано подводное дыхание имаго радужниц из рода *Macroplea* и связанные с ним адаптации (Brocher, 1911; Deibel, 1911; Thorpe, Crisp, 1949; Kölsch, Krause, 2011). Изучены бактериальные симбионты у радужниц (Stammer, 1935; Kleinschmidt, Kölsch, 2011; Kölsch, Synefiaridou, 2012). Исследовано микроскопическое строение стенки кокона (Picken et al., 1947; Scherf, 1969). В недавние годы описаны неизвестные ранее личинки палеарктических видов (Медведев, Зайцев, 1980; Зайцев, 1982; Зайцев, Павлов, 1986; Lee, 1991; Narita, 1991; Bieńkowski, 1993; Беньковский, 2001; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2003), а также личинка *Donacia australasiae*, обитающей в Австралии и Новой Гвинее (Reid, 1993), и *Donaciasta goeckei* из Центральной и Южной Африки (Grobbelaar, 2009). Предпринят ряд попыток использования морфологии и биологии личинок радужниц для изучения филогении листоедов (Askevold, 1990a; Lee, 1993). Успешное исследование жизненного цикла нескольких европейских видов выполнено автором (Bieńkowski, 1996). Х. Бартон (Burton, 2005) исследовала биологию и экологию *Donacia aquatica* и *D. bicolora*: кормовые предпочтения, расселение по территории, популяционную генетику, влияние условий среды на сокращение численности радужниц. М. Менде с соавт. (Mende et al., 2010)

изучали популяционную генетику *Macroplea mutica* из разных местонахождений в Европе. Г. Кёльш и М. Кубиак (Kölsch, Kubiak, 2011) выполнили лабораторные эксперименты по выбору кормового растения жуками и личинками *Macroplea appendiculata* и *M. mutica*. Е.Ю. Мельникова и А.А. Панов (Melnikova, Panov, 1987) наряду с другими листоедами изучили гистологию нейросекреторных клеток головного мозга у имаго *Donacia dentata*. Очень мало известно до сих пор по биологии тропических радужниц (Bertrand, 1965; Jolivet, 1972; Reid, 1993; Jolivet, Hawkeswood, 1995; Lays, 2000, 2003; Grobbelaar, 2009). В Китае проводили исследование для выяснения возможностей использования видов *Macrolea* как агентов биологической борьбы с водными сорняками *Hydrilla verticillata* и *Myriophyllum spicatum,* интродуцированными в Северную Америку (Buckingham, 1998; Zhang et al., 2010).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал по преимагинальным стадиям

Радужницы в отечественных и зарубежных музеях представлены почти исключительно экземплярами имаго. Поэтому моя работа основана в значительной мере на собственных сборах в разных местах европейской части России, на Кавказе, в Крыму, в Польше и Германии с 1990 по 2014 год. Дополнительные материалы из азиатской части России и Монголии были любезно предоставлены автору Ю.М. Зайцевым, С.Ю. Купцовым, А.А. Прокиным, Д.В. Матафоновым и П.В. Матафоновым, М.Е. Сергеевым, из европейской части России – Ю.М. Зайцевым, И.А. Каргапольцевой, О.С. Муравицким, В.Е. Пановым, А.А. Прокиным, А.Е. Силиной, Н.В. Холмогоровой. В итоге была собрана большая коллекция личинок и коконов радужниц (рис. 9), всего более 4000 экземпляров, а также коллекция яиц нескольких видов. Также были обработаны все материалы, хранящиеся в коллекции ЗИН (15 серий личинок и коконов). Личинки, коконы и яйца радужниц хранятся в 70–90% этиловом спирте. Для микроскопического изучения было изготовлено 88 постоянных препаратов личинок и линочных шкурок (экзувиев), большей частью в канадском бальзаме. Коллекция преимагинальных стадий радужниц хранится у автора.

Материал имаго

Для выяснения биотопического распределения видов и их кормовых растений коллекционные экземпляры обычно не подходят, так как на этикетках экземпляров отсутствует необходимая информация. А для лабораторных экспериментов, естественно, необходим живой материал. Поэтому я собирал взрослых насекомых, обычно в тех же местообитаниях, где и преимагинальные стадии, методом ручного сбора и обычным энтомологическим сачком. Материал хранится в коллекции автора. Дополнительные сведения по распространению, срокам лёта и сравнительной морфологии имаго были получены при обработке музейных коллекций и материалов, переданных мне коллегами.

Сбор и сохранение личинок и коконов.

Для сбора личинок и коконов радужниц я выкапывал водные или болотные растения с корнями и комом грунта и промывал на металлической сетке (ячейки 1,5х1,5мм), натянутой на деревянную рамку (30х30см). Некоторые личинки при этом отцеплялись от корней и падали на сетку. Часть личинок, а также коконы оставались на корнях. Для их поиска я просматривал хорошо отмытые корни. Чтобы не повредить

коконы, я обычно отделял их маленькими ножницами вместе с участком корня, к которому они были прикреплены. Личинки также попадались в пазухах листьев подводной части растений. Коконы, в которых уже были взрослые насекомые (обычно это видно через полупрозрачную стенку кокона), я сразу раскладывал по одному в маленькие пластиковые пробирки с крышками. Потревоженные жуки могут выйти из коконов, и, если поместить несколько коконов вместе, они перепутаются, и невозможно будет соотнести жуков с соответствующими коконами. Собранный материал был фиксирован в 70–90% этиловом спирте. Герметичный кокон можно аккуратно проколоть сбоку иглой или острым пинцетом, чтобы внутрь попал спирт. Можно хранить материал и в слабом растворе формалина, но лучше отказаться от применения этого вредного для здоровья вещества, тем более что личинок, фиксированных в формалине намного труднее препарировать. Информация о местонахождении личинок и коконов, помимо географической точки и даты сборов, включает тип водоема, проточность, название растения, на котором собран материал. Также полезно указывать глубину водоема, тип грунта. Если удается одновременно со сборами личинок поймать имаго радужниц, их можно фиксировать и сохранять вместе с ними, отметив на этикетке, на каких растениях пойманы жуки.

Нахождение и сохранение яйцекладок

Я не наблюдал процесса откладывания яиц. Чтобы иметь точно определенные яйцекладки, я воспользовался тем же методом, что и Бёвинг (Böving, 1910): обследовал растения, на которых встречались жуки только одного вида радужниц. Кладки яиц вместе с частями растений, на которых они были найдены, я фиксировал в 70–90% этиловом спирте.

Определение видовой принадлежности личинок

Для точной идентификации личинки радужницы я сравнивал ее с личиночной шкуркой (экзувием), сброшенной личинкой при переходе на стадию куколки. Экзувий сохраняется в коконе, где уже находится готовый к выходу жук, по которому можно определить вид (рис. 10). Этот метод впервые предложил Э. Шмидт-Шведт (Schmidt-Schwedt, 1887).

Для выяснения видовой принадлежности неизвестных личинок листоедов иногда приходится прибегать к «методу исключения». Принимая во внимание виды, имаго которых найдены в данном биотопе или на кормовом растении, исключают те, личинки которых известны и отличаются от той, которую необходимо определить. Этот метод

успешно применял Л.Н. Медведев (1962, 1975). Для радужниц использование этого метода ограничено тем, что на одном растении в одном местонахождении могут встречаться несколько видов, личинки которых еще не описаны.

Исследование морфологии личинок

Изучение личиночной шкурки (экзувия), сброшенной при линьке на куколку и сохраняющейся в коконе с имаго, – наиболее достоверный метод исследования и описания неизвестных личинок радужниц. Поскольку такой материал в большинстве случаев является редким и ценным, целесообразно готовить постоянный препарат экзувия в канадском бальзаме, который обеспечивает длительное хранение «эталона» для сравнения. Практика показывает, что не будут лишними и препараты личинок старших возрастов, так как на экзувии некоторые детали могут быть повреждены в течение жизни личинки (например, сточившиеся зубчики молярного края мандибул), при сбрасывании экзувия во время окукливания, или в процессе приготовления препарата (грудные и брюшные сегменты).

Препаровка экзувия сопряжена со значительными затратами труда и времени. Экзувий очень тонкий и непрочный (так как состоит только из эпикутикулы и части экзокутикулы, эндокутикула растворяется во время линьки), поэтому часто бывает поврежден, распадается на части. Прежде всего, экзувий, извлеченный из кокона, помещается для размягчения в воду. Далее он вываривается в молочной кислоте на водяной бане (вымачивание или вываривание в щелочи непригодно как более грубый способ обработки). После промывки в дистиллированной или кипяченой воде экзувий в воде под бинокулярным стереомикроскопом расправляется, очищается; скальпелем отделяется голова, делаются надрезы шкурки так, чтобы ее можно было развернуть на плоскости. Перед помещением в канадский бальзам экзувий обезвоживается ступенчатой (по 20%) проводкой через водные растворы этанола повышающейся концентрации до 98%. Далее для удаления остатков воды препарат помещается в бергамотовое масло, а оттуда в ксилол. Препарат переносится на предметное стекло в две капли ксилола: отдельно голова и тело личинки. Для дальнейшего изучения необходимо отделить препаровальными иглами от головы нижнюю губу с нижними челюстями. Шкурка тела личинки расправляется. Препараты заливаются канадским бальзамом, сильно разбавленным ксилолом, и покрываются покровными стеклами: одним – голова и отпрепарированные ротовые части, еще одним или двумя – шкурка личинки. Весь препарат одного экземпляра лучше размещать на одном предметном стекле. Во избежание раздавливания препарата

покровным стеклом под углы последнего можно подложить кварцевые песчинки. Описанным способом удается приготовить полный препарат экзувия радужниц. Подобным же образом готовится препарат личинки. Однако личинку можно вываривать и в растворе щелочи NaOH или KOH, отдельно голову и остальное тело. Препарат экзувия не требует окрашивания; а личинку, особенно сегменты тела, можно в процессе приготовления препарата окрасить фуксином.

Нецелесообразно готовить препараты, предназначенные для длительного хранения, в жидкости Фора-Берлезе, хотя это намного проще, чем в канадском бальзаме, так как не требуется обезвоживания. Через 20–30 лет жидкость Фора-Берлезе ссыхается и безнадежно портит препарат.

В моей коллекции также хранится препарат личинки радужницы в густом сахарном сиропе. Такой метод значительно проще приготовления препаратов в канадском бальзаме, не требует специальных реактивов и обезвоживания. Однако, ничего нельзя сказать о долговечности, хотя мой препарат уже более 10 лет остается в отличном состоянии.

Я исследовал сначала препараты под микроскопом при увеличении от 80 до 700 раз, а затем хранящиеся в этаноле экземпляры личинок под стереомикроскопом МБС-9 и Альтами ПС0745-Т при увеличении от 8 до 56 раз. Рисунки деталей строения личинок выполнены под микроскопом с помощью рисовального аппарата РА-6. Большинство рисунков размещения щетинок (хет) на сегментах тела сделано способом прорисовки по фотографиям: препараты были сфотографированы цифровой окулярной камерой UCMO S03100KPA к стереомикроскопу Альтами ПС0745-Т, распечатаны на принтере и скопированы через копировальную бумагу.

Выяснение кормовых растений

Наблюдения питания жуков листьями в природе были подтверждены опытами в лаборатории. Жуки, найденные на цветках, также содержались в лаборатории, чтобы непосредственно наблюдать питание. Растения, на корнях, корневищах или в пазухах листьев которых я находил большое количество личинок, рассматривались как кормовые. Единичные находки личинок не учитывались, так как корни разных видов растений могут быть переплетены в смешанных зарослях. Коконы, прикрепленные к корням, не всегда могут служить достоверным свидетельством питания личинок на этом растении.

Изучение репродуктивного поведения

В чашки Петри я помещал поровну самцов и самок одного вида (1–4 пары) вместе с листьями и цветками кормовых растений. Чашки Петри были защищены от прямого

солнечного света. Я наблюдал спаривание под бинокулярным стереомикроскопом (увеличение в 8 и 16 раз) через прозрачную крышку. Лабораторные наблюдения были дополнены наблюдениями в природе.

Изучение жизненного цикла

Непосредственное наблюдение развития насекомого в лабораторных условиях от яйца до имаго часто применяется при изучении жизненных циклов жуков-листоедов. В случае с радужницами эта задача представляется трудновыполнимой из-за специфики местообитания личинки и большой продолжительности развития (по крайней мере, у европейских видов). До сих пор ученые наблюдали в лабораторных условиях постройку коконов личинками, взятыми из природы (Kleinschmidt, Kölsch, 2011), окукливание взрослых личинок и выход имаго (Collins, 1911; Klefbeck, 1916), яйцекладку, рост и развитие личинок (Zhang et al., 2010).

Мне пришлось прибегнуть к косвенному методу определения продолжительности развития – регулярным сборам и анализу размерного и возрастного состава личинок в популяции определенного вида радужниц в течение теплого времени года. Для проведения таких исследований я подбирал местонахождения, где жуки только одного вида радужниц встречались на своем кормовом растении, что давало возможность отнести к этому виду найденных на этом растении личинок, а также яйцекладки. Среди личинок иногда попадались в небольшом количестве другие виды, которых я отличал по хетотаксии (расположению щетинок) сегментов тела. Число личиночных возрастов у насекомых можно определить, измеряя размер твердых, сильно склеротизованных частей тела, которые не меняются в размере в промежутке времени между линьками. С этой целью я измерял ширину головной капсулы и длину брюшных дыхательных крючков у личинок, в том числе выведенных из яиц, а также извлеченных из коконов, и у личиночных экзувиев из коконов с куколками и жуками. Одновременно я исследовал размерный состав личинок в популяции, измеряя длину и ширину их мягкого тела, которое постепенно растет между линьками. На основании данных по личиночным возрастам, размерному составу личинок в популяции и датам нахождения яиц, коконов и имаго были сделаны выводы об общей продолжительности жизненного цикла и его отдельных стадий. Для приблизительной оценки пределов размера тела личинок, при которой они приступают к очередной линьке, была взята длина тела у самой крупной личинки предыдущего возраста и самой мелкой – следующего возраста. Относительно малая доля в сборах личинок младших возрастов объясняется тем, что, при промывке на

сетке кома грунта с корнями растения, эти мелкие личинки легче теряются. Особенно редко попадаются только что вылупившиеся личинки первого возраста, потому что они имеют очень мелкие размеры и заняты передвижением от места вылупления к местам питания, часто на значительное расстояние. Поэтому большинство исследованных личинок первого возраста было выведено из кладок яиц, взятых вместе с листьями, на которых они находились, и помещенных в сосуды с водой. Личинки первого возраста были зафиксированы вскоре после вылупления и опускания на дно сосуда. Все измерения выполнены под бинокулярным стереомикроскопом с помощью мерного окуляра. Цена деления при измерении ширины головной капсулы и длины брюшных крючков – 0,015мм, длины тела – 0,1мм.

Для закрепления личинки в определенном положении во время измерения применялось оригинальное приспособление (рис. 11). Вращая шар, можно поворачивать личинку любой стороной.

Изучение поведения жуков во время питания

Наблюдения выполнены в лаборатории в садках под бинокулярным стереомикроскопом, в некоторых случаях они дополнены наблюдениями в природе. Жукам были предложены листья кормовых растений, с которых они были собраны. Для описания движения головы в процессе питания использованы следующие термины: в горизонтальной плоскости: жук поворачивает голову вправо или влево, в сагиттальной плоскости: поднимает вверх или наклоняет вниз, в вертикальной поперечной плоскости: вращает относительно продольной оси тела: вправо или влево.

Номенклатура названий насекомых

В основном тексте работы приведены только валидные названия без автора и года описания. Невалидные названия, которые встречаются в литературе по биологии радужниц, а также авторы названий родов и видов вместе с годами первоописаний включены в раздел «Алфавитный указатель названий насекомых». Таксономический ранг названий радужниц большей частью соответствует Палеарктическому каталогу (Silfverberg, 2010). Отличия касаются только некоторых таксонов: *Donacia clavipes glabrata* рассматривается как синоним номинативного подвида, *D. marginata australis* – в качестве валидного подвида, *D. gracilipes* – как отдельный вид, *Macroplea skomorokhovi* – как синоним *M. japana*, *Plateumaris affinis* – как синоним *P. rustica*, *P. sachalinensis* – как валидный вид. Обсуждение проблем систематики радужниц выходит за рамки данного исследования и послужит материалом отдельной публикации. Вопреки

распространенному ныне мнению о включении жуков-зерновок (Bruchidae) в семейство листоедов (Chrysomelidae) (Reid, 1995; Anton, 2010), я продолжаю считать зерновок отдельным семейством, что было обосновано еще Ф.К. Лукьяновичем и М.Е. Тер-Минасян (1957) и сравнительно недавно – Дж. Кингсолвером (Kingsolver, 1995).

ГЛАВА 3. ИЗУЧЕННЫЙ МАТЕРИАЛ (КЛАДКИ ЯИЦ, ЛИЧИНКИ И КОКОНЫ)

Donacia antiqua

Россия:

Ленинградская область: Подпорожский район, долина р. Свирь, окр. с. Гижино, оз. Лоянское, на корнях *Carex* sp., песчаный грунт, 4.7.1993, М. и А. Беньковские: 1 кокон с личинкой.

Donacia aquatica

Россия:

Карелия: Олонецкий район, с. Михайловское, исток реки, вытекающей из оз. Долгое, на корнях *Alisma plantago-aquatica*, 3.7.1993, М. и А. Беньковские: 3 личинки, 1 личинка в коконе; там же, на корнях *Sparganium* sp., 3.7.1993, М. и А. Беньковские: 3 личинки, 1 личинка в коконе;

Ленинградская область: Подпорожский район, окр. с. Усланка, р. Усланка, на корнях *Sparganium erectum*, 27.6.1993, М. и А. Беньковские: 6 личинок, 2 кокона с личинками; Подпорожский район, окр. с. Важины, канава у дороги, на корнях *Carex* sp., 1.7.1993, М. и А. Беньковские: много личинок и коконов; там же, канава у дороги, на корнях *Potamogeton alpinus*, 1.7.1993, М. и А. Беньковские: 4 кокона, много личинок;

Мордовия: Большеберезниковский район, 9 км южнее с. Симкино, оз. Долгое, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 5.7.2008, М. и А. Беньковские: 1 личинка;

Московская область: Одинцовский р-н, окр. д. Луцино, Звенигородская биостанция МГУ, 07.1988, А.А. Львова: 1 личинка; Рузский район, окр. оз. Глубокое, Тереховский пруд, на корнях *Typha latifolia*, 17.8.1991, М. и А. Беньковские: много личинок и имаго в коконах; там же, близ оз. Глубокое, на корнях *Carex rostrata* в канаве, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 23 личинки; там же, канава, на корнях *Scirpus sylvaticus*, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 7 личинок, 1 куколка; там же, на корнях *Carex rostrata* в канаве, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 7 имаго в коконах; там же, лужа на болоте, на корнях *Sparganium erectum*, 12.6.1993, М. и А. Беньковские: 1 личинка; там же, лужа на болоте, на корнях *Sparganium erectum*, 4.9.1993, М. и А. Беньковские: много личинок, 1 имаго в коконе; Рузский район, оз. Глубокое, на корнях *Sparganium angustifolium*, 13.8.1991, М. и А. Беньковские: 2 имаго в коконах; там же, на корнях и в пазухах листьев *Sagittaria sagittifolia*, 13.8.1991, М. и А. Беньковские: 11 личинок, 2 куколки, 2 имаго в коконах; там же, на корнях и в пазухах листьев *Sagittaria sagittifolia*, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 2 имаго в коконах, 5 личинок; там же, на корнях и в пазухах листьев *Sparganium angustifolium*, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 1имаго в коконе, 10 личинок; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 17.7.1992, М. и А. Беньковские: 8 личинок; там же, на корнях *Typha latifolia*, 4.9.1993, М. и А. Беньковские: много личинок; там же, на корнях *Carex rostrata* (рядом растет *Phragmites australis, Sagittaria sagittifolia, Potamogeton natans*), 16.8.1993, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; там же, на корнях *Carex rostrata* (рядом растет *Sagittaria sagittifolia*), 13.8.1993, М. и А. Беньковские: 2 личинки, 6 имаго в коконах; там же, на корнях и в пазухах листьев *Sagittaria sagittifolia*, 16.8.1993, М. и А. Беньковские: 7 личинок; Рузский район, окр. Новогорбово, пруд, на корнях *Typha latifolia*, 17.8.1991, М. и А. Беньковские: 4 личинки; там же, пруд, на корнях *Eleocharis palustris*, 4.9.1993, М. и А. Беньковские: много личинок, коконов с личинками и куколками; там же, пруд, на корнях *Potamogeton natans*, 4.9.1993, М. и А. Беньковские: 5 личинок; там же, пруд, на корнях *Eleocharis*, 14.9.1994, М. и А. Беньковские: 5 личинок; там же, пруд, на корнях *Glyceria fluitans*, 13.9.1994, М. и А. Беньковские: 21 личинка; там же, пруд, на корнях *Eleocharis*, 1.7.1995, М. и А. Беньковские: 44 личинки и 3 куколки; там же, пруд, на корнях *Eleocharis*, 31.5.1995, М. и А. Беньковские: 25 личинок, 1 куколка; там же, пруд, на корнях *Glyceria*

fluitans, 1.7.1995, М. и А. Беньковские: 12 личинок, 2 куколки; окр. Одинцово, Дубки, пруд на корнях *Alisma plantago-aquatica*, 6.8.1991, М. и А. Беньковские: 1 личинка и 2 кокона; там же, пруд, на корнях *Carex*, 5.8.1991, М. и А. Беньковские: 5 личинок, 2 куколки, 1 имаго в коконе; там же, пруд, на корнях *Juncus conglomeratus*, 5.8.1991, М. и А. Беньковские: 3 кокона, 1 личинка; там же, пруд, на корнях *Sparganium emersum*, 3.8.1991, М. и А. Беньковские: 7 личинок, много коконов; Солнечногорский район, 10 км западнее г. Зеленоград, канава у Пятницкого шоссе, среди корней *Typha latifolia*, 17.6.1991, М. и А. Беньковские: 6 личинок; там же, канава у шоссе, на корнях *Carex rostrata*, 1.10.1994, М. и А. Беньковские: много личинок; там же, канава у шоссе, на корнях *Juncus conglomeratus*, 1.10.1994, М. и А. Беньковские: много личинок; там же, канава, на корнях *Carex rostrata*, 8.7.1994, М. и А. Беньковские: много личинок и коконов с личинками; там же, канава, на корнях *Juncus conglomeratus*, 8.7.1994, М. и А. Беньковские: много личинок и коконов с личинками; там же, канава около шоссе, на корнях *Carex rostrata*, 19.6.1995, М. и А. Беньковские: много личинок; там же, канава около шоссе, на корнях *Carex rostrata*, 6.8.1995, М. и А. Беньковские: 12 личинок, 3 кокона с имаго, 2 с куколками; там же, канава около шоссе, на корнях *Carex rostrata*, 29.5.1995, М. и А. Беньковские: 64 личинки; там же, канава у шоссе, на корнях *Carex rostrata*, 19.6.1995, М. и А. Беньковские: 49 личинок, 17 коконов с личинками, 9 с куколками; там же, канава у шоссе, на корнях *Carex rostrata*, 23.4.1995, М. и А. Беньковские: 14 личинок; Солнечногорский район, пос. Чашниково, 21.8.1992, М. и А. Беньковские: 2 имаго в коконах; г. Зеленоград, канава около пруда Водокачки, на корнях *Eleocharis palustris*, 15.7.1992, М. и А. Беньковские: 7 личинок; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 17.6.1992, М. и А. Беньковские: 1 личинка; там же, на корнях *Scirpus* sp., 28.4.1992, М. и А. Беньковские: 11 личинок, 1 пустой кокон с экзувием; там же, на корнях *Sparganium* sp., 28.4.1993, М. и А. Беньковские: 4 личинки; там же, на корнях *Carex* sp., 18.9.1994, М. и А. Беньковские: много личинок; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 28.8.1994, М. и А. Беньковские: много личинок;

Орловская область: Хотынецкий район, национальный парк "Орловское полесье", с. Льгов, пруд, на корнях *Scirpus radicans*, 27.6.2010, М. и А. Беньковские: 1 личинка; там же, на корнях *Sparganium* sp., 27.6.2010, М. и А. Беньковские: много личинок;

Псковская область: Себежский район, с. Осыно, канава, среди корней *Typha latifolia*, 27.7.2009, М. и А. Беньковские: 9 личинок, 2 кокона с личинками, 1 кокон с куколкой;

Удмуртия: г. Сарапул , р. Большая Сарапулка, 56°27'35"N 53°47'12"E, 13.07.2012, Г.А. Пастухова: 1 личинка; г. Воткинск, устье р. Березовка, 04.07.2009, И.А. Каргапольцева: 1 личинка.

Donacia bicolora

Россия:

Калужская область: г. Калуга, старица р. Яченка, в пазухах листьев и на корнях *Sparganium erectum*, 17.8.1992, М. и А. Беньковские: много личинок, 2 кокона с личинками;

Краснодарский край: окр. Сочи, близ с. Мамайка, пруд, на корнях и корневищах *Sparganium* sp., 1.9.1992, А. Беньковский: 3 имаго в коконах;

Московская область: г. Москва, пос. Косино, оз. Черное, на корнях *Carex* sp., илистый грунт, 2 м от берега, глубина 30 см, 28.7.1992, А. Беньковский: 1 имаго в коконе, 4 куколки в коконах, 1 личинка в коконе; там же, оз. Черное, на корнях *Spargnium erectum*, 27.7.1992, А. Беньковский: 6 куколок; Солнечногорский район, г. Зеленоград, канава около пруда Водокачки, на корнях и в пазухах листьев *Sparganium erectum*, илистый грунт 12.9.1992, М. и А. Беньковские: 3 личинки, 7 имаго в коконах; там же, канава около пруда Водокачки, на корне *Naumburgia thyrsiflora*, 8.8.1991, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; там же, канава около пруда Водокачки, среди отмерших корней *Sparganium* sp., 28.4.1993, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; там же, канава около пруда Водокачки, на корнях *Carex vesicaria*, 6.7.1994, М. и А. Беньковские: много личинок и коконов с

личинками; там же, канава около пруда Водокачки, на корнях *Naumburgia thyrsiflora*, 28.8.1994, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; там же, канава около пруда Водокачки, на корнях *Naumburgia thyrsiflora* (рядом растут: *Carex, Equisetum, Sparganium, Eleocharis*), 6.7.1994, М. и А. Беньковские: 2 личинки в коконах; Одинцовский район, пос. Николина Гора, Москва-река, лист *Sparganium erectum*, 5.7.1992, М. и А. Беньковские: кладка яиц; там же, Москва-река, на корнях *Sparganium erectum*, 5.7.1992, М. и А. Беньковские: 2 личинки, 1 кокон с личинкой; Рузский район, окр. оз. Глубокое, Тереховский пруд, личинка вгрызшаяся в горизонтальный подземный побег *Sparganium erectum*, 30.8.1994, М. и А. Беньковские: 1 личинка; там же, Тереховский пруд, в пазухах листьев и на корнях *Sparganium erectum*, 30.8.1995 М. и А. Беньковские: 30 личинок, 2 куколки;

Нижегородская область: г. Дзержинск, пос. Жёлнино, залив р. Ока, в пазухах листьев *Sparganium erectum*, 3.8.2014, М. и А. Беньковские: 1 личинка.

Пензенская область: Бессоновский район, окр. пос. Победа, на корнях *Sparganium erectum*, 25.7.2007, М. и А. Беньковские: 2 имаго в коконах.

Рязанская область: Рязанский район, с. Дубровка, начало августа 1903, Г.В. Олсуфьев: 5 имаго в коконах, 3 личинки в коконах.

Donacia brevitarsis

Россия:

Московская область: Рузский район, окр. оз. Глубокое, смешанный лес, осоковое болотце, на корнях *Carex vesicaria*, 3.6.1996, М. и А. Беньковские: 4 личинки, 4 личинки в коконах; там же, 5.6.1996, М. и А. Беньковские: 8 личинок, 1 личинка в коконе; там же, 7.6.1996, М. и А. Беньковские: 27 личинок, 3 личинки в коконах; там же, 22.6.1996, М. и А. Беньковские: 13 личинок, 8 личинок в коконах; там же, 24.6.1996, М. и А. Беньковские: 28 личинок, 2 личинки в коконах; там же, 25.6.1996, М. и А. Беньковские: 13 личинок; там же, 11–14.7.1996, М. и А. Беньковские: 42 личинки, 1 личинка в коконе, 17 куколок; там же, 27.7.1996, М. и А. Беньковские: 42 личинки, 7 куколок; там же, 5.9.1996, М. и А. Беньковские: 53 личинки, 2 имаго в коконах; там же, 10–14.10.1996, М. и А. Беньковские: 39 личинок, 2 пустых кокона; там же, 6–10.11.1996, М. и А. Беньковские: 34 личинки; там же, 3–6.5.1997, М. и А. Беньковские: 47 личинок, 1 кокон с погибшим жуком; там же, 10–11.6.1997, М. и А. Беньковские: 44 личинки.

Donacia cinerea

Россия:

Белгородская область: Борисовский район, г. Борисовка, р. Ворскла, на корнях и в пазухах листьев *Typha latifolia*, 5.8.2012, М. и А. Беньковские: 3 личинки, 1 личинка в коконе; там же, на корнях *Typha latifolia*, 28.7.2012, М. и А. Беньковские: 7 личинок в коконах, 5 куколок;

Брянская область: Суземский район, с. Селечня, пруд, на корнях *Typha* sp., 21.7.2010, М. и А. Беньковские: 4 личинки;

Карелия: Лахденпохский район, с. Куркиеки, Ладожское оз., заросли *Sagittaria sagittifolia* и *Potamogeton* sp., 17.7.1990, В.Е. Панов: много личинок;

Московская область: Рузский район, оз. Глубокое, на корнях *Typha latifolia*, 1.8.1991 М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; Рузский район, окр. Новогорбово, Карасевый пруд, на корнях *Eleocharis* sp., 1.7.1995, М. и А. Беньковские: 3 личинки; Одинцовский район, с. Дубки, пруд, на корнях *Carex* sp., 5.8.1991, М. и А. Беньковские: 6 коконов; там же, пруд, на корнях *Typha latifolia*, 4.8.1991, М. и А. Беньковские: 1куколка; Солнечногорский район, г. Зеленоград, канава, глубина 30 см, на основаниях корней *Typha latifolia*, 15.6.1991, М. и А. Беньковские: 5 личинок, 3 кокона с личинками, 1 кокон с куколкой, 1 кокон с имаго; г. Зеленоград, канава около пруда Водокачки, на корнях *Eleocharis palustris*, 1.7.1992, М. и А. Беньковские: 3 личинки; там же, канава около пруда Водокачки, на корнях *Carex* sp., 18.9.1994, М. и А. Беньковские: много личинок; там же, канава около пруда Водокачки, на

корнях *Eleocharis palustris*, 28.8.1994, М. и А. Беньковские: 4 личинки; г. Зеленоград, на корнях *Scirpus* sp., 28.4.1992, М. и А. Беньковские: 18 личинок; там же, на корнях *Typha latifolia*, 28.4.1992, М. и А. Беньковские: 2 личинки, 1 кокон с имаго; там же, на корнях *Typha latifolia*, 6.5.1992, М. и А. Беньковские: 1 имагов коконе; близ г. Зеленоград, пос. Чашниково, пруд, на основаниях корней *Typha latifolia*, 16.6.1991, М. и А. Беньковские: много личинок, 2 личинки в коконах, 1 кокон с имаго; там же, пруд, на корнях *Typha latifolia*, 13.5.1992, М. и А. Беньковские: много личинок, 2 личинки в коконах, 10 имаго в коконах; там же, на корнях *Typha latifolia*, 21.4.1992, А. Беньковский: 28 имаго в коконах; там же, на корнях *Typha latifolia*, 29.4.1992 А. Беньковский: 9 имаго в коконах; там же, на корнях *Typha latifolia*, 21.8.1992, А. Беньковский: 1 имаго в коконе; г. Москва, Матвеевское, долина р. Сетунь, пруд, на корнях *Typha latifolia*, 27.4.1992, М. и А. Беньковские: 6 имаго в коконах;

Орловская область: Хотынецкий район, национальный парк "Орловское полесье", с. Льгов, пруд, среди корней и на основании стебля *Typha latifolia*, 23.6.2010, М. и А. Беньковские: 20 личинок;

Пензенская область: Бессоновский район, окр. п. Победа, рогозовое болото, на корнях *Typha latifolia*, 25.7.2007, М. и А. Беньковские: 1 личинка, 1 кокон с личинкой, 1 кокон с куколкой;

Саратовская область: окр. Саратов, железнодорожная ст. Сазанка, р. Волга, левый берег, на корнях *Typha angustifolia*, 2.10.1992, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; г. Хвалынск, р. Волга, на корнях вырванного куста *Typha angustifolia* у берега, 31.5.2010, М. и А. Беньковские: 1 кокон с погибшим жуком.

Donacia clavipes

Россия:

Карелия: Сортавала, Ладожское оз., *Phragmites australis*, 18.7.1990, В.Е. Панов: 2 личинки; Лахденпохский район, Ладожское оз., Куркиекский залив, *Phragmites australis*, 18.7.1990, В.Е. Панов: 2 личинки; Ладожское оз., Куркиекский залив, *Phragmites australis*, 21.7.1990, В.Е. Панов: 1 личинка, 2 жука из коконов; Питкярантский район, Импилахти, Ладожское оз., *Phragmites australis*, 16.7.1990, В.Е. Панов: 2 личинки;

Ленинградская область: Приозёрский район, Ладожское оз., залив Лехмалахти, пролив между о-вами Медвежий и Ягодный, *Phragmites australis*, 22.7.1990, В.Е. Панов: 3 личинки;

Московская область: Рузский район, оз. Глубокое, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 2.8.1991, М. и А. Беньковские: 2 имаго в коконах, 2 куколки; там же, основание стебля *Phragmites australis*, август 1991, М. и А. Беньковские: 5 куколок; там же, среди корней *Phragmites australis*, 1.8.1991, М. и А. Беньковские: 1 личинка; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 18.7.1992, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе; там же, на листе *Phragmites australis* под водой, 16.8.1993, М. и А. Беньковские: кладка яиц; там же, на корневищах и основаниях стеблей *Phragmites australis*, 15–17.10.1993, М. и А. Беньковские: 68 личинок; там же, на корнях *Carex* sp., 3.6.1993, М. и А. Беньковские: 7 личинок; там же, на корнях *Phragmites australis*, 11.6.1993, М. и А. Беньковские: 119 личинок, 1 кокон с личинкой, 15 коконов с имаго; там же, на корнях и основаниях живых стеблей *Phragmites australis*, 18.7.1993, М. и А. Беньковские: 89 личинок, 20 коконов с личинками; там же, на корнях и основаниях стеблей *Phragmites australis*, 14.8.1993, М. и А. Беньковские: 100 личинок; там же, на основаниях прошлогодних засохших сверху стеблей *Phragmites australis*, 11.6.1993, М. и А. Беньковские: 3 имаго в коконах; там же, на основаниях стеблей *Phragmites australis*, 12.5.1993, М. и А. Беньковские: 27 личинок, 10 коконов с личинками, 4 с куколками, 17 с имаго; там же, на основаниях стеблей *Phragmites australis*, 26.9.1993, М. и А. Беньковские: 3 кокона с личинками, 9 с куколками, 17 с имаго; там же, на основаниях стеблей *Phragmites australis*, 14.8.1993, М. и А.

Беньковские: 29 коконов с куколками, 7 с имаго; там же, на стебле *Equisetum fluviatile* в зарослях *Phragmites australis*, 26.9.1993, М. и А. Беньковские: 1 кокон; там же, на стебле и внутренней стороне нижних листьев *Phragmites australis*, 18.7.1993, М. и А. Беньковские: кладки яиц; там же, озеро Глубокое, среди корней *Phragmites australis*, 15–17.10.1993, М. и А. Беньковские: 2 кокона с личинками, 6 с куколками, 33 с имаго; там же, озеро Глубокое, среди корней *Phragmites australis*, 26.9.1993, М. и А. Беньковские: 102 личинки; там же, озеро Глубокое, на корнях *Eleocharis acicularis*, глубина 20 см, 15.9.1997, М. и А. Беньковские: 4 личинки;

Новгородская область: Валдайский район, с. Едрово, Едровское озеро, устье р. Едерка, на корне *Phragmites australis*, 10.10.1993, А. Беньковский: 1 имаго в коконе;

Орловская область: Хотынецкий район, национальный парк "Орловское полесье", с. Льгов, пруд, на основании стебля *Phragmites australis*, 27.6.2010, М. и А. Беньковские: 2 личинки в коконах;

Пензенская область: Пенза, пойма р. Сура, пос. Сосновка, старица, на корневищах *Glyceria maxima* (неподалеку от *Phragmites australis*), 4.10.1992, М. и А. Беньковские: 5 имаго в коконах, 3 куколки в коконах, 1 личинка в коконе, 7 личинок;

Псковская область: 8 км к западу от г. Себеж, оз. Белое, на корнях *Phragmites australis*, 24.7.2009, М. и А. Беньковские: 1 личинка, 3 личинки в коконах; там же, оз. Белое, на корнях *Eleocharis palustris*, 24.7.2009, М. и А. Беньковские: 3 личинки в коконах; Себежский район, оз. Осыно, на корнях *Phragmites australis*, 23.7.2009, М. и А. Беньковские: 2 личинки, 1 личинка в коконе, 1 куколка; г. Себеж, оз. Синцевское, на корнях *Glyceria maxima*, 28.7.2009 М. и А. Беньковские: 3 личинки в коконах.

Donacia crassipes

Россия:

Мордовия: Большеберезниковский район, 9 км южнее с. Симкино, оз. Глубокое, на корне *Nuphar lutea*, 9.7.2008, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе;

Московская область: Рузский район, оз. Глубокое, на корнях *Nuphar lutea*, 24.5.1998, М. и А. Беньковские: 9 личинок, 1 личинка в коконе, 1 жук в коконе; там же, на корнях *Nuphar lutea*, 23.6.1998, М. и А. Беньковские: 15 личинок 1 возраста выведены из яиц, 32 личинки, 1 личинка в коконе; там же, на корнях *Nuphar lutea*, 7.8.1998, М. и А. Беньковские: 34 личинки, 1 личинка в коконе, 1 жук в коконе; там же, на корнях *Nuphar* lutea, 13.8.1997, М. и А. Беньковские: 32 личинки, 1 кокон с личинкой, 2 кокона с жуками; там же, на корнях *Nuphar lutea*, 14–15.7.1997, М. и А. Беньковские: 39 личинок, 2 куколки и 4 жука в коконах; там же, на корнях *Nuphar lutea*, 13.9.1997, М. и А. Беньковские: 15 личинок, 8 жуков в коконах; там же, на корнях *Nuphar lutea*, 2.8.1991, М. и А. Беньковские: 4 личинки, 1 куколка; 1 имаго в коконе; там же, на корнях *Nymphaea candida*, 2.8.1991, М. и А. Беньковские: 9 личинок, 1 куколка, 1 имаго в коконе; там же, на нижней стороне листьев *Nuphar lutea*, 17.7.1992, М. и А. Беньковские: кладки яиц; там же, на корневищах *Nuphar lutea*, 12.5.1993, М. и А. Беньковские: 2 личинки; там же, на нижней стороне листьев *Nymphaea candida*, 12.8.1993, М. и А. Беньковские: кладки яиц; там же, на нижней стороне плавающих листьев *Nymphaea X marliacea*, 12.8.1993, М. и А. Беньковские: кладки яиц;

Тверская область: г. Конаково, берег р. Волга, 3.5.2009, М. и А. Беньковские: 1 кокон с погибшим жуком.

Donacia dentata

Россия:

Белгородская область: Борисовский район, г. Борисовка, р. Ворскла, среди корней и в пазухах листьев *Sagittaria sagittifolia*, 29.7.2012, М. и А. Беньковские: 5 личинок; там же, на корне *Sagittaria sagittifolia*, 22.7.2012, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе;

Брянская область: Суземский район, река Сев у моста на шоссе Суземка–Селечня, на корнях *Glyceria*, 28.7.2010, М. и А. Беньковские: 1 личинка, 1 кокон с жуком;
Карелия: Лахденпохский район, с. Куркиеки, Ладожское оз., заросли *Sagittaria sagittifolia* и *Potamogeton* sp., 17.7.1990, В.Е. Панов: много личинок;
Мордовия: Большеберезниковский район, 9 км южнее с. Симкино, оз. Долгое, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 5.7.2008, М. и А. Беньковские: 5 личинок, 5 куколок, 1 жук в коконе;
Московская область: Рузский район, оз. Глубокое, в пазухах листьев *Sagittaria sagittifolia*, 2.8.1991, М. и А. Беньковские: 3 личинки; там же, корни, пазухи листьев *Sagittaria sagittifolia*, 13.8.1991, М. и А. Беньковские: 12 личинок; там же, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 11.8.1991, М. и А. Беньковские: 59 личинок, 2 личинки в коконах; там же, на корнях и в пазухах листьев *Sagittaria sagittifolia*, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 80 личинок, 2 личинки в коконах; там же, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 13.8.1991, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; там же, на корнях *Typha latifolia*, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 1 личинка; там же, на корнях и в пазухах листьев *Sagittaria sagittifolia*, 12.8.1991, М. и А. Беньковские: много личинок; там же, среди корней *Sagittaria sagittifolia*, 1.8.1991, М. и А. Беньковские: 3 куколки, 3 личинки в коконах, 4 личинки; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 17.7.1992, М. и А. Беньковские: 12 личинок, 3 личинки в коконах, 1 куколка; там же, в пазухах листьев *Sagittaria sagittifolia*, 2.9.1993, М. и А. Беньковские: кладка яиц (между плавающими листьями), 10 личинок, 1 кокон с погибшей личинкой; там же, на корнях *Alisma plantago-aquatica*, 12.8.1993, М. и А. Беньковские: много личинок; там же, на корнях *Carex* sp., 3.6.1993, М. и А. Беньковские: 8 личинок, 5 коконов с личинками, 1 с куколкой; там же, на корнях *Carex riparia*, 12.6.1993, М. и А. Беньковские: 1 личинка, 3 кокона с личинами, 6 с куколками; там же, на корнях *Sagittaria sagittifolia,* 12.6.1993, М. и А. Беньковские: 36 личинок, 3 кокона с куколками; там же, на корнях *Carex rostrata* (рядом растет *Sagittaria sagittifolia*), 13.8.1993, М. и А. Беньковские: 3 личинки, 3 кокона; там же, на корнях *Carex rostrata* (рядом растет *Sagittaria sagittifolia*, *Phragmites australis, Potamogeton natans*), 16.8.1993, М. и А. Беньковские: 5 личинок, 2 личинки в коконах, 1 куколка, 1 имаго в коконе; там же, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 12.8.1993, М. и А. Беньковские: много личинок, много коконов; там же, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 19.7.1993, М. и А. Беньковские: 86 личинок, 2 кокона с личинками, 13 с куколками, 2 с имаго; там же, на корнях и в пазухах листьев *Sagittaria sagittifolia*, 16.8.1993, М. и А. Беньковские: 66 личинок, 1 имаго в коконе; там же, на нижней стороне плавающих листьев *Sagittaria sagittifolia*, 16.8.1993, М. и А. Беньковские: кладки яиц; там же, на подземных побегах с зимующими почками и на основании черешка листа *Sagittaria sagittifolia*, 2.9.1993, М. и А. Беньковские: 1 личинка; там же, среди корней *Sagittaria sagittifolia*, 27.9.1993, М. и А. Беньковские: 10 личинок; там же, на нижней стороне и между плавающими листьями *Sagittaria sagittifolia*, 9.8.1994, М. и А. Беньковские: кладка яиц и личинки первого возраста; там же, близ оз. Глубокое, канава, на корнях *Alisma plantago-aquatica*, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 2 личинки; там же, канава на болоте, на корнях *Sparganium erectum*, 12.6.1993, М. и А. Беньковские: 1 личинка, 2 личинки в коконах; там же, окрестности оз. Глубокое, Тереховский пруд, на корнях *Typha latifolia*, 17.8.1991, М. и А. Беньковские: много личинок; Солнечногорский район, пос. Чашниково, пруд, на основаниях корней *Scirpus* sp., 16.6.1991, М. и А. Беньковские: 1 куколка, 5 личинок; Солнечногорский район, г. Зеленоград, канава, на корнях *Typha latifolia*, 1991, М. и А. Беньковские: 4 личинки; там же, канава, глубина 30 см, на основаниях корней *Typha latifolia*, 15.6.1991, М. и А. Беньковские: 18 личинок; там же, канава, на корнях *Alisma plantago-aquatica*, 6.5.1992, М. и А. Беньковские: 12 личинок, 1 личинка в коконе; там же, канава, на корнях *Eleocharis palustris*, 1.7.1992, М. и А. Беньковские: 2 личинки; там же, канава, на корнях *Typha latifolia*, 6.5.1992, М. и А. Беньковские: 3 личинки; там же, пруд Водокачки, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, илисто-песчаный грунт, 12.9.1992, М. и А.

Беньковские: 20 личинок; Можайский район, р. Искона, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 18.7.1992, М. и А. Беньковские: 1 личинка, 1 личинка в коконе, 3 куколки, 1 имаго в коконе; там же, р. Искона, на корнях *Sparganium* sp., 18.7.1992, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе, 1 личинка в коконе, 1 личинка; Одинцовский район, пос. Николина гора, Москва-река, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 16.9.1992, М. и А. Беньковские: 4 личинки, 2 имаго, погибших в коконах; там же, Москва-река, на корнях *Scirpus lacustris*, 16.9.1992 М. и А. Беньковские: 1 личинка;

Орловская область: Хотынецкий район, национальный парк "Орловское полесье", с. Льгов, пруд, на корнях *Alisma plantago-aquatica*, 27.6.2010, М. и А. Беньковские: 2 жука в коконах, 1 куколка, 1 личинка;

Германия:

Brandenburg: Eberswalde, Niederfinow Teich, корень *Typha latifolia*, 11.8.2002, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе, 1 куколка, 1 имаго в коконе.

Donacia fennica

Россия:

Новгородская область: Валдайский район, с. Едрово, Едровское оз., устье р. Едерка, на корне *Scolochloa festucacea*, 10.10.1993, А. Беньковский: много имаго в коконах, 2 личинки в коконах, много личинок;

Ярославская область: г. Переславль-Залесский, с. Веськово, Плещеево оз., основания стеблей *Scolochloa festucacea*, 14.8.2008, М. и А. Беньковские: 2 личинки, 3 имаго в коконах, 3 куколки; 1 личинка в коконе.

Donacia impressa

Россия: Московская обл.: Одинцовский район, пос. Николина Гора, Москва-река, на корнях *Scirpus lacustris*, 16.9.1992, М. и А. Беньковские: много личинок, 2 кокона; там же, Москва-река, на корнях *Scirpus lacustris*, 5.7.1992, М. и А. Беньковские: 14 личинок; там же, Москва-река, на корнях и в пазухах нижних чешуевидных листьев *Scirpus lacustris*, 21.7.1993, М. и А. Беньковские: много личинок, много коконов; там же, Москва-река, среди корней *Scirpus lacustris*, 2.10.1993, М. и А. Беньковские: 2 имаго в коконах, много личинок; Истринский район, оз. Тростенское, близ с. Онуфриево, 28.8.1995, А. Беньковский: 4 имаго в коконах, 1 личинка.

Donacia malinovskyi

Украина:

Черниговская область: г. Батурин, оз. Былинное, на корнях *Glyceria* sp., 14.10.1994, А. Беньковский: 1 личинка в коконе.

Donacia marginata

Россия:

Белгородская область: Ровеньский район: окр. с. Ровеньки, р. Сарма, заросли *Glyceria maxima*, 17.6.2012, А.Е. Силина: 3 личинки; Борисовский район, г. Борисовка, р. Ворскла, корень *Sparganium erectum*, 23.7.2012, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе; там же, оторвавшийся от корней кокон, 28.7.2012, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе;

Брянская область: Суземский район, с. Селечня, протока, в пазухах листьев и на корнях *Sparganium erectum*, 25.7.2010, М. и А. Беньковские: 14 личинок;

Калужская область: г. Калуга, старица р. Яченка, в пазухах листьев *Sparganium erectum*, 17.8.1992, М. и А. Беньковские: много личинок;

Крым: г. Симферополь, верхний пруд на р. Анатра, на корнях *Carex* sp., 5.5.1994, М. и А. Беньковские: много личинок, 4 личинки в коконах, 1 куколка; Черниговская область, близ г. Батурин, оз. Былинное, на корнях *Glyceria* sp., 14.10.1994, А. Беньковский: 1 личинка, 1 личинка в коконе.

Московская область: г. Зеленоград, канава около пруда Водокачки, на корнях и пазухах листьев *Sparganium erectum*, илистый грунт, 12.9.1992, М. и А. Беньковские: 6 личинок;

там же, канава около пруда Водокачки, на корнях *Carex vesicaria*, 6.7.1994, М. и А. Беньковские: 1 личинка, 2 личинки в коконах;
Нижегородская область: г. Дзержинск, пос. Жёлнино, залив р. Ока, в пазухах листьев *Sparganium erectum*, 3.8.2014, М. и А. Беньковские: 2 личинки.
Новгородская область: Валдайский район, с. Едрово, Едровское озеро, устье р. Едерка, на корне *Scolochloa festucacea*, 10.10.1993, А. Беньковский: 1 личинка, 2 личинки в коконах, 1 куколка, 3 имаго в коконах;
Пензенская область: Бессоновский район, окр. п. Победа, пруд в карьере, в зарослях *Phragmites australis*, 25.7.2007, М. и А. Беньковские: 4 куколки; там же, рогозовое болото, на корнях *Scolochloa festucacea*, 21.7.2007, М. и А. Беньковские: 2 личинки в коконах, 2 личинки; там же, рогозовое болото, на корнях *Scolochloa festucacea*, 25.7.2007, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе, 3 куколки, 1 имаго в коконе; там же, рогозово-рясковое болото, в пазухах листьев *Sparganium erectum*, 21.7.2007, М. и А. Беньковские: 3 личинки; там же, рогозово-рясковое болото, на корнях *Sparganium erectum*, 21.7.2007, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе, 1 куколка в коконе;
Самарская область: Красноярский район, п. Угловой, старица в пойме р. Сок, на *Typha* sp., 21.8.1983, С. Павлов: 1 имаго в коконе, 2 личинки в коконах, 2 куколки в коконах.
Donacia obscura
Россия: Московская область: Рузский район, оз. Глубокое, на корне *Carex rostrata*, 12.8.1993, М. и А. Беньковские: 1 кокон с жуком; там же, среди корней *Carex rostrata*, 13.6.1997, М. и А. Беньковские: 2 куколки, 6 личинок.
Donacia semicuprea
Россия:
Брянская область: Суземский район, р. Сев у моста на шоссе Суземка–Селечня, на корнях *Glyceria* sp., 28.7.2010, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе;
Ленинградская область: г. Новая Ладога, Петровский канал, корни *Glyceria maxima*, 9.7.2010, М. и А. Беньковские: 3 личинки в коконах, 1 имаго в коконе; там же, корень *Calla palustris*, 7.7.2010 М. и А. Беньковские: 1 погибшая личинка в коконе, 1 кокон с остатками жука; там же, корни *Carex* sp., 9.7.2010, М. и А. Беньковские: 4 личинки, 1 личинка в коконе;
Московская область: Москва-река в 12 км выше г. Звеногород, на корнях *Carex* sp., 16.8.1991, М. и А. Беньковские: много коконов, в том числе 2 с имаго, 7 личинок; там же, на корнях *Glyceria maxima*, 16.8.1991, М. и А. Беньковские: много имаго в коконах, 3 личинки; там же, на корнях *Glyceria maxima*, 5.10.1991, М. и А. Беньковские: много имаго в коконах, 2 личинки; там же, среди корней *Glyceria maxima*, 18.6.1994, А. Беньковский: много личинок, 1 кокон с куколкой; Одинцовский район, пос. Николина гора, Москва-река, в пазухах листьев *Butomus umbellatus*, 16.9.1992, М. и А. Беньковские: 6 личинок; там же, на корнях *Glyceria maxima*, 5.7.1992, М. и А. Беньковские: 2 личинки, 1 личинка в коконе; г. Звенигород, с. Введенское, Москва-река, на корнях *Acorus calamus*, 18.7.1992, М. и А. Беньковские: 6 личинок, 1 личинка в коконе; там же, на внутренней стороне листьев *Glyceria maxima* под водой, 6.7.1994, М. и А. Беньковские: кладки яиц; там же, на внутренней стороне листьев близко к основанию стебля *Glyceria maxima*, 20.7.1994, М. и А. Беньковские: кладки яиц, много личинок, 41 кокон с личинками, 22 с куколками; там же, на корнях *Glyceria maxima*, 11.9.1994, М. и А. Беньковские: много личинок, 5 коконов с личинками, 3 с куколками, много с имаго; там же, на корнях *Glyceria maxima*, 27.8.1994, М. и А. Беньковские: много личинок и коконов; там же, на корнях *Glyceria maxima*, 30.5.1994, М. и А. Беньковские: много личинок, 1 кокон с куколкой, 1 с имаго; там же, на корнях *Glyceria maxima*, 6.7.1994, М. и А. Беньковские: много личинок, 21 личинка в коконах; там же, на корнях *Glyceria maxima*, 8.8.1994, М. и А. Беньковские: много личинок, 10 личинок в коконах, 47 куколок, много имаго в коконах; там же, на корнях *Glyceria*

maxima, 9.10.1994, М. и А. Беньковские: много личинок, 2 кокона с личинками, 1 с куколкой, много с имаго; Солнечногорский район, пос. Менделеево, р. Клязьма, на внутренней стороне листа *Glyceria maxima* под водой, 7.8.1994, М. и А. Беньковские: 2 кладки яиц; там же, на корнях *Glyceria maxima* 7.7.1994, М. и А. Беньковские: много личинок в коконах, 1 куколка;
Псковская область: Себежский район, с. Бондари, ручей, корень *Glyceria maxima*, 3.8.2009, М. и А. Беньковские: 3 куколки, 3 личинки в коконах;
Удмуртия: г. Воткинск, устье р. Березовка, илистый грунт, 57°04'14"N 53°59'26"E, 2010, И.А. Каргапольцева: 1 личинка; там же, заросли *Glyceria maxima*, илистый грунт, 2009, И.А. Каргапольцева: 1 личинка; к северу от г. Ижевск, устьевая часть р. Пазелинка, илисто-песчаный грунт, заросли *Butomus umbellatus* и *Sagittaria sagittifolia*, 56°54'12"N 53°07'46"E, 15.06.2010, И.А. Каргапольцева: 1 личинка;
Ярославская обл.: г. Ярославль, р. Которосль, корни *Glyceria maxima*, 19.7.2012 М. и А. Беньковские: 2 погибших имаго в коконах;
Германия:
Brandenburg: Eberswalde, Finowkanal, на корнях *Glyceria maxima*, глубина 40 см, грунт илисто-песчаный с камнями, 2.8.2003, М. и А. Беньковские: 6 куколок, 3 имаго в коконах;
Украина:
Черниговская область: г. Батурин, пойма р. Сейм, старица, на корнях *Glyceria* sp., 14.10.1994, А. Беньковский: 8 личинок.
Черновицкая обл.: окр. г. Кицмань, 26.5.1985, О. Муравицкий: 3 личинки.
Donacia simplex
Россия:
Крым: г. Симферополь, р. Анатра, на корнях *Sparganium neglectum*, 21.4.1996, А. Беньковский: 7 личинок;
Московская область: Рузский район, окр. оз. Глубокое, канава, на корнях *Sparganium erectum*, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе, 5 личинок;
Новгородская область: Валдайский район, с. Едрово, Едровское оз., устье р. Едерка, на корне *Scolochloa festucacea*, 10.10.1993, А. Беньковский: 1 имаго в коконе;
Рязанская область: Рязанский район, с. Дубровка, начало июля 1903, Г.В. Олсуфьев: 5 имаго в коконах;
Польша:
Województwo Warmińsko-Mazurskie: 23 km W Olsztyn, Pelnik, r. Pasłęka, корень *Sparganium* sp., 17.5.1996, А. Беньковский: 5 личинок.
Donacia sparganii
Россия:
Брянская область: Суземский район, с. Селечня, р. Усожа, на корнях *Sparganium* sp., 23.7.2010, М. и А. Беньковские: 2 личинки; там же, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 27.7.2010, М. и А. Беньковские: 8 личинок, 1 имаго в коконе; там же, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 23.7.2010, М. и А. Беньковские: 4 личинки, 1 имаго в коконе;
Московская область: Рузский район, оз. Глубокое, на корнях *Sparganium angustifolium*, 13.8.1991, М. и А. Беньковские: 4 имаго в коконах; там же, на корнях *Sparganium angustifolium*, 2.8.1991, М. и А. Беньковские: 4 кокона, в том числе 1 с имаго, 12 личинок; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, глубина до 50 см, илисто-песчаный грунт, 6.8.1993, М. и А. Беньковские: 3 кокона, 1 личинка; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 28.6.1995, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе, 2 личинки;
Германия:
Brandenburg: Eberswalde, Finowkanal, на корнях *Sparganium emersum*, глубина 60 см, грунт илистый, 2.8.2003, М. и А. Беньковские: 2 личинки; 1 имаго в коконе.

Donacia thalassina

Россия:

Карелия: Олонецкий район, окр. с. Гижино, Лоянское озеро, на корнях *Carex* sp., 4.7.1993, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 4.7.1993, М. и А. Беньковские: 2 кокона, много личинок; Олонецкий район, окр. с. Ташкеницы, озеро, на корнях *Eleocharis palustris*, 30.06.1993, М. и А. Беньковские: много личинок;

Московская область: Зеленоград, канава около пруда Водокачки, на корнях *Eleocharis palustris*, 22.9.1991, М. и А. Беньковские: 7 имаго в коконах, 4 личинки; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 24.9.1991, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 8.8.1991, М. и А. Беньковские: 16 личинок, 3 кокона с личинками, 13 коконов с куколками; там же, среди корней *Carex vesicaria*, 14.6.1991, М. и А. Беньковские: 7 личинок; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 1.8.1992, М. и А. Беньковские: 2 личинки; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 13.5.1992, М. и А. Беньковские: 22 личинки, 1 куколка и 8 имаго в коконах; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 15.7.1992, М. и А. Беньковские: 17 личинок, 15 коконов с личинками, 1 с куколкой; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 17.6.1992, М. и А. Беньковские: 34 личинки; там же, там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 27.5.1992, М. и А. Беньковские: 43 личинки, 3 имаго в коконах; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 28.4.1992, М. и А. Беньковские: 24 личинки, 2 куколки и 8 имаго в коконах; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 7.6.1992, М. и А. Беньковские: 41 личинка, 2 кокона с личинками; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 1.7.1992, М. и А. Беньковские: 31 личинка, 1 кокон с личинкой; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 1.8.1992, М. и А. Беньковские: 6 личинок, 1 кокон с личинкой, 16 коконов с куколками; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 12.9.1992, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 20.8.1992, М. и А. Беньковские: много коконов, 1 личинка; там же, на корнях *Sparganium erectum*, 12.9.1992, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; там же, на *Eleocharis palustris* под водой, 7.7.1994, М. и А. Беньковские: кладки яиц; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 28.8.1994, М. и А. Беньковские: много личинок, 3 кокона; Рузский район, с. Новогорбово, пруд, на корнях *Eleocharis palustris*, 14.9.1994, М. и А. Беньковские: 2 личинки; там же, на корнях *Glyceria fluitans*, 13.9.1994, М. и А. Беньковские: 9 личинок, 1 куколка; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 31.5.1995, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе, 1 личинка; там же, на корнях, *Eleocharis palustris*, 1.7.1995, М. и А. Беньковские: 22 личинки, 1 личинка в коконе; там же, на корнях *Eleocharis palustris*, 30.4.1995, М. и А. Беньковские: 13 личинок, 3 имаго в коконах; там же, на корнях *Glyceria fluitans*, 1.7.1995, М. и А. Беньковские: 6 личинок, 1 личинка в коконе; Рузский район, оз. Глубокое, на корнях *Eleocharis palustris*, 10.7.1996 М. и А. Беньковские: 4 личинки, 3 личинки в коконах, 1 куколка.

Donacia tomentosa

Россия:

Липецкая область: 30 км восточнее г. Елец, близ Морозовой горы, р. Дон, на корнях и листьях *Butomus umbellatus* под водой, 13.8.2004, М. и А. Беньковские: 9 личинок, 1 куколка;

Московская область: Одинцовский район, пос. Николина гора, Москва-река, на корнях и в пазухах листьев *Butomus umbellatus*, 16.9.1992, М. и А. Беньковские: много личинок; там же, на внутренней стороне листьев *Butomus umbellatus*, 21.7.1993, М. и А. Беньковские: 5 коконов, в том числе 2 с имаго; там же, на внутренней стороне листьев и среди корней *Butomus umbellatus*, которые переплелись с корнями *Scirpus lacustris*, 21.7.1993, М. и А. Беньковские: много личинок; там же, смешанные заросли *Butomus umbellatus* и *Scirpus lacustris*, 2.10.1993, М. и А. Беньковские: 1 личинка;

Новгородская область: Валдайский район, с. Едрово, Едровское озеро, устье р. Едерка, на корне *Scolochloa festucacea*, 10.10.1993, А. Беньковский: много личинок.

Donacia versicolorea

Россия:

Бурятия: дельта р. Селенга, оз. Жилищенское, глубина 0,8 м, черный ил, заросли *Elodea*, *Myriophyllum, Potamogeton perfoliatus, P. compressus* (?), 31.8.2011, Д. Матафонов: 2 личинки; дельта р. Селенга, оз. Жилищенское, 52°09,223′N, 106°19,805′E, 31.8.2011, Д.В. Матафонов: 1 личинка.

Московская область: Рузский район, озеро Глубокое, на корнях *Carex riparia*, 14.8.1991, М. и А. Беньковские: пустой кокон с экзувием; там же, между плавающими листьями *Potamogeton natans*, 8.8.1993, М. и А. Беньковские: кладки яиц; там же, на корнях *Potamogeton natans*, 8.8.1993, М. и А. Беньковские: 2 личинки; Рузский район, окрестности оз. Глубокое, Тереховский пруд, на корнях *Typha latifolia*, 17.8.1991, М. и А. Беньковские: 5 имаго в коконах, много личинок; там же, на корнях *Potamogeton natans*, 17.8.1991, М. и А. Беньковские: 3 личинки; Рузский район, с. Новогорбово, пруд, среди корней *Potamogeton natans*, 4.9.1993, М. и А. Беньковские: 1 личинка, 1 имаго в коконе; там же, пруд, на корнях *Eleocharis palustris*, 31.5.1995, М. и А. Беньковские: 7 личинок; там же, пруд, на корнях *Potamogeton natans*, 13.6.1995, М. и А. Беньковские: 4 куколки, 42 личинки, 1 личинка в коконе; Солнечногорский район, Зеленоград, канава около пруда Водокачки, на корнях *Scirpus* sp., 28.4.1992, М. и А. Беньковские: 7 личинок.

Приморский край: Красноармейский район, Сихотэ-Алиньский государственный биосферный заповедник, кордон Сагдиевский, 45˚33'N, 136˚27'E, озеро (старица), на корнях *Carex* (?), 17.7.2014, М. Сергеев: 16 коконов с личинками, куколками, имаго.

Donacia vulgaris

Россия:

Белгородская область: Борисовский район, г. Борисовка, р. Ворскла, корень *Typha* sp., 28.7.2012, М. и А. Беньковские: 2 имаго в коконах;

Московская область: Рузский район, оз. Глубокое, на корнях *Typha latifolia*, 10.8.1991, М. и А. Беньковские: 3 имаго в коконах; там же, на корнях *Typha latifolia*, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 4 кокона, много личинок; там же, на основаниях листьев, в пазухах листьев и на корнях *Typha latifolia*, 12.8.1991, М. и А. Беньковские: много имаго в коконах, много личинок; там же, на корнях *Phragmites australis*, 14.8.1993, М. и А. Беньковские: 2 кокона; на корнях *Typha latifolia*, 12.8.1993, М. и А. Беньковские: 1 кокон, много личинок; там же, на корнях *Potamogeton natans*, 1.10.1998, М. и А. Беньковские: 2 личинки; Солнечногорский район, пос. Чашниково, пруд, на корнях *Typha latifolia*, 16.6.1991, М. и А. Беньковские: 28 личинок; там же, на корнях *Typha latifolia*, 21.4.1992, А. Беньковский: 19 имаго в коконах; там же, на корнях *Typha latifolia*, 29.4.1992, А. Беньковский: 2 имаго в коконах; там же, на корнях *Typha latifolia*, 13.5.1992, А. Беньковский: 1 имаго в коконе; Одинцовский район, с. Дубки, пруд, на корнях *Alisma plantago-aquatica*, 6.8.1991, М. и А. Беньковские: 2 имаго в коконах, 1 куколка; г. Москва, пос. Косино, оз. Черное, на корнях *Carex* sp., 28.7.1992, А. Беньковский: 1 имаго в коконе; там же, на корнях *Scirpus radicans*, 28.7.1992, А. Беньковский: 1 имаго в коконе; Зеленоград, канава около пруда Водокачки, на корнях *Sparganium erectum*, 16.9.1992, М. и А. Беньковские: 2 имаго в коконах;

Удмуртия: к северу от г. Ижевск, верховья Ижевского пруда, 56°55'50"N, 53°05'11"E, грунт – песок, 12.07.2013, Н.В. Холмогорова: 1 личинка; г. Сарапул , р. Большая Сарапулка, 56°27'35"N, 53°47'12"E, 13.07.2012, Г.А. Пастухова: 1 личинка;

Украина:

Черниговская область: г. Батурин, пойма р. Сейм, старица, на корнях *Glyceria* sp., 14.10.1994, А. Беньковский: много личинок.

Donacia sp.

Россия:

Бурятия: оз. Байкал, Чивыркуйский залив: бухта Котово, заросли *Elodea*, глубина 1,2 м, 23.6.2009, Д.В. Матафонов: 1 личинка; там же, заросли *Phragmites australis*, 19.10.2009, Д.В. Матафонов: 1 личинка; там же, заросли *Elodea*, 27.9.2007, Д.В. Матафонов: 1 личинка; бухта Монахово, заросли *Elodea*, глубина 2,2 м, 16.8.2007, Д.В. Матафонов: 1 личинка; бухта Змеиная, заросли *Elodea, Myriophyllum*, 29.8.2008, Д.В. Матафонов: 4 личинки; Еравнинские озера: оз. Б. Еравное, заросли *Elodea*, глубина 2,3 м, 5.8.2008, Д.В. Матафонов: 5 личинок; оз. Большая Харга, заросли рдеста , глубина 0,5 м, 6.8.2008, Д.В. Матафонов: 1 личинка. Дельта р. Селенга, оз. Жилищенское, 52°09,223′N, 106°19,805′E, 31.8.2011, Д.В. Матафонов: 1 куколка, 5 личинок.
Забайкальский край: оз. Арахлей, 52°13′11.41″N, 112°50′6.55″E, заросли *Potamogeton perfoliatus, P. praelongus*, 29.6.2000, Д.В. Матафонов: 3 личинки; там же, 22.7.2000, Д.В. Матафонов: 1 личинка; там же, 10.8.2000, Д.В. Матафонов: 4 личинки; оз. Тасей, 15.6. 2008, П.В. Матафонов: 1 личинка.
Macroplea appendiculata
Россия:

Бурятия: оз. Щучье, 51°25′44.58″N, 106°32′44.808″E, 1,5-2м, на корнях *Elodea canadensis*, 1.6.2014, Д.В. Матафонов: 17 личинок, 1 личинка в коконе, 6 куколок, 6 имаго в коконах.
Забайкальский край: оз. Арахлей, 52°13′11.41″N, 112°50′6.55″E, заросли *Potamogeton perfoliatus, P. praelongus*, 5.6.2000, Д.В. Матафонов: 3 жука в коконах; там же, 22.12.1999, Д.В. Матафонов: 1 жук в коконе; там же, 10.8.2000, Д.В. Матафонов: 1 личинка в коконе.
Московская область: Рузский район, оз. Глубокое, на корнях *Potamogeton praelongus*, 14.6.1997, С.В. Купцов: 3 личинки, 1 личинка в коконе; там же, на корнях *Potamogeton perfoliatus*, 12.8.1991, М. и А. Беньковские: 2 личинки, 1 имаго в коконе; там же, среди корней *Sparganium angustifolium*, 1.8.1991, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе, 1 личинка в коконе; там же, среди корней *Sparganium angustifolium*, 2.8.1991, М. и А. Беньковские: 7 коконов, 3 личинки; там же, на корнях *Carex riparia*, 14.8.1991, М. и А. Беньковские: много имаго в коконах; там же, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 11.8.1991, М. и А. Беньковские: 1 куколка; там же, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 5 куколок; там же, на корнях *Sparganium angustifolium*, 13.8.1991, М. и А. Беньковские: много коконов; там же, на корнях *Sparganium angustifolium*, 15.8.1991, М. и А. Беньковские: 1 куколка; там же, на корнях и в пазухах листьев *Sagittaria sagittifolia*, 12.8.1991, М. и А. Беньковские: много коконов; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 17.7.1992, М. и А. Беньковские: 7 личинок, 1 личинка в коконе, 1 куколка, 1 имаго в коконе; там же, на горизонтальных корневищах *Potamogeton praelongus*, 9.8.1993, М. и А. Беньковские: 3 личинки; там же, на корнях *Alisma plantago-aquatica*, 12.8.1993, М. и А. Беньковские: много коконов; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 10.8.1993, М. и А. Беньковские: 4 кокона; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 6.8.1993, М. и А. Беньковские: 3 личинки; там же, на корнях *Potamogeton natans*, 8.8.1993, М. и А. Беньковские: 1 личинка; там же, на корнях *Potamogeton perfoliatus*, 10.8.1993, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе; там же, на корнях *Potamogeton perfoliatus*, 12.6.1993, М. и А. Беньковские: 1 куколка; там же, на корнях *Sagittaria sagittifolia*, 19.7.1993, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе; там же, на корнях *Typha latifolia*, 10.8.1993, М. и А. Беньковские: много имаго в коконах и куколок; там же, на корнях и основаниях стеблей *Phragmites australis*, 18.7.1993, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе; там же, на корнях, в пазухах листьев и на подземном побеге с зимующей почкой *Phragmites australis*, 2.9.1993, М. и А. Беньковские: 8 личинок; там же, на основаниях стеблей и корнях *Phragmites australis*, 12.5.1993, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 30–31.7.1994, М. и А. Беньковские: 4 личинки; там же, на корнях *Potamogeton perfoliatus*, 18.7.1994, М. и А. Беньковские: 1 личинка в коконе; там же, на корнях *Potamogeton perfoliatus*, 20.7.1994, М. и А. Беньковские: 3 личинки в

коконах; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 29.8.1995, М. и А. Беньковские: 51 личинка, 3 имаго в коконах, 1 куколка; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 31.7.1995, М. и А. Беньковские: 53 личинок, 4 кокона с личинками, 5 куколок, 2 кокона с погибшими личинками, 2 кокона с погибшими куколками; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 1.6.1995, М. и А. Беньковские: 85 личинок, 1 личинка в коконе, 1 погибший жук в коконе; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 26.9.1995, М. и А. Беньковские: 57 личинок, 8 имаго в коконах; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 28.6.1995, М. и А. Беньковские: 57 личинок; там же, на корнях *Myriophyllum spicatum*, 20.10.1995, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе, 18 личинок; там же, на корнях *Batrachium trichophyllum*, 26.6.1998 М. и А. Беньковские: 5 личинок; г. Звенигород, Москва-река, на корнях *Potamogeton perfoliatus*, 20.7.1994, М. и А. Беньковские: коконы; Зеленоград, канава около пруда Водокачки, на корнях *Eleocharis palustris*, 22.9.1991, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе; там же, на корнях *Sparganium erectum*, 8.8.1991, М. и А. Беньковские: 2 имаго в коконах;

Псковская обл.: Гдовский район, Чудское оз., Раскопельский залив, на корнях *Myriophyllum* sp., 21.7.1912, И.Д. Кузнецов: 2 имаго в коконах; Себежский район, оз. Осыно, на корне *Phragmites australis*, 23.7.2009, М. и А. Беньковские: 2 имаго в коконах, 10 куколок, 3 личинки в коконах, 1 личинка; Себежский район, с. Бондари, оз. Мотяж, корень *Acorus calamus*, 1.8.2009, М. и А. Беньковские: 1 куколка; там же, корни *Scolochloa festucacea*, 31.7.2009, М. и А. Беньковские: 1 имаго в коконе, 1 куколка, 1 личинка в коконе;

Саратовская область: г. Хвалынск, берег р. Волга, полоса прибоя, 19.8.2011, М. и А. Беньковские: остатки 2 имаго в коконах;

Украина:

Черниговская область: близ г. Батурин, оз. Былинное, на корнях *Glyceria* sp., 14.10.1994, А. Беньковский: 3 имаго в коконах.

Macroplea japana

Россия:

Приморский край: Хасанский район, 1,5км к северу от пос. Хасан, оз. Дорицине, на корнях *Brasenia schreberi* в рыхлом торфяном грунте, 1997, С.Ю. Купцов: 1 кокон с имаго, 3 кокона с куколками.

Macroplea mutica

Россия:

Бурятия: оз. Байкал, Чивыркуйский залив, бухта Котово, корневище *Phragmites australis*, 15.3.2008, Д.В. Матафонов: 1 кокон с имаго; оз. Байкал, Чивыркуйский залив, бухта Монахово, 2,2 м, заросли *Elodea*, 16.8.2007, Д.В. Матафонов: 1 личинка; дельта р. Селенга, оз. Грязное, заиленный песок, заросли *Nymphoides, Potamogeton, Polygonum*, 13.7.2011, Д.В. Матафонов: 4 личинки, 1 личинка в коконе, 2 кокона с остатками погибших жуков.

Забайкальский край: оз. Арахлей, 52°13′11.41″N, 112°50′6.55″E, заросли *Potamogeton perfoliatus, P. praelongus,* 18.8.2000, Д.В. Матафонов: 1 жук в коконе.

Macroplea pubipennis

Россия:

Бурятия: Гусино-Убукунская озерная система, оз. Щучье, 1.8, 2.8, 12.8, 20.8, 1.9, 10.9.1956, А.А. Томилов: 53 личинки, 3 куколки, 1 имаго в коконе.

Neohaemonia voronovae

Монголия:

Ара-Хангайский аймак: берег оз. Угий-Нур, на корнях водных растений, в основном *Potamogeton* sp., *Myriophyllum* sp., 4.8.1977, Л.Н. Медведев, Ю.М. Зайцев: много личинок, 1 имаго в коконе.

Plateumaris braccata

Россия:

Воронежская область: Новоусманский район, окр. хутора Маклок, болото Клюквенное-2, торфяные кочки с *Eriophorum* sp., 9.10.2003, А. Прокин: 1 личинка в коконе; там же, 15.5.2004, А. Прокин: 5 личинок в коконах; там же, 15.7.2004, А. Прокин: 1 куколка в коконе; там же, 16.7.2004, А. Прокин: 1 личинка в коконе; там же, 19.6.2004, А. Прокин: 1 куколка в коконе;

Челябинская область: Ильменский заповедник, оз. Б. Таткуль, на корнях *Phragmites australis* у берега, 5.8.2000, А. Беньковский: 5 личинок в коконах.

Plateumaris consimilis

Украина:

Черновицкая область: окрестности г. Кицмань, низина, заполняемая талыми и дождевыми водами, на корнях *Carex* sp., 23.5.1985, О. Муравицкий: 7 личинок.

Plateumaris discolor

Россия:

Московская область: Солнечногорский район, 10 км к западу от г. Зеленоград, канава у шоссе, среди корней *Juncus* sp., 17.6.1991, М. и А. Беньковские: 2 личинки; Рузский район, оз Глубокое, среди корней *Carex rostrata*, 13.6.1997 М. и А. Беньковские: 1 личинка.

Мурманская область: Кандалакшский район, пос. Приморский (Беломорская биостанция МГУ), сфагново-осоковое болото, среди корней *Carex* sp., 26.7.1990, М. Орлова, А. Беньковский: 2 личинки; там же, сфагново-осоковое болото, среди корней *Carex* sp., 25.7.1990, М. Орлова, А. Беньковский: 3 личинки; там же, среди корней *Carex* sp., 28.7.1990, М. Орлова, А. Беньковский: 1 личинка.

Plateumaris sericea

Россия:

Краснодарский край: окр. Сочи, пос. Весёлое, холм, лиственный лес, пруд, корни *Iris pseudacorus*, 2.5.2013, М. и А. Беньковские: много личинок и коконов с жуками;

Удмуртия: Сарапульский район, исток реки Б. Сарапулка, д. Сундуково, 26.8.2012, Г.А. Пастухова: 1 личинка.

Plateumaris weisei

Россия:

Бурятия: дельта р. Селенга, оз. Грязное, заиленный песок, глубина 0,5 м, заросли Phragmites, 13.7.2011, Д.В. Матафонов: 1 личинка.

Монголия:

Селенгинский аймак: Алтан-Булак, оз. Гун-Нур, на корнях прибрежных *Carex* sp., 20.7.1978, Ю.М. Зайцев: 1 имаго в коконе; Убсунурский аймак: оз. Убсу-Нур, устье р. Тархилог, 29.7.2010, А. Прокин: 9 личинок.

ГЛАВА 4. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ ВЗРОСЛЫХ РАДУЖНИЦ ФАУНЫ РОССИИ

Изложение результатов работы я начинаю с определителя жуков-радужниц, так как без знания точного названия вида невозможны никакие другие биологические исследования. Этот определитель является переработанной и исправленной версией ключа, представленного на сайте ЗИН (http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/donackey.htm). Описание общей морфологии и признаков, используемых для определения жуков-листоедов, в том числе, радужниц, содержится, например, в работах И. Аскевольда (Askevold, 1991b), Л.Н. Медведева и Л.Н. Дубешко (1992), А.О. Беньковского (1999), М.Хаяши (Hayashi, 2004), И.К. Лопатина и О.Л. Нестеровой (2005) и приведено на рис. 12.

Сокращения:

ДВ – Дальний Восток

ЕЧР – европейская часть России

ЗСБ – Западная Сибирь

СБ – Сибирь

СК – Северный Кавказ

** – изучены экземпляры из России

* – изучены экземпляры только из-за пределов России, вид внесен в определитель по литературному указанию

Определительная таблица родов

1(4) Наружный вершинный угол надкрылий оттянут (Рис. 19: 3) или вытянут в шип (Рис. 13: 1, 2). Окраска верха не металлическая.

2(3) Коготковый членик лапок длиннее 1–3-го вместе взятых (Рис. 13: 6). Усики значительно длиннее половины длины тела (Рис. 1: 3, 4). *Macroplea*

3(2) Коготковый членик лапок равен по длине предыдущим вместе взятым. Усики не длиннее половины длины тела (Рис. 3: 3).

Neohaemonia

4(1) Наружный вершинный угол надкрылий не оттянут и не вытянут в виде шипа (Рис. 13: 3–5). Окраска верха у большинства видов металлическая. Коготковый членик лапок не длиннее прочих вместе взятых (Рис. 13: 7).

5(8) Шовный угол надкрылий без крючковидного отростка (Рис. 13: 3, 4).

6(7) Шов надкрылий перед вершиной простой (Рис. 13: 4).

Donacia

7(6) Шов надкрылий перед вершиной с вывернутым наружу внутренним краем (Рис. 13: 3).

Plateumaris

8(5) Шовный угол надкрылий с крючковидным отростком (Рис. 13: 5). Задние бедра у самки достигают вершин надкрылий, у самца заходят далеко за вершины надкрылий (Рис. 2: 1, 3).

Sominella

Определительная таблица рода *Macroplea*

1(6) Переднеспинка с 2 или 3 черными пятнами или продольными полосами (Рис. 13: 8, 9); голая или покрыта (большей частью на боках) редкими короткими белыми волосками, которые намного короче, чем ширина 2-го членика усика. Наружный вершинный угол надкрылья оттянут в виде шипа (Рис. 13: 1, 2). Лапки рыжие, 1–3-й членики с черными вершинами или полностью черные, 4-й – с черной вершиной; 4-й членик задних лапок в полтора раза длиннее 1–3-го вместе взятых (Рис. 13: 6). Редко всё тело черное.

2(5) 4-й членик усика вдвое длиннее 2-го. Переднеспинка рыжая с 2 боковыми продольными черными пятнами, ее поверхность матовая, мелко морщинистая, посередине с широким неглубоким продольным вдавлением (Рис. 13: 9). 1-й членик задней лапки короче 2-го (Рис. 13: 6, 17) или равен ему по длине. Коготки с крупным треугольным выступом у основания (Рис. 13: 11). Виды надежно различаются по форме эдеагуса самца.

3(4) Шовный угол надкрылий обычно вытянут в более длинный шип, узкий на основании (Рис. 13: 1). 2-й членик задних лапок в 2,6–3,1 раза длиннее своей ширины и в 1,3–1,4 раза длиннее 1-го членика (мерить по верхней стороне!) (Рис. 13: 17). Верх желтый; голова, усики, 2 пятна на переднеспинке, щиток, первое междурядье и точечные бороздки надкрылий, членики лапок на вершине и нижняя сторона тела черные. Эдеагус – Рис. 13: 15. Длина 5,2–8,5мм. ЕЧР (кроме юга); СБ (на восток до Забайкалья). Европа, Казахстан, Ср. Азия, Монголия. В стоячих и текучих пресных водоемах.

M. appendiculata ** (Рис. 1: 4; 3: 4)

4(3) Шовный угол надкрылий обычно вытянут в более короткий шип, широкий на основании (Рис. 13: 2). 2-й членик задних лапок в 1,8–2,6 раза длиннее своей ширины, равен по длине 1-му члeнику или не более, чем в 1,1 раза длиннее его (мерить по верхней стороне!) (Рис. 13: 6). Окраска как у предыдущего, или черные полосы на 5-й

и 6-й точечных бороздках надкрылий сливаются вместе, или надкрылья сплошь черные. Эдеагус – Рис. 13: 14. Длина 4,5–6,0мм. ЕЧР (побережья Балтийского, Белого и Каспийского морей, полупустынная зона, Крым, Юж. Урал); СК (долина р. Кума); СБ (юг). Европа (побережья Северного, Средиземного, Балтийского морей, озера); Ср. Азия, Монголия, Алжир. Населяет морские побережья, устья рек, выходящих к морю, озера.

M. mutica **

5(2) 4-й членик усика равен по длине 2-му (Рис. 13: 12). Верх желтый; голова, усики, щиток, первое междурядье и точечные бороздки надкрылий, нижняя сторона тела черные; переднеспинка рыжая с черным передним краем и 3 продольными полосами, заполняющими 3 продольных вдавления; поверхность переднеспинки блестящая, гладкая, только в продольных вдавлениях морщинисто пунктированная (Рис. 13: 8). 1-й членик задней лапки равен по длине двум следующим, почти вдвое длиннее 2-го. Коготки со слабым выступом у основания (Рис. 13: 13). Эдеагус – Рис. 13: 16. Длина 3,5–8,5мм. ДВ (Приморский кр.: пос. Хасан, г. Спасск-Дальний; Орлова-Беньковская, 2011). Китай (пров. Гуижоу, Цзянсу), Япония.

M. japana ** (Рис. 1: 3)

6(1) Переднеспинка одноцветно рыжая; покрыта густыми длинными белыми волосками, которые имеют длину как ширина 2-го членика усика (Рис. 19: 4). Наружный вершинный угол надкрылья оттянут, но не имеет вид шипа; вершина надкрылья косо срезана внутрь и немного выемчатая (Рис. 19: 3). Лапки одноцветно рыжие; 4-й членик задних лапок вдвое длиннее 1–3-го вместе взятых (Рис. 19: 1). Эдеагус – Рис. 19: 2. ВСБ (Бурятия: бассейн р. Селенга, оз. Щучье: 1 жук в коконе собран вместе с личинками и куколками; подробную этикетку см. в разделе «Материал по преимагинальным стадиям»). Финляндия. Китай (пров. Хэйлунцзя́н, Нинся́, Ганьсу́, Синьцзя́н-Уйгу́рский автономный р-н). *M. pubipennis* **

Определительная таблица рода *Neohaemonia*

1(1) Верх желтый; голова, усики, щиток, точечные бороздки надкрылий, нижняя сторона тела черные. Длина 5,3–6,1мм. СБ (Читинская обл.: 30км северо-восточнее с. Борзя; Bieńkowski, 1997). Монголия (Ара-Хангайский аймак: оз. Угий-Нур).

N. voronovae ** (Рис. 3: 3)

Определительная таблица рода *Donacia*

1(74) Переднеспинка и надкрылья голые.

2(9) Переднеспинка покрыта мелкими морщинками; если есть точки, то они мельчайшие, намного мельче фасеток глаза.

3(6) 1-й стернит брюшка самца без бугорков. Пигидий самки треугольный, его вершинный угол меньше 90° (Рис. 13: 20). Темя за глазами без красной поперечной полосы, обычно с 2 маленькими красными пятнышками, реже без них. Задние бедра на внутреннем крае у самца с 2 зубцами (Рис. 13: 18), у самки с 1 зубцом. Подрод *Donacia* s.str.

4(5) Обычно крупнее, длина 8,1–10,8мм. Междурядья надкрылий мелко морщинистые, шелковистые. Щеки длинные, в самой узкой части только в 2,1–2,6 раза короче глаза (Рис. 13: 21). Верх обычно фиолетовый, реже бронзово-зеленый или медный, точки в рядах надкрылий с золотистым блеском. ЕЧР (от таежной до полупустынной зоны); СК; СБ (на восток до Байкала). Европа, Казахстан.

D. crassipes ** (Рис. 1: 1)

5(4) Мельче, длина 6,9–8,5мм. Междурядья надкрылий гладкие, блестящие. Щеки короткие, в самой узкой части в 3,6–5,6 раза короче глаза (Рис. 13: 22). Переднеспинка и надкрылья черно-фиолетовые с золотистым блеском, более заметным на боках; голова черная. ДВ (Амурская обл.: Шимановский р-н, Приморский кр.).

D. ussuriensis **

6(3) 1-й стернит брюшка самца с 2 маленькими острыми бугорками у середины. Пигидий самки пятиугольный с округленными углами, его вершинный угол больше 90° (Рис. 14: 1). Темя за глазами с одним красным поперечным пятном или двумя пятнами. Подрод *Cyphogaster* Goecke, 1934.

7(8) 2-й и 3-й членики усиков равной длины; вместе они равны по длине 1-му (1-й членик мерить без сочленовного мыщелка в основании!) (Рис. 14: 2). Переднеспинка и надкрылья черные или фиолетовые; точки надкрылий, бока переднеспинки и 2 наружных междурядья надкрылий зеленые или золотистые; эпиплевры надкрылий на наружном крае рыжие. Задние бедра самца с зубцом у середины длины расширенной части и с другим более крупным зубцом у вершины, за которым следуют мелкие зубчики (Рис. 14: 4). Длина 6,0–8,0мм. ДВ (Амурская обл.: 15 км севернее г. Благовещенск, Приморский кр.). Япония, Корея, Китай, Тайвань, Филиппины.

D. lenzi **

8(7) 2-й членик усиков короче 3-го; вместе они длиннее 1-го (1-й членик мерить без сочленовного мыщелка в основании!) (Рис. 14: 3). Переднеспинка металлически-зеленая, -золотистая или -фиолетовая, надкрылья рыжие со слабым фиолетовым металлическим блеском на диске и более сильным зеленым или золотистым блеском на боках. Задние бедра самца только с 1 крупным зубцом у вершины, за которым следуют мелкие зубчики (Рис. 14: 5). Длина 6,0–9,0мм. ДВ (Амурская обл., Приморский кр.). Япония, Корея, Китай.

D. provostii **

9(2) Переднеспинка покрыта точками; точки могут быть плохо заметны на фоне грубых морщинок, но они всегда не мельче фасеток глаза. Подрод *Donaciomima*.

10(35) Бедра полностью или частично рыжие.

11(20) Бедра в основной 1/4–1/3 рыжие, дальше к вершине темно-металлические с резкой границей рыжей и металлической частей (Рис. 14: 6).

12(19) Задние бедра без зубцов (Рис. 14: 6) или с 1 очень маленьким зубчиком.

13(14) Междурядья надкрылий гладкие, блестящие, с редкими сглаженными морщинами или без морщин (Рис. 14: 11). Темно-фиолетовый, надкрылья с золотисто-зеленой боковой полосой и золотистыми точками.

D. versicolorea,♀ (см. также тезу 19) **

14(13) Междурядья надкрылий шелковисто-блестящие или матовые, с густыми мелкими морщинами (Рис. 14: 12).

15(16) Вершины надкрылий обычно выемчатые, реже прямо срезанные, с четкими наружным вершинным и шовным углами (Рис. 14: 9). Окологлазничные бороздки резкие и глубокие. Задние бедра у обоих полов без зубца (Рис. 14: 6). Зеленый или бронзовый, каждое надкрылье обычно с цветной (медной, пурпурной, золотистой или синей с пурпурным окаймлением) продольной полосой вдоль шва. Длина 6,2–9,0мм. ЕЧР; СК; СБ. Европа, С. Африка (Алжир), Кавказ, Казахстан, Ср. Азия, З. Монголия.

D. vulgaris **

16(15) Вершины надкрылий без выемки, с округленными углами (Рис. 14: 10).

17(18) 4-й членик усика не длиннее 2-го и 3-го вместе взятых (Рис. 14: 14). Задние бедра у обоих полов без зубца. Окологлазничные бороздки нерезкие. Одноцветно-бронзовый, медный или зеленоватый, реже пурпурный или синий. Пигидий на вершине с неглубокой широкой выемкой (самец) или без выемки (самка). Голова и низ в белых волосках. Длина 5,4–9,4мм. ЕЧР; СК; СБ. Европа, С. Африка, Малая Азия, Монголия.

D. simplex **

18(17) 4-й членик усика длиннее 2-го и 3-го вместе взятых. Задние бедра у самца с очень маленьким острым зубчиком или без него, у самки без зубчика. Верх темный, медно-бронзовый. Пигидий на вершине с вырезкой. Голова в очень густых серовато-рыжих волосках. Длина 7,0-8,1мм. Найден вблизи границы России: В. Казахстан (верховье р. Иртыш) (Лопатин, 2010).

D. kirgizkaisaka

19(12) Задние бедра с 2 зубцами (Рис. 14: 8). Шовный угол надкрылий обычно округлен, редко зубцевидный. Темно-фиолетовый, надкрылья с золотисто-зеленой боковой полосой и золотистыми точками. Длина 6,2–8,9мм. ЕЧР (кроме юга); СК (Теберда); СБ; ДВ. Европа, Закавказье (Грузия), Казахстан.

D. versicolorea, ♂ ** (см. также тезу 13)

20(11) Бедра полностью или частично рыжие, в последнем случае окрашены иначе.

21(26) Бедра полностью рыжие или с неясным затемнением на утолщенной части (граница размытая). Задние бедра без зубцов или только с 1 слабым бугорком.

22(23) Переднеспинка с поперечными морщинками и рассеянной мелкой пунктировкой. Переднебоковые бугорки переднеспинки выдаются в стороны, сверху отграничены вдавлением (Рис. 14: 16). 3-й членик усика длиннее 2-го (Рис. 14: 13). Надкрылья удлиненные, параллельносторонние; шовный угол закруглен (Рис. 15: 2, 6). Верх зеленый или бронзовый. Длина 6,0–10,5мм. ЕЧР; СК; СБ; ДВ. Европа, Кыргызстан, Казахстан, Монголия, С. Китай. *D. clavipes* **

23(22) Переднеспинка с равномерной, крупной, густой пунктировкой, без морщинок; ее переднебоковые бугорки не выступают в стороны, сверху не отграничены вдавлением (Рис. 14: 15; 15: 1).

24(25) 2-й и 3-й членики усиков равной длины (Рис. 15: 3). Надкрылья округленные на боках; шовный угол закруглен (Рис. 15: 1). Верх золотисто-зеленый с бронзовыми или медными эпиплеврами и 1–5-м и иногда 8–10-м междурядьями надкрылий (междурядья нумеруются от шва надкрылий), или верх полностью медный. Длина 5,8–7,8мм. ЕЧР; СК; СБ (на восток до Байкала). Европа, Грузия.

D. semicuprea **

25(24) 3-й членик усика длиннее 2-го (Рис. 15: 4). Надкрылья удлиненные, параллельносторонние; шовный угол с очень маленьким зубчиком (Рис. 15: 5). Верх золотисто-зеленый или бронзовый. Длина 8,1–10,0мм. ДВ (Приморский кр.) (Гуськова, 2012). Китай, Япония, Тайвань.

D. bicoloricornis **

26(21) Бедра рыжие с темно-металлической полосой по верхней стороне расширенной части (Рис. 14: 7; 15: 11).

27(30) Задние бедра с 1–2 зубцами на внутреннем крае, у самца сильно расширены (Рис. 14: 7).

28(29) Междурядья надкрылий в мелких частых морщинках (Рис. 15: 10). Шовный угол надкрылий закруглен (Рис. 15: 7). 1-й стернит брюшка самца без бугорков. Верх золотисто-зеленый, с медным отливом вдоль шва, или сплошь медный. Длина 7,0–8,6мм. ЕЧР (восток степной, полупустынная и пустынная зоны, Юж. Урал); СК (Адыгея: Тахтамукайский р-н, аул Шенджий). З. Казахстан.

D. aequidorsis **

29(28) Междурядья в грубых редких морщинках (Рис. 15: 9). Шовный угол надкрылий четко обозначен (Рис. 15: 8). 1-й стернит брюшка самца у середины с 2 бугорками. Верх зеленый с золотистым отливом, медный (иногда с фиолетовым оттенком, редко полностью фиолетовый) с золотисто-зелеными краями надкрылий и переднеспинки. Длина 7,0–8,8мм. ЕЧР; СК; СБ. В. Казахстан, З. Монголия.

D. dentata **

30(27) Задние бедра без зубцов, слабо расширены у обоих полов (Рис. 15: 11).

31(34) Переднеспинка у переднего края шире, чем на уровне заднебоковых бугров, на боках без резких перетяжек (Рис. 15: 12).

32(33) Переднеспинка и надкрылья рыжие, без металлического блеска. 2-й членик лапок в полтора раза длиннее ширины, коготковый членик выступает за лопасти 3-го членика менее чем на половину своей длины (Рис. 15: 17). Последний стернит брюшка самки на вершине широко закруглен, покрыт здесь менее густыми, чем у следующего вида, волосками (Рис. 15: 14). Точечные ряды надкрылий не углублены в виде бороздок. Длина 6,5–8,5мм. ЕЧР (север, средняя полоса, в т.ч. Московская обл., Ю. Урал); СБ; ДВ (Амурская обл.). С. Европа. *D. fennica* **

33(32) Переднеспинка и надкрылья рыжие, обычно с металлическим блеском (ab. *arundinis*), или верх темно-фиолетовый, бока переднеспинки и надкрылий золотистые или зеленые (основная форма). 2-й членик лапок равной длины и ширины, коготковый членик выступает за лопасти 3-го членика более чем на половину своей длины (Рис. 15: 16). Последний стернит брюшка самки на вершине отогнут вниз, треугольно выступает и здесь покрыт густыми длинными волосками (Рис. 15: 15). Точечные ряды надкрылий слабо бороздковидно углублены. Длина 6,7–10,0мм. ЕЧР

(Московская обл., Владимир, Калуга, Пенза, Воронежская обл., Рязань, Уфа); ЗСБ (Тобольск, пр. берег р. Иртыш). Европа, С. Казахстан.

D. malinovskyi **

34(31) Переднеспинка у переднего края не шире, чем на уровне заднебоковых бугров, на боках с 2 глубокими перетяжками: между передне- и заднебоковыми буграми и позади заднебоковых бугров (Рис. 15: 13). Переднеспинка и надкрылья рыжие, без металлического блеска. Длина 6,0–9,0мм. СБ (Забайкалье); ДВ (Амурская обл., Приморский кр.). С.-В. Китай.

D. ochroleuca **

35(10) Бедра полностью металлически окрашены.

36(37) Междурядья надкрылий гладкие и блестящие, почти без морщинок (Рис. 16: 3). Верх черный с очень слабым синим или фиолетовым оттенком. Задние бедра с 1 крупным зубцом. ДВ (Амурская обл.: заповедник Бастак, Хабаровский кр., Приморский кр.). Корея, С-В. Китай, Япония.

D. flemola ** (Рис. 2: 2)

37(36) Междурядья надкрылий покрыты частыми четкими морщинками (Рис. 16: 4).

38(43) Задние бедра более длинные, заходят на последний стернит брюшка, с 1 крупным и часто с 1–2 маленькими зубчиками на внутреннем крае.

39(42) Надкрылья блестящие. 3–5-й членики усика вздуты на вершине (Рис. 16: 1).

40(41) Нижняя сторона тела покрыта желтоватыми волосками. Передние углы переднеспинки не выступают в стороны (Рис. 16: 6). Верх медный, зеленоватый или темно-фиолетовый, на боках часто золотисто-зеленый. Длина 6,0–8,5мм. ЕЧР (кроме юга); ЗСБ. Европа.

D. sparganii **

41(40) Нижняя сторона тела покрыта серебристо-белыми волосками. Передние углы переднеспинки зубцевидно выступают в стороны (Рис. 16: 5). Верх медный, бронзовый или золотисто-зеленый. Длина 7,0–11,0мм. ЕЧР (Полярный Урал); СБ; ДВ. С. Монголия, Япония, Корея, С.-В. Китай.

D. gracilipes **

42(39) Надкрылья шелковисто-блестящие. 3–5-й членики усика равномерно слабо расширены на вершине (Рис. 16: 2). Голова и переднеспинка медные, золотисто-зеленые или синие, надкрылья сине- или золотисто-зеленые с широкой пурпурной полосой на 2–7-м или 3–7-м междурядьях (междурядья нумеруются от шва надкрылий), изредка эта полоса в средней части синяя, редко весь верх синий или

только надкрылья синие или бронзово-синие. Длина 6,7–8,8мм. ЕЧР; СК (Ставропольский кр.); СБ; ДВ. Европа, Кавказ, Иран (Тегеран).

D. aquatica ** (Рис. 3: 2)

43(38) Задние бедра более короткие, не заходят на 5-й стернит брюшка, самое большее, доходят до вершинного края 4-го стернита.

44(61) Коготковый членик задних лапок короче, выступает за пределы 3-го членика менее чем на 1/2 своей длины (Рис. 16: 7).

45(50) Эпиплевры надкрылий у середины длины не уже крайнего наружного междурядья.

46(49) Задние бедра обычно с большим зубцом (Рис. 16: 9), реже с маленьким зубчиком. Пигидий самки на вершине закруглен (Рис. 16: 21). Эдеагус самца на вершине треугольно оттянут (Рис. 16: 12).

47(48) Усики одноцветно-темные (в восточной части ареала: к востоку от Кировской обл. и Урала попадаются также экземпляры, у которых 9–11-й членики усика с очень узким рыжим колечком на основании); ноги полностью металлически окрашенные. Верх бронзовый, латунный, реже медный или синий. Длина 6,6–8,3мм. ЕЧР; ЗСБ. Европа, Закавказье (Армения), Казахстан.

D. thalassina thalassina **

48(47) 7–11-й членики усиков на основании или полностью рыжие (Рис. 16: 13); голени и лапки иногда частично или полностью рыжие. Верх медный или бронзовый. Длина 6,0–8,0мм. СБ (Забайкалье); ДВ (Якутия). Монголия, Китай, Япония.

D. thalassina intermedia **

49(46) Задние бедра с маленьким зубцом. Пигидий самки на вершине с глубокой вырезкой (Рис. 16: 20). Эдеагус самца на вершине округлен и несет короткий зубчик (Рис. 16: 11). Верх медный до темно-медного или почти черного. Длина 7,2–8,5мм. ЕЧР; СБ (Тобольск, Иркутская обл.); СК (Краснодар). Европа, Алжир, Казахстан.

D. brevicornis **

50(45) Эпиплевры надкрылий у середины длины в 1,3–1,8 раза уже крайнего наружного междурядья.

51(52) Надкрылья сверху уплощенные, каждое с 6–7 вдавлениями (прищитковое, 1–2-е или 1–3-е околошовные, 1–2-е боковые и плечевое) (Рис. 16: 14). Верх золотисто-зеленый или золотистый, редко синий или бронзово-медный, с шелковистым блеском. Низ покрыт золотистыми волосками. Длина 8,0–10,2мм. ЕЧР; СК; ЗСБ; ВСБ (Саяны). Европа, Малая Азия, Передняя Азия, Закавказье, Казахстан, Узбекистан, Кыргызстан.

D. bicolora **

52(51) Надкрылья сверху выпуклые, каждое с 2–4 вдавлениями (четкими 1-м и 2-м околошовными и иногда очень слабыми плечевым и прищитковым).

53(60) Задние бедра и голени тонкие и достаточно длинные, бедра заходят вершинами на 4-й стернит брюшка (Рис. 16: 15). Вершинный край задней голени оттянут в виде маленького зубчика (Рис. 16: 16). Задние бедра с маленьким, иногда едва заметным зубчиком (Рис. 17: 2).

54(57) Вершинная 1/4 надкрылий покрыта очень мелкими неправильными морщинками, среди которых теряются точечные ряды. Первое междурядье надкрылий с поперечными или косыми морщинками. Пигидий самки на вершине с широкой глубокой вырезкой.

55(56) Верх матовый или шелковистый, бронзовый, редко синий, надкрылья с фиолетовой, пурпурной или золотисто-зеленой полосой, занимающей 9-е и частично (или полностью) 8-е междурядье (междурядья нумеруются от шва надкрылий), иногда также с таким же цветным пятнышком у основания между щитком и плечом, или верх одноцветно медный. Длина 8,0–10,0мм. ЕЧР; СК (Анапа, С. Осетия, Дагестан: Дербент); ЗСБ. Европа, С. Африка, Малая Азия, Казахстан, Ср. Азия.

D. marginata marginata **

56(55) Верх умеренно блестящий, темно-медный или темно-бронзовый, надкрылья с более широкой цветной (фиолетовой) полосой, занимающей 6–9-е или 7–9-е междурядья, иногда также с таким же цветным пятнышком у основания между щитком и плечом. Длина 8,0–10,0мм. Закавказье, Балканский п-ов, Малая Азия, Испания, С. Африка. По первоописанию (Jacobsohn, 1892), встречается также в Дагестане (Дербент), но имеющийся материал этого не подтверждает.

D. marginata australis *

57(54) Вершинная 1/4 надкрылий покрыта более-менее поперечными морщинками, на фоне которых хорошо просматриваются точечные ряды (Рис. 17: 1).

58(59) Первое междурядье надкрылий с продольными и косыми морщинками, остальные междурядья только в поперечных (Рис. 17: 4). Верх слабо блестящий или матовый, бронзовый или медно-красный. Пигидий самки на вершине закруглен (Рис. 17: 3). Длина 6,7–8,4мм. ЕЧР; СБ. Европа, Казахстан.

D. impressa **

59(58) Первое междурядье надкрылий в поперечных морщинках, как и остальные междурядья (Рис. 17: 1). Верх блестящий, темно-бронзовый. Пигидий самки на вершине с широкой треугольной вырезкой (Рис. 16: 19). Юго-восток ЕЧР

(Астраханская обл.: Астраханский заповедник); СК (окр. Сочи: с. Мамайка, Bieńkowski, 1997). Грузия, Азербайджан, Каспийское побережье Ирана, Туркменистан.

D. gracilicornis **

60(53) Задние бедра и голени толстые и короткие, бедра заходят вершинами на 2-й стернит брюшка (самец) или только доходят до вершинного края 1-го (самка) (Рис. 16: 18). Вершинный край задней голени оттянут в виде крупного зубчика (Рис. 16: 17). Верх темно-пурпурный или бронзовый. Длина 6,4–7,5мм. ДВ (юг Приморского кр.: р. Тумень-Ула).

D. knipowitschi **

61(44) Коготковый членик задних лапок длиннее, выступает за пределы 3-го членика на 1/2 своей длины (Рис. 16: 8).

62(67) 1–5-й, 1–6-й, иногда только 3–5-й точечные ряды надкрылий между плечевым бугорком и щитком совершенно теряются среди таких же крупных точек междурядий (ряды точек нумеруются от шва надкрылий).

63(66) Верх матовый, темно-бронзовый. 2-й членик лапок длиннее своей ширины или равной длины и ширины (Рис. 17: 5, 6). Очень близкие виды, надежно различаются по форме склеротизованного эндофаллюса эдеагуса самца (Рис. 19: 5–7).

64(65) Вершинная часть эндофаллюса заострена (Рис.19: 5). 2-й членик лапок длиннее своей ширины (Рис. 17: 5). Длина 8,1–10,7мм. ЕЧР: от южной границы тундры до лесостепной зоны; ЗСБ. Европа, Казахстан, Ср. Азия.

D. obscura **

65(64) Вершинная часть эндофаллюса (см. снизу) расширена и притуплена (Рис. 19: 6, 7). 2-й членик лапок равной длины и ширины (Рис. 17: 6). Длина 7,0–8,5мм. СБ (к востоку от Енисея и Ангары); ДВ. Монголия, Япония.

D. splendens **

66(63) Верх пурпурный. Лапки короче и шире, 2-й членик шире своей длины. Длина 8,5–9,5мм. ЕЧР (север, Silfverberg, 2010). Финляндия, Швеция.

D. aureocincta

67(62) 1–5-й точечные ряды надкрылий между плечевым бугорком и щитком хорошо прослеживаются.

68(73) Задние бедра с более крупным, широким зубцом (Рис. 17: 7). Верх блестящий.

69(72) Усики длинные, их 6-й членик доходит своей вершиной до основания переднеспинки, 4-й и 5-й членики равной длины (Рис. 17: 9).

70(71) Точки в рядах надкрылий мельче, междурядья внутренних рядов в основной половине в 4–5 раз шире точек. Прищитковое, плечевое, 1-е и 2-е околошовные и 1-е боковое вдавления надкрылий сильные, как у *D. bicolora* (Рис. 16: 14). Сверху темно-бронзовый, сильно блестящий. Длина 7,0–9,0мм. ЕЧР (таежная и лесостепная зоны, Ю. Урал). С. и Ср. Европа.

D. antiqua **

71(70) Точки в рядах надкрылий крупнее, междурядья внутренних рядов в основной половине в 2 раза шире точек. Надкрылья обычно только с 1-м и 2-м околошовными вдавлениями, редко бывает также 1-е боковое. Сверху ярко-бронзовый, очень редко синий, шелковисто-блестящий. Длина 7,0–8,3мм. ЕЧР (кроме юга); ЗСБ (Тобольск). Европа.

D. brevitarsis **

72(69) Усики короткие, их 7-й членик доходит до основания переднеспинки, 4-й членик немного короче 5-го (Рис. 17: 10). Верх светло-золотисто-зеленый, 6–11-й членики усика черные. 7,9–8,0мм. Известны только самки. ДВ (бассейн р. Амур: р. Бурея и пос. Сковородино).

D. breviuscula **

73(68) Зубец на задних голенях меньше и уже (Рис. 17: 8). Верх шелковисто-блестящий, медный, бронзовый или синий. Длина 6,0–9,0мм. ВСБ (Silfverberg, 2010). Ср. Азия, Китай (Синьцзян-Уйгурский автономный район).

D. bactriana * (Рис. 2: 4)

74(1) Переднеспинка и надкрылья или только переднеспинка с волосками.

75(78) Переднеспинка и надкрылья с густыми прилегающими волосками, скрывающими основной фон. Задние бедра без зубца.

76(77) 3-й членик усика в 2,0–3,6 раза длиннее 2-го (Рис. 17: 13). Передние голени слабо расширены к вершине, на наружной стороне у вершины без выступа (Рис. 17: 12) (подрод *Donaciella*). Переднеспинка и надкрылья (под покровом волосков) медные, зеленые, золотисто-зеленые, фиолетовые, синие или черноватые, эпиплевры надкрылий рыжие с металлическим блеском или темно-металлические. Верх в желтых волосках. Длина 6,1–9,4мм. ЕЧР; СК; ЗСБ; Алтай. Европа, Малая Азия, Кавказ, Казахстан, Ср. Азия.

D. tomentosa **

77(76) 3-й членик усика в 1,2–1,6 раза длиннее 2-го (Рис. 17: 14). Передние голени расширены к вершине, на наружной стороне у вершины с выступом (Рис. 17: 11).

Верх (под покровом волосков) медный, эпиплевры не отличаются по цвету от надкрылий. Верх в серебристых, реже в желтоватых волосках. Длина 7,3–10,5мм. (Подрод *Donaciomima*). ЕЧР; СК; ЗСБ. Европа, Малая Азия, Кавказ, Казахстан, Ср. Азия, Иран.

D. cinerea **

78(75) Переднеспинка с более редкими полуприподнятыми волосками, не скрывающими основного фона; надкрылья голые. Задние бедра с зубцом на внутреннем крае. Верх медный или бронзовый; основания бедер, 2–11-го члеников усиков, 1–2-го члеников лапок и большая часть голеней рыжие. Длина 7,5–8,0мм. (Подрод *Donaciomima*). ВСБ (Забайкалье); ДВ (Приморский кр.). Монголия, Япония, С.-В. Китай.

D. clavareaui **

Определительная таблица рода *Plateumaris*

1(10) Проплевры с сильным поперечным вдавлением, заходящим за тазики (Рис. 18: 1). Весь верх переднеспинки мелко морщинистый, с едва заметной мелкой пунктировкой. Подрод *Plateumaris* s.str. (*Euplateumaris*).

2(9) Вершина пигидия у самки без вырезки, у самца с широкой неглубокой вырезкой.

3(8) Задние бедра с крупным, обычно острым зубцом (Рис. 18: 4).

4(7) 10-й членик усика в 2,5 раза длиннее своей ширины.

5(6) Усики длиннее, у самца суммарная длина 2+3+4+5+10 члеников 1,83–2,30мм, у самки суммарная длина 2+3+4+5 члеников 1,34–1,70мм (Рис. 20). Верх бронзовый, зеленый, медно-красный или фиолетовый. Усики и ноги металлически окрашены или основания члеников лапок и усиков и основания голеней рыжие. Длина 5,5–8,5мм. ЕЧР; СБ; ДВ. Европа, Кавказ, Казахстан, Монголия. Населяет берега озер, рек. Таксономический статус подвидов *caucasica* и *sibirica* требует дальнейшего изучения.

P. sericea ** (Рис. 3: 1)

6(5) Усики короче, у самца суммарная длина 2+3+4+5+10 члеников 1,40–1,83мм, у самки суммарная длина 2+3+4+5 члеников 0,94–1,31мм (Рис. 20). Верх бронзовый, зеленый, синий, медно-красный, фиолетовый, золотистый, пурпурный или черный, усики и ноги металлически окрашены или основания 2–11-го члеников усиков, члеников лапок и голеней рыжие. Длина 6,6–8,0мм. ЕЧР. Европа. Населяет болота.

P. discolor **

7(4) 10-й членик усика в 3 раза длиннее своей ширины. Задние бедра с крупным зубцом: острым у самца, притупленным у самки (Рис. 18: 9, 10). Верх бронзовый, зеленый,

медный, синий, черно-фиолетовый. Длина 8,0–9,2мм. ДВ (Ю. Сахалин, Mikhailov, Hayashi, 2000). Япония, Ю. Корея.

P. shirahatai *

8(3) Задние бедра с очень слабо выступающим тупым зубчиком (Рис. 18: 5). Верх бронзовый, 2–11-й членики усиков на основании рыжие; 10-й членик усика в 2,5 раза длиннее своей ширины (Рис. 18: 8). Пигидий без вырезки, нижняя створка яйцеклада слабо зазубрена (Рис. 18: 6, 7). Известна единственная самка. ДВ (юг Приморского кр.: Посьет).

P. obsoleta **

9(2) Вершина пигидия с глубокой вырезкой (Рис. 18: 2, 3). Задние бедра с крупным острым зубцом. Верх бронзовый, бронзово-зеленый, реже синий или пурпурно-красный. Ноги металлически окрашенные, основная половина бедер и голеней (или бедра и голени целиком), основания 1–2-го члеников лапок и 2–11-го члеников усиков рыжие. ВСБ (Забайкалье); ДВ (Якутия, Амурская обл., Хабаровский кр., Приморский кр.). С.-В. Китай.

P. roscida **

10(1) Проплевры без поперечного вдавления или со слабым вдавлением. Переднеспинка на большей части поверхности крупно пунктирована; точки крупнее или, по крайней мере, не мельче, чем на голове. Подрод *Juliusina* (*Plateumaris* s.str.: Iablokoff-Khnzorian, Jolivet, nec Reitter)

11(12) Более крупный, удлиненный вид (длина 8,9–9,2мм). Переднеспинка полностью или только на основании и на боках, в том числе на переднебоковых бугорках, покрыта белыми прилегающими волосками. Переднебоковые бугорки переднеспинки отграничены от диска вдавлениями. Сверху черно-зеленый или черно-фиолетовый с синей или фиолетовой переднеспинкой. Усики, ноги и стерниты брюшка рыжие, 1-й стернит брюшка и вершины члеников усиков бывают полностью или частично черными, редко все стерниты брюшка и ноги черные. ЕЧР; ЗСБ. Европа, Кавказ, Ю.-В. Казахстан, Кыргызстан.

P. braccata ** (Рис. 1: 2)

12(11) Мельче (Длина 5,7–8,0мм). Переднебоковые бугорки переднеспинки слабо отграничены от диска, сверху голые.

13(22) Внешняя сторона задних бедер между щетинконосными порами гладкая.

14(15) Голени с 3 развитыми килями: на наружной и внутренней стороне и по верхнему краю (Рис. 18: 11). У самца пигидий закруглен на вершине, у самки нижняя створка

яйцеклада мелко зазубрена на вершинном крае (Рис. 18: 12). Верх бронзовый, медный, зеленый или черноватый. Усики, голени и лапки частично рыжие. Длина 6,0–8,0мм. ЕЧР (Коми, Урал); СБ; ДВ. Европа.

P. consimilis **

15(14) Голени только с 1 килем по верхнему краю.

16(17) Ноги темно-металлические, с рыжими основаниями бедер и голеней. Задние бедра с небольшим зубцом или тупым бугром. Верх бронзово-зеленый или темно-бронзовый. Длина 6,6–7,1мм. ДВ (Сахалин (Медведев, 1992); Приморский кр.: Адими).

P. sachalinensis **

17(16) Ноги рыжие.

18(21) Переднеспинка сверху уплощенная, вдоль середины мелко морщинисто пунктированная, шелковисто блестящая, без четкого продольного вдавления.

19(20) Задние бедра с небольшим, обычно тупым зубцом (Рис. 18: 15). Последний стернит брюшка самки на вершине притуплен (Рис. 18: 13). Зеленый, бронзовый, медный или синеватый. Эдеагус – Рис. 17: 16. Длина 5,7–6,7мм. ЕЧР (таежная зона); СБ; ДВ (включая Сахалин и Курилы). С. Европа, Монголия.

P. weisei **

20(19) Задние бедра с крупным острым зубцом (Рис. 18: 16). Последний стернит брюшка самки на вершине коротко заострен (Рис. 18: 14). Верх бронзовый, медный, пурпурно-красный, бронзово-зеленый или черный с металлическим блеском. Длина 5,9–8,5мм. ДВ (Якутия, Амурская обл., Еврейская АО, Приморский кр., Сахалин, Курилы). Япония.

P. amurensis **

21(18) Переднеспинка сверху выпуклая, вдоль середины мелко пунктированная, блестящая, с продольным вдавлением (Рис. 18: 19). Длина 7,4–11,0мм. ДВ (Курилы (Медведев, 1978)). Япония.

P. constricticollis constricticollis *

22(13) Внешняя сторона задних бедер между щетинконосными порами шагренированная (Рис. 18: 17). Нижняя створка яйцеклада самки не зазубрена (Рис. 18: 18) Верх у самца черный с фиолетовым, синим или зеленым отливом, редко темно-зеленый, у самки бронзовый или зеленовато-бронзовый. Эдеагус – Рис. 17: 15. Длина 7,2–8,0мм. ЕЧР; ЗСБ. Европа.

P. rustica **

Определительная таблица рода *Sominella*

1(1) Верх медный, фиолетовый, бронзовый, бронзово-зеленый. Длина 9,0–13,5мм. ВСБ (Забайкалье); ДВ (Якутия, Амурская обл., Хабаровский кр., Приморский кр.). В. Монголия, С.-В. и В. Китай, С. Корея.

S. macrocnemia ** (Рис. 2: 1, 3)

ГЛАВА 5. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ ЕВРОПЕЙСКИХ ВИДОВ ПО НАДКРЫЛЬЯМ

Таблица составлена на основе работы Х. Гёкке (Goecke, 1943). Этот автор предлагал использовать признаки надкрылий для определения ископаемых радужниц из четвертичных отложений торфа. Предпринимались также попытки различения субфоссильных радужниц по признакам переднеспинки (форма, рельеф, пунктировка) (Bratton, Greenwood, 1997).

Этот определитель может быть полезен для определения неокрепших жуков из коконов и остатков радужниц из желудков птиц, земноводных и рыб. При определении радужниц по надкрыльям наибольшее значение имеют пунктировка (Рис. 12) и рельеф (Рис. 16: 14). Надкрылья видов рода *Macroplea* различаются по форме вершины (см. выше «Определительные таблицы взрослых радужниц фауны России»). Надкрылья видов из родов *Donacia* и *Plateumaris* различаются по «Определительной таблице родов» (см. выше). При работе над определителем по надкрыльям мною были выполнены проверочные определения всех видов.

Определительная таблица рода *Donacia* по надкрыльям

1(60) Надкрылья не покрыты волосками.

2(3) Каждое надкрылье по отдельности вытянуто на вершине в длинный тонкий отросток, блестящее, с грубыми поперечными морщинками и рассеянными микроскопическими точками.

D. reticulata

3(2) Надкрылья по отдельности не оттянуты на вершине. Оба надкрылья образуют большей частью общую, часто усеченную вершину.

4(9) Надкрылья с крупной, грубой пунктировкой. Междурядья гладкие и блестящие.

5(6) 1-е междурядье грубо морщинистое, другие также с грубыми поперечными морщинами, которые проходят через несколько междурядий. Междурядья покрыты частыми микроскопическими точками (см. при увеличении в 50 раз). Плечевой бугорок, при взгляде сверху, грубо и густо пунктирован. У вершины надкрылья наружный край более или менее изогнут наружу, то есть слабо выемчатый, наружный вершинный и шовный углы четкие, немного выступают.

D. dentata

6(5) 1-е междурядье не грубо морщинистое, самое большее с тонкими поперечными морщинками. Другие междурядья гладкие и почти без морщин.

7(8) Междурядья идеально гладкие и блестящие, без микроскопических точек и шагренировки. Плечевой бугорок при взгляде сверху почти до своей вершины грубо пунктирован. Надкрылье выпуклое, короткое, широкое, с наибольшей шириной позади середины и оттуда до вершины сильно сужено. Точки перед вершиной стоят тесно, по отдельности хорошо заметны, глубокие, промежутки между ними выпуклые, сильно блестящие. Наружный край у вершины равномерно выпуклый, наружный вершинный угол округлен.

D. versicolorea

8(7) Междурядья гладкие, однако не столь блестящие, как у предыдущего вида, а шагренированные и покрыты микроскопическими точками (см. при увеличении в 50 раз). 1-е междурядье с очень тонкими густыми поверхностными поперечными морщинками. Плечевой бугорок при взгляде сверху гладкий, без точек на большей части своей поверхности. Надкрылье плоское, вытянутое, от середины до вершины равномерно сужено. Точки перед вершиной менее густые, промежутки между ними мелко морщинистые. Наружный край у вершины прямой или слабо выемчатый, наружный вершинный угол четкий.

D. crassipes

9(4) Пунктировка надкрылий мельче, промежутки не такие блестящие.

10(57) Надкрылья темные или металлически-блестящие.

11(52) 1-е междурядье надкрылий мелко морщинистое.

12(13) Вершина надкрылья вогнутая с четкими шовным и наружным вершинным углами. У большинства экземпляров имеется характерная окраска: боковые междурядья зеленые или бронзовые, 2–4-й или 2–5-й более или менее красные или фиолетовые. Цветная полоса часто прервана первым околошовным вдавлением. Встречаются также одноцветные экземпляры.

D. vulgaris

13(12) Вершина надкрылья не вогнутая.

14(15) 2-е междурядье, особенно в задней трети, шире 3-го. Надкрылье без вдавлений, удлиненное. *D. clavipes*

15(14) 2-е междурядье не шире 3-го.

16(17) Все первые пять рядов точек независимо друг от друга доходят до основания (пришовный ряд точек при подсчете не учитывается). (см. также тезу 55)

D. malinovskyi

17(16) Не все из первых пяти рядов точек независимо друг от друга доходят до основания.

18(19) 1-й и 2-й ряды точек соединяются вблизи основания, 3-й, 4-й и 5-й ряды точек достигают основания независимо друг от друга. Сюда относятся ископаемые экземпляры *D. tomentosa* и *D. cinerea,* у которых не сохраняются волоски на надкрыльях. Для их различения см. тезу 60 (см. также тезы 31, 51)

19(18) Другое расположение точечных рядов на основании надкрылья.

20(49) 1-е околошовное вдавление отчетливое.

21(32) Помимо хорошо заметного 1-го околошовного вдавления других вдавлений нет или они очень слабые.

22(23) Наружный край надкрылья перед вершиной выгнут наружу (бывают исключения). 1-й ряд точек в вершинной половине углублен. Когда сохраняется окраска, легко заметить, что 2–7-е междурядья красные, остальные зеленые.

D. aquatica

23(22) Наружный край надкрылья перед вершиной не выгнут наружу. 1-й ряд точек в вершинной половине не углублен.

24(27) 1-е междурядье перед вершиной с тонким кантом на внутреннем крае (со стороны 1-го точечного ряда).

25(26) Точки 2-го ряда позади 1-го околошовного вдавления круглые.

D. thalassina

(Встречаются экз. *D. brevicornis* (теза 42), у которых 2-е околошовное вдавление слабо развито. Вершинная половина надкрылий у *D. thalassina* более равномерно выпуклая к бокам и назад, в то время как верхняя сторона у *D. brevicornis* неровная, примерно как у *D. bicolora*, когда у последнего вида вдавления не очень выражены.)

26(25) Точки 2-го ряда позади 1-го околошовного вдавления удлиненные и тесно стоят друг к другу, отчего этот точечный ряд, как также другие, становится узким и бороздковидным. Междурядья гладкие и блестящие. (см. также тезу 40)

D. impressa

27(24) 1-е междурядье перед вершиной не окантовано на внутреннем крае (со стороны 1-го точечного ряда).

28(29) Надкрылье грубо морщинистое, даже перед вершиной. Верхняя сторона плечевого бугорка покрыта крупными глубокими точками.

D. simplex

29(28) Надкрылья тонко морщинистые, особенно перед вершиной. Верхняя сторона плечевого бугорка без крупных глубоких точек.

30(31) Вершина надкрылья при осмотре сзади под углом с наружной и внутренней сторон равномерно скошена. Наружный вершинный угол четкий. (см. также тезу 48)

D. springeri

31(30) Шовный край надкрылья почти до вершины прямой, только у самой вершины закругленный. Наружный вершинный угол закруглен. Ископаемые экземпляры, у которых не сохранились волоски на надкрыльях (см. также тезу 51)

D. cinerea

32(21) Помимо 1-го околошовного вдавления, по крайней мере 2-е околошовное вдавление хорошо заметно.

33(34) Основание надкрылий покрыто отчетливыми грубыми спутанными точками. От *D. bicolora* и *D. marginata*, у которых основание также более или менее, но не так грубо спутанно пунктировано, отличается тем, что надкрылье имеет бóльшую продольную кривизну, 1-е и 2-е боковые вдавления сливаются вместе, в то время как у *D. bicolora*, 1-е и 2-е боковые вдавления разделены выпуклостью, а у *D. marginata* таким же образом разделены или слабо выражены.

D. obscura

34(33) Основание надкрылий без грубых спутанных точек.

35(46) Вершина прямо, почти перпендикулярно к внутренней стороне надкрылья усечена, наружный вершинный угол не закруглен.

36(41) Укороченный пришовный ряд образован точками, стоящими правильно одна за другой (у *D. antiqua* самое большее впереди спутан) (в виде исключения может также у *D. brevicornis* быть простой ряд, но с этот вид легко отличается от *D. marginata, D. antiqua* и *D. impressa* благодаря грубой пунктировке).

37(38) Надкрылья уплощены и вытянуты, с наибольшей шириной в передней трети, очень мелко морщинистые. 1-е междурядье между 1-м и 2-м околошовными вдавлениями не отделено от 2-го междурядья ни бортиком, ни линией. Часто 8-е и 9-е междурядья красные или синие, отличаются окраской от остального надкрылья, иногда на основании между щитком и плечевой бороздкой также имеется красное или синее пятно, которое простирается приблизительно от 2-го до 5-го междурядья (см. также тезу 45).

D. marginata

38(37) Надкрылья выпуклые, с наибольшей шириной на середине длины или во второй трети, считая от основания.

39(40) Морщинистость междурядий поверхностная и не густая, отчего надкрылья блестящие. Интервалы между морщинками, особенно перед основанием, так широки, что при 50-кратном увеличении там видны отдельные мелкие точки. 1-й и 2-й точечные ряды до основания правильные. Скульптура 1-го междурядья между 1-м и 2-м околошовными вдавлениями слабо отличается от скульптуры 2-го междурядья. Перед вершиной 1-е междурядье крышевидно приподнято и скошено к 1-му точечному ряду. (см. также тезу 47)

D. antiqua

40(39) Морщинистость междурядий гуще, и поэтому надкрылья более матовые, или менее густая, и тогда надкрылья блестящие. Когда интервалы между морщинками гладкие, в них нет микроскопически мелких точек. 1-й ряд точек до основания правильный или спутанный. Скульптура 1-го междурядья между 1-м и 2-м околошовными вдавлениями отчетливо отличается от скульптуры 2-го междурядья благодаря косым или продольным морщинкам и обычно благодаря непрерывной широкой продольной бороздке вдоль шва. Перед вершиной 1-е междурядье не скошено крышевидно. (см. также тезу 26)

D. impressa

41(36) Укороченный пришовный ряд точек, особенно впереди, удвоен или спутан.

42(43) Надкрылья выпуклые, грубее пунктированы, с наибольшей шириной на середине длины.

D. brevicornis

43(42) Надкрылья уплощенные, мелко пунктированы, с наибольшей шириной на плечах.

44(45) Шовный край позади 2-го околошовного вдавления выгнут вверх, поэтому 1-е междурядье немного скошено от шовного края к 1-му ряду точек.

D. bicolora

45(44) 1-е междурядье позади 2-го околошовного вдавления не скошено к 1-му ряду точек, лежит горизонтально. (см. также тезу 37)

D. marginata

46(35) Наружный вершинный угол отчетливо закруглен.

47(48) 1-е междурядье на интервале между 1-м и 2-м околошовными вдавлениями несколько расширено и почти так же широко, как 2-е междурядье, оно сужается позади 2-го околошовного вдавления. Морщинистость междурядий плоская и не густая, отчего надкрылья блестящие. Интервалы между морщинками особенно перед

основанием широкие и гладкие, при 50-кратном увеличении там видны мелкие точки. Вершина надкрылья слабо усеченная. (см. также тезу 39)

D. antiqua

48(47) 1-е междурядье на интервале между 1-м и 2-м околошовными вдавлениями значительно уже, чем 2-е междурядье, и остается позади 2-го околошовного вдавления примерно такой же ширины или немного шире. Морщинистость междурядий не такая плоская, она гуще, отчего промежутки матовые. Отдельные морщинки тесные, в интервалах между ними при 50-кратном увеличении никаких мелких точек не видно. Вершина надкрылья закруглена на обеих сторонах, поэтому шовного угла не образуется. (см. также тезу 30)

D. springeri

49(20) 1-е околошовное вдавление отсутствует или едва заметно.

50(51) Надкрылье короткое и широкое, междурядья грубо морщинистые. Междурядья с 1-го по 5-е от основания до вершины красноватые, остальные зеленоватые – признак характерный, однако не особенно резкий, когда окраска темная и не яркая.

D. semicuprea

51(50) Надкрылье длинное и вытянутое, междурядья мелко чешуевидно морщинистые. Ископаемые экземпляры, у которых не сохранились волоски на надкрыльях (см. также тезу 31)

D. cinerea

52(11) 1-е междурядье гладкое и блестящее, либо совсем без морщинок, либо с широко расставленными грубыми морщинками, между которыми остаются широкие блестящие интервалы.

53(54) Междурядья на основании плоские, довольно гладкие, с мелкими точками (см. при 50-кратном увеличении). 1-е междурядье плоское, в задней половине до вершины относительно широкое, совсем гладкое и без морщинок, только с микроскопическими точками, 2-е и 3-е междурядья в задней трети без морщинок или с очень мелкой морщинистостью. Вдавления, если вообще имеются, плохо заметны, 2-е околошовное вдавление полностью отсутствует. Точки в рядах мелкие и густые. Надкрылье широкое и только в задней трети резко суженое. *D. polita*

54(53) Междурядья на основании грубее морщинистые, без мелких углубленных точек. Первое междурядье в задней половине уже, покрыто морщинками.

55(56) Пришовный ряд точек углублен в виде бороздки, все первые пять полных точечных рядов (пришовный ряд не считается) правильные до самого основания надкрылья. Шовный угол более или менее закруглен. (см. также тезу 16)

D. malinovskyi

56(55) Пришовный ряд точек не углублен в виде бороздки. Точечные ряды на основании более или менее спутаны, по крайней мере, 1-й и 2-й ряды сливаются вместе. Шовный угол прямой, заостренный. 1-е междурядье с менее грубыми морщинками, между которыми имеются широкие блестящие интервалы. 2-е и 3-е междурядья в задней трети грубо морщинистые. Вдавления отчетливые, 2-е околошовное слабое, но хорошо заметное. Точки в рядах крупнее, менее густые, плохо заметны из-за грубой морщинистости.

D. sparganii

57(10) Надкрылье светло-желтое, без отложения темного пигмента.

58(59) Надкрылье на вершине более или менее прямо усечено.

D. malinovskyi ab. *arundinis*

59(58) Надкрылье на вершине косо ко шву усечено (этот и предыдущий виды трудно различимы по надкрыльям без достаточного сравнительного материала).

D. fennica

60(1) Надкрылья покрыты волосками.

61(62) Шовный край перед вершиной прямой. 2-й ряд точек в вершинной четверти параллелен шовному краю, 3-й ряд точек только слабо дуговидно выгнут наружу. Точечные ряды до вершины хорошо заметны, точки в рядах крупные. Плечевая бороздка узкая и глубокая; лежащий в ней точечный ряд, так же как другие ряды на основании, образован крупными, хорошо заметными точками. Междурядья слабо выпуклые, плечевой бугорок вперед не выступает.

D. tomentosa

62(61) Шовный край перед вершиной слабо выпуклый. Вершинный край прямой или слабо выпуклый. 2-й и 3-й точечные ряды в вершинной четверти слабо выгнуты наружу, поэтому 2-е междурядье там немного расширено. Точечные ряды тонкие, точки к вершине обычно становятся очень мелкими. Плечевая бороздка неглубокая. Точки на основании мелкие и неглубокие.

D. cinerea

Определительная таблица рода *Plateumaris* по надкрыльям

1(4) Надкрылье грубо поперечно-морщинистое, по крайней мере, в области 1-го околошовного вдавления. Междурядья блестящие.

2(3) 1-е околошовное вдавление всегда отчетливое. Плечо выступает вперед за линию переднего края надкрылья. Плечевая бороздка с менее грубыми точками. Основание надкрылья гладкое и блестящее, участок между щитком и плечевой бороздкой без точек или с отдельными грубыми точками, которые образуют продолжение точечных рядов. Перед вершиной 1-й точечный ряд сливается с расширенной шовной каймой, так что 1-е междурядье совершенно исчезает. Надкрылье постепенно суживается в вершинной половине или трети.

P. discolor, P. sericea (по надкрыльям не различаются)

3(2) 1-е околошовное вдавление едва заметно. Плечо не выступает вперед. Плечевая бороздка покрыта спутанными густыми точками с морщинистыми интервалами. Основание надкрылья между щитком и плечевой бороздкой занято густыми мелкими точками, которые не являются продолжением точечных рядов, а представляют собой поры с направленными назад волосками. У разных видов радужниц имеется на передней стороне плечевого бугорка участок, покрытый волосками, у *P. braccata* этот участок простирается спереди более или менее на верхнюю сторону (на плечевой бугорок и основание надкрылья). Часто (и, конечно, у всех ископаемых экземпляров) волосяной покров не сохраняется; щетинконосные поры однако хорошо заметны. 1-й ряд точек подходит перед вершиной к шовному краю, но не сливается с ним, проходит до вершины хотя и на небольшом, но на расстоянии от него, поэтому 1-е междурядье заметно до вершины. Надкрылье довольно параллельностороннее, до последней четверти широкое, к вершине закругленное.

P. braccata

4(1) Надкрылье менее грубо морщинистое или тонко шагренированное, междурядья выглядят матовыми из-за мелкой морщинистости.

5(6) Надкрылье тонко шагренировано и покрыто более мелкими морщинками.

P. rustica

6(5) Надкрылья покрыты более-менее поперечными морщинками, соединяющими точки в соседних рядах.

P. consimilis

Надкрылье этого вида почти не отличается от *P. weisei*. Широкие пределы изменчивости не дают возможности установить различия. У *P. consimilis* пришовная

бороздка (в которой находится пришовный ряд точек) почти никогда не представлена, а пришовный ряд всегда более или менее спутан. Эпиплевра и крайнее наружное междурядье у *P. weisei* в передней половине более гладкие. У *P. consimilis* плечевая бороздка шире и глубже, точечные ряды тоньше, поэтому промежутки кажутся шире и более плоскими. Эти виды хорошо различаются по форме переднеспинки: у *P. consimilis* переднеспинка сверху выпуклая, между передними углами уже, чем на уровне переднебоковых бугорков, у *P. weisei* – сверху уплощенная, между передними углами не уже, чем на уровне переднебоковых бугорков.

ГЛАВА 6. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ЛИЧИНОК

Общая морфология

Тело личинки подразделено на голову, три грудных и десять брюшных сегментов (9-й и 10-й сегменты очень маленькие) (Рис. 21: 4). Личинки 1-го возраста имеют длину около 1мм, а закончившие развитие – у разных видов от 9 до 17мм (Рис. 27). **Лоб** пятиугольный (Рис. 21: 1), его углы обозначаются как задний, боковые и передние. На лбу восемь или десять хет и две поры; я обозначаю хеты лба как угловые, дискальные и маргинальные (Рис. 21: 1). На теменных долях впереди находятся **глазки** в виде маленьких темных пигментных пятен, без выпуклой роговицы. С каждой стороны головы пять глазков. Они расположены двумя рядами: три в переднем, два в заднем ряду (Рис. 21: 1). **Усики** 3-члениковые; 1-й членик с несколькими порами сбоку, 2-й членик на вершине с 2-мя маленькими хетами и крупным конусовидным придатком, который склеротизован в основании и поэтому выглядит двучленистым, 3-й членик цилиндрический, с хетой на вершине (Рис. 27: 4, 5). **Наличник** с 4-мя хетами и 2-мя порами (Рис. 21: 1). **Верхняя губа** (Рис. 21: 5) с 4-мя порами, почти всегда с 16 (только у одного вида с 18) хетами: имеется по паре проксимальных, боковых, дистальных, угловых и медиальных хет и три пары маргинальных хет (наружные, средние и внутренние). Маргинальные хеты отходят от нижней стороны верхней губы, остальные – от верхней стороны. **Мандибулы** с двумя крупными зубцами и двумя хетами (Рис. 21: 1). Молярный край разной формы: ровный, или с выступом, или волнистый, или с мелкими зубчиками. Такие же мелкие зубчики, как на молярном крае, имеются у некоторых видов на внутреннем крае зубцов мандибул. **Максиллы** (Рис. 22): кардо с одной короткой хетой, стипес с двумя длинными хетами; пальпифер с двумя длинными хетами и одной порой; 1-й членик максиллярного щупика с двумя порами, 2-й членик – с двумя хетами и одной порой, 3-й членик – с группой мелких хет на вершине; лациния с длинным или коротким отростком; галея с узкой флаговидной лопастью. **Нижняя губа** (Рис. 22) состоит из ментума, сильно склеротизованного ментального склерита и прементума с одночлениковыми щупиками. Ментум с двумя длинными, 4 короткими хетами и двумя порами. Прементум с двумя длинными хетами и разным числом пор и коротких хет (Рис. 23: 11–15). Нижнегубные щупики с порой сбоку. **Грудные и брюшные сегменты** покрыты многочисленными очень короткими хетами. **Переднегрудь** (Рис. 24; 32: 1, 2; 37: 9, 10) на верхней стороне с двумя слабо склеротизованными площадками, окруженными многочисленными хетами. Кроме того, на переднегруди имеются следующие группы хет: эпиплевральные, боковые интеркалярные,

наружные педальные, внутренние педальные, и стернальные. На **среднегруди** (Рис. 25) и **заднегруди** имеются следующие группы хет: внутренняя претергальная, наружные претергальные, внутренняя посттергальная, наружные посттергальные, супраспиракулярные (эта группа обычно разделена складкой на переднюю и заднюю части), инфраспиракулярные, боковые интеркалярные, срединная интеркалярная, наружные педальные, внутренние педальные, стернальная. На 1–6-м сегментах **брюшка** (Рис. 26) имеются следующие группы хет: наружные и внутренняя претергальные, посттергальная, супраспиракулярные, инфраспиракулярные, педальные и стернальная. **Ноги** трехчлениковые, состоят из тазика, бедра (то, что здесь обозначается как «бедро», в действительности это слившиеся бедро и вертлуг) и голенелапки с одним коготком (Рис. 40). Обычные **стигмы** имеются на среднегруди и 1–7-м сегментах брюшка (Рис. 21: 4), на заднегруди они рудиментарные, а на 8-м сегменте брюшка снабжены длинными склеротизованными серповидными **дыхательными крючками** (Рис. 27: 3). Заметим, что Хиршлер (Hirschler, 1909) находил у эмбриона *Donacia crassipes* стигмы на двух грудных и девяти первых сегментах брюшка. **Микроскульптура** покровов тела в виде мелких шипиков бывает выражена на всей, чаще только нижней стороне тела, перепончатых частях тазика и бедра.

Возрастные изменения морфологии личинок (Рис. 27: 1–2)

У личинок первого возраста на верхней стороне каждого из грудных и брюшных сегментов имеются немногочисленные длинные хеты, расположенные двумя рядами. Кроме того, у них имеется по паре очень длинных хет на 8-м и 9-м сегментах брюшка. Эти длинные хеты впервые наблюдал у североамериканских видов А.Д. МакЖилливрэй (MacGillivray, 1903). После каждой линьки число хет возрастает. У личинок старших возрастов некоторых видов хеты различаются по форме: среди многочисленных коротких конусовидных встречаются редкие, более длинные, волосовидно оттянутые. По одной волосовидной хете часто можно видеть в задней части супраспиракулярных групп и в некоторых других группах на грудных и брюшных сегментах (см., например, Рис. 33: 4). Строгая интерпретация происхождения хет этих двух типов (коротких конусовидных и длинных волосовидных) в индивидуальном развитии требует специальных исследований. Но число и расположение волосовидных хет указывает, что они, по-видимому, являются производными клеток гиподермы – прямых потомков клеток, производящих хеты у личинок 1-го возраста.

Сравнительная морфология

Окраска тела. Тело личинки обычно чисто-белое, молочно-белое или светло-кремовое у разных видов; при фиксации и хранении в спирте окраска почти не меняется. Редко окраска тела светло-зеленая: у европейско-сибирской *Donacia tomentosa* (Goecke, 1935 и мои наблюдения), североамериканской *Neohaemonia nigricornis* (Hoffman, 1940a; Pennak, 1978) и иногда у восточноазиатской *Macroplea japana* (Zhang et al., 2010). При хранении в спирте личинки *D. tomentosa* желтеют.

Лоб. У личинок из рода *Plateumaris* узкий лоб, его длина заметно превышает ширину, а заднебоковые стороны равномерно сходятся под острым углом (Рис. 23: 5, 6); эпикраниальный шов короткий (Рис. 23: 2). У личинок из родов *Donacia, Macroplea* и *Neohaemonia* лоб равной длины и ширины или немного шире своей длины, его заднебоковые стороны сходятся почти под прямым углом (Рис. 21: 1; 23: 3, 4, 7, 8); эпикраниальный шов длиннее, чем у личинок рода *Plateumaris* (Рис. 23: 1). Из изученных видов самый длинный эпикраниальный шов у *D. cinerea* (Рис. 21: 1).

Хеты лба. У личинок из родов *Donacia, Macroplea* и *Neohaemonia* восемь хет, причем дискальные и угловые хеты всегда длинные (Рис. 21: 1; 23: 1, 3, 4, 7, 8). У личинок из рода *Plateumaris* десять хет: маргинальные длинные, остальные короткие (Рис. 23: 2). Размер хет связан с характерным положением головы относительно переднегруди. У личинок *Plateumaris* голова всегда глубоко втянута в переднегрудь, снаружи видны только передний край лба и верхняя губа; у личинок из других родов голова более-менее выставлена наружу из переднегруди.

Верхняя губа. У личинок из рода *Plateumaris* верхняя губа без переднебоковых углов (Рис. 29: 10–15), у представителей других родов – обычно с переднебоковыми углами (Рис. 28: 1–16; 29: 1–9), но есть исключения, так, у *D. thalassina* – без них (Рис. 28: 17).

Число хет верхней губы. Большинство известных личинок радужниц из Евразии, Австралии, Северной Америки и Африки имеют по 16 хет на верхней губе. Только у *Donacia tomentosa* угловые хеты удвоены, поэтому их общее число – 18 (Рис. 29: 1).

Расположение маргинальных хет верхней губы. Наружная маргинальная хета далеко отстоит от пары других маргинальных хет и приближена к угловой хете у личинок *Macroplea (M. appendiculata, M. japana, M. mutica, M. pubipennis), Neohaemonia (N. nigricornis, N. voronovae), Donaciasta (D. goeckei), Donacia* s.str. *(D. cincticornis, D. crassipes, D. ozensis, D. piscatrix, D. proxima), Donacia (Cyphogaster) (D. australasiae, D. lenzi, D. provostii).* Наружная маргинальная хета приближена к паре других или отстоит от

них недалеко у известных представителей рода *Plateumaris* и подродов *Donacia (Donaciella)* и *D. (Donaciomima)* (Hoffman, 1940a; Reid, 1993; Narita, 2003; Grobbelaar, 2009 и собственные данные).

Максиллы. У личинок из рода *Plateumaris* галея и лациния очень маленькие (Рис. 23: 10), в 2–3 раза короче, чем у личинок *Donacia* того же размера (Рис. 23: 9). Отросток лацинии короткий, конусовидный у личинок рода *Plateumaris*, длинный, игловидный у остальных радужниц. Наибольшую относительную длину имеет отросток лацинии у питающихся на кувшинковых (Nymphaeaceae) представителей подрода *Donacia* s.str.: у палеарктической *Donacia crassipes*, североамериканских *D. cincticornis, D. piscatrix, D. proxima* и азиатской *D. ozensis*, а также у представителя подрода *Cyphogaster*: *D. lenzi,* развивающейся на бразении (*Brasenia schreberi*) из семейства кабомбовых (Hoffman, 1940a, Narita, 2003 и собственные данные).

Интеркалярные группы хет средне- и заднегруди. Срединная интеркалярная группа хет у личинок *Donacia* обычно отсутствует или содержит не более чем 4 хеты, только у *D. crassipes* и *D. sparganii* состоит из 5–14 хет; у *Macroplea* и *Neohaemonia* отсутствует. У личинок *Plateumaris* срединная и боковые интеркалярные группы обычно соединены, образуя полосу, состоящую обычно из двух рядов хет, срединная интеркалярная группа всегда имеется, стоит из 4–26 хет.

Брюшные дыхательные крючки имеют разную относительную длину. Самые длинные они у представителей подрода *Donacia* s.str., развивающихся на кувшинковых: у палеарктической *Donacia crassipes*, североамериканских *D. cincticornis, D. piscatrix, D. proxima* и азиатской *D. ozensis*, а также у представителей подрода *Cyphogaster*: *D. lenzi* и *D. provostii* (Hoffman, 1940a, Narita, 2003 и собственные данные).

Хеты тергитов груди и брюшка. У видов из родов *Macroplea* и *Neohaemonia* все хеты длинные, оттянутые в волосовидное остриё (Рис. 21: 3); у представителей остальных родов хеты преимущественно короткие (Рис. 21: 2), более длинные тонкие хеты встречаются среди коротких хет на 5–8-м, реже также на передних сегментах брюшка и на груди.

Терминология и диагностические признаки

Э. Мюльзан (Mulsant, 1847) и Э. Перри (Perris, 1848) впервые детально описали морфологию личинок радужниц, указав, правда, лишь общие для всех видов *Donacia* признаки. Ж.-Т. Лакордэр (Lacordaire, 1851) отметил, что главные отличия личинок *Macroplea* от *Donacia* это отсутствие глаз, очень короткие усики и отсутствие

«псевдостигм» на последнем (в действительности, на восьмом – то есть третьем от конца) сегменте брюшка. Но эти взгляды не выдержали справедливой критики: личинки *Macroplea* и *Donacia* морфологически очень близки и не различаются по этим признакам (Laboulbene, 1868). В. Ксамбё (Xambeu, 1893, 1898, 1909) тщательно описал личинок нескольких видов *Donacia* и одного вида *Macroplea*. Однако при сравнении этих описаний можно выделить только очень слабые действительные различия видов, и то лишь по окраске тела.

А.Д. МакЖилливрей (MacGillivray, 1903) был первым, кто использовал признаки расположения хет на сегментах брюшка (хетотаксию) для определения видов личинок радужниц. А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) заложил основу современной диагностики этих насекомых. В его определительном ключе нашли применение как хетотаксия сегментов тела, так и форма верхней губы и расположение хет на ней, форма мандибул и пропорции лба. Эта работа была взята за основу К. Гофманом (Hoffman, 1940a) при составлении определителя североамериканских видов, Д.А. Оглоблиным и Л.Н. Медведевым (1971) и мною (Беньковский, 2001; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004) – для палеарктических видов. В недавнее время появился определитель личинок радужниц Японии, в котором для различения видов используются: длина брюшных крючков, число и длина хет на максиллах и верхней губе, число и расположение хет на наличнике, пропорции члеников усиков, форма мандибул (Narita, 2003).

Я использую терминологию, предложенную для личинок радужниц А.Г. Бёвингом (Böving, 1910) и переведенную на русский язык Д.А. Оглоблиным и Л.Н. Медведевым (1971) и мною (Беньковский, 1998). Маргинальные и угловые хеты верхней губы в некоторых работах считают принадлежностью эпифаринкса – то есть, по сути, нижней стороны верхней губы (Reid, 1993; Narita, 2003; Grobbelaar, 2009). «Ряды хет» на грудных и брюшных сегментах всегда поперечные и неправильные (спутанные), с более или менее многочисленными дополнительными хетами. Ширина той или иной группы хет, соответственно, измеряется по продольной оси тела. Личинки первого возраста отличаются от старших возрастов меньшим числом и большей длиной хет на сегментах тела и не включены в определительные таблицы.

Одно из затруднений в изучении личинок радужниц заключается в однообразии морфологии у разных видов. Дальнейшее изучение личинок этой группы необходимо как для целей фаунистики, экологии, изучения индивидуального развития, так и для сравнения с выводами по систематике имаго. Но оно невозможно без сопоставимых описаний разных видов. Поэтому я предлагаю ниже план описания, включающий все

признаки, необходимые, по моему мнению, для родовой и видовой диагностики этих насекомых на личиночной стадии.

Диагностические признаки рода. 1. Пропорции лба: отношение ширины между боковыми углами к длине. 2. Число и величина лобных хет. 3. Форма боковых углов верхней губы. 4. Форма отростка лацинии. 5. Число хет в интеркалярных группах средне- и заднегруди.

Диагностические признаки вида. *Общие для всех родов*. 1. Окраска частей тела. 2. Верхняя губа: число хет, взаимное расположение маргинальных хет, форма переднего края губы. 3. Молярный край мандибул: форма, наличие зубчиков. 4. Форма ментального склерита. 5. Средне- и заднегрудь: число спутанных рядов хет в группах: наружной и внутренней претергальной, внутренней посттергальной, стернальной; число хет в группах: боковой и срединной интеркалярной. 6. 1–4-й сегменты брюшка: число рядов хет в группах: наружной и внутренней претергальной. 7. Шипики микроскульптуры на перепончатых частях тазика, бедра и нижней стороне тела.

Специфические признаки Donacia. 1. Соотношение длины дистальных и медиальных хет верхней губы. 2. На средне- и заднегруди: взаимное расположение наружной и внутренней претергальных групп. 3. На 1–4-м сегментах брюшка: взаимное расположение наружной и внутренней претергальных групп, ширина посттергальной группы относительно расстояния до внутренней претергальной группы 4. Форма и относительная длина хет тергальных групп грудных и 1–6-го брюшных сегментов.

Специфические признаки Macroplea и Neohaemonia 1. Верхняя губа: длина медиальной хеты, ее положение относительно проксимальной и угловой хеты. 2. Лоб: относительная длина угловой, наружной маргинальной и внутренней маргинальной хет. 3. Отношение длины мандибулы к ее ширине. 4. Число хет во внутренней претергальной группе средне- и заднегруди. 5. Число хет на бедре спереди. 6 . Число хет в претергальной группе 6–7-го сегментов брюшка.

Специфические признаки Plateumaris. 1. Число хет на тазиках. 2. Форма сильно склеротизованной части наличника. 3. Отношение длины лба к его ширине. 4. Отношение ширины лба между боковыми углами к его ширине между передними углами. 5. Взаимное расположение дискальных и угловых хет лба. 6. Число щетинконосных пор на основании брюшных крючков.

Расхождения во мнениях о морфологии и систематике личинок

Я рассматриваю здесь только те структуры, по поводу которых есть разные суждения в современной литературе, и опускаю заблуждения, имеющие чисто историческое значение.

Общая форма тела. К. Гофман (Hoffman, 1940a) указывал межвидовые различия по форме тела. Дж. Э. Ли (Lee, 1991) выделяет сильно выпуклую, слабо выпуклую и уплощенную форму тела у разных видов и использует этот признак в ключе. По моим данным, форма тела не различается, а у фиксированных личинок зависит от их состояния в момент фиксации.

Число сегментов тела. Еще на рисунке в работе А. Кёлликера (Kölliker, 1843) у эмбриона *Donacia crassipes* хорошо видны два сегмента брюшка, подогнутые на нижнюю сторону тела позади восьмого сегмента, несущего брюшные крючки. Таким образом, у личинок радужниц десять сегментов брюшка, что подтверждается и моими исследованиями. Однако Дж. Э. Ли (Lee, 1991) указывает только девять сегментов.

Число хет на лбу. К. Гофман (Hoffman, 1940a) указал 8 хет у *Donacia* и *Neohaemonia* и 10 (4 длинные маргинальные и 6 коротких угловых и дискальных) у *Plateumaris*. Л.Н. Медведев и Ю.М. Зайцев (1980) отметили 6 хет у *Macroplea*, Ю.М. Зайцев (1982) – 6 хет у *Donacia thalassina intermedia* и *Plateumaris weisei* (у последнего вида 4 длинные маргинальные и 2 более короткие дискальные). Ю. Нарита (Narita, 1991) описал 10 хет у *Donacia clavareaui*. Дж.Э. Ли (Lee, 1991) указал 6 хет для *D. hirtihumeralis*, 12 (4 длинные, 8 коротких) для *Plateumaris constricticollis* и 8 (6 длинных, 2 короткие) для *P. sericea*. Ю. Нарита (Narita, 2003) отмечает для пяти изученных видов *Plateumaris* по 4 длинные маргинальные хеты и по 2, 4 или 6 коротких хет, а из 12 изученных видов рода *Donacia* – для восьми видов по 8 хет, для двух – по 10 хет и еще для двух – по 6 хет. Ю.М. Зайцев и Л.Н. Медведев (2009) различают роды *Macroplea* и *Neohaemonia* по числу лобных хет: 6 у первого, 8 у второго рода. У личинок всех имеющихся у меня видов из родов *Donacia, Macropolea* и *Neohaemonia* я насчитал по 8 лобных хет, а у имеющихся личинок из рода *Plateumaris* – десять: 4 длинные маргинальные хеты и 6 коротких (в моей публикации, Bieńkowski, 1993, для *P. discolor* по недосмотру указаны вместо шести четыре короткие хеты).

Длина эпикраниального шва (между теменными долями головы). Э. Хегер (Heeger, 1854) изобразил эпикраниальный шов у *Macroplea appendiculata* очень длинным, длиннее лба. А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) на рисунке головы *Donacia* sp. показал длинный эпикраниальный шов, в 1,8 раза короче лба. Этот рисунок был заимствован, с

изменениями, Д.А. Оглоблиным и Л.Н. Медведевым (1971), Ю.М. Зайцевым и Л.Н. Медведевым (2009). Отсутствует этот шов на рисунке головы *Plateumaris sericea* (Nishio et al., 1959, вид ошибочно определен как "*Donacia simplex*"). Короткий эпикраниальный шов, в 6,4 раза короче лба изображен на рисунке личинки *D. thalassina intermedia* Ю.М. Зайцевым (1982); «короткий» шов отмечен в описании личинки *Plateumaris weisei* в той же работе. Очень короткий шов, в 8 раз короче лба, показан на рисунке личинки *D. marginata* Ю.М. Зайцевым и С.И. Павловым (1986). Дж.Э. Ли (Lee, 1991) отметил еще более короткий шов (в 20 раз короче лба) на рисунке личинки *D. clavareaui*; длинный шов (в 2,3 раза короче лба) – для *D. hirtihumeralis*; почти отсутствующий (вершина лба узко оттянута и практически доходит до затылочного отверстия) у *D. hiurai*; совершенно отсутствующий (вершина лба касается затылочного отверстия) у *P. constricticollis* и *P. sericea*. При описании личинки *D. thalassina thalassina* я указал (Bieńkowski, 1993), что вершина лба вытянута в короткое, узкое острие, проходящее между теменными долями и касающееся затылочного отверстия. Довольно длинный шов (в 2,8 раза короче лба) показан на рисунке (Reid, 1993) у личинки *D. australasiae*. Ю.Нарита (Narita, 2003) для личинок японских радужниц изобразил разную длину эпикраниального шва: от очень короткого (в 24 раза короче лба) у *P. constricticollis* до очень длинного (в 1,3 раза короче лба) у *D. nitidior*. Длинный шов (в 1,9 раза короче лба) показан нами (Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004) на рисунке *D. cinerea*. Довольно длинный шов отмечен у личинки *Donaciasta goeckei* (в 2,8 раза короче лба) (Grobbelaar, 2009). Р. Лешен и А.С. Константинов (Leschen, Konstantinov, 2014) отмечают, что у всех Donaciinae этот шов короткий. Почти редуцированный, очень короткий эпикраниальный шов описан Л.Н. Медведевым и О.С. Муравицким (2014) для *P. consimilis*. Эти же авторы полагают, что очень короткий шов свойствен всему подсемейству Donaciinae, а длинный шов на рисунках в предшествующих публикациях (Böving, 1910; Оглоблин, Медведев, 1971; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004; Зайцев, Медведев, 2009), в ряде случаев является ошибкой. Результаты моего исследования показывают, что длина шва различается у разных видов *Donacia*; наиболее длинный он у *D. cinerea*. У видов рода *Plateumaris* шов очень короткий.

Число глазков. Большинство современных исследователей указывают для всех изученных видов по пять глазков с каждой стороны головы (Chang, 1965; Оглоблин, Медведев, 1971; Lee, 1991; Narita, 1991; Bieńkowski, 1993; Reid, 1993; Narita, 2003; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004). К. Гофман (1940a) пишет, что у *Donacia piscatrix* глазков бывает 4 или 5, у *P. flavipes*, *D. pubicollis* иногда меньше пяти, а у *D. pubescens*

всегда четыре. Ю.М. Зайцев (1982) для *D. thalassina intermedia* и *Plateumaris weisei* указывает: «Глазки редуцированы» [неясно: отсутствуют, уменьшены в размере или сокращены в числе?]. Р.Лешен и А.С. Константинов (Leschen, Konstantinov, 2014) пишут, что у личинок Donaciinae глазки имеются или отсутствуют. Пять глазков найдены мною у личинок всех изученных видов. Перед линьками глазки могут быть плохо заметны, и, видимо, поэтому их иногда не находят.

Форма верхней губы, изображенная Ю.Чаном (Chang, 1965) для *Donacia provostii*, очень далека от типичной для личинок радужниц, как и от более достоверного изображения губы этого вида (Narita, 2003).

Число хет верхней губы. Ю.М. Зайцев (1982) описал 12 хет для *Donacia thalassina intermedia* и 14 – для *Plateumaris weisei*. Дж.Э. Ли (Lee, 1991) отметил по 10 хет у *Plateumaris constricticollis babai* и *P. sericea*, 12 – у *D. hirtihumeralis*, 14 – у *D. hiurai*. К.Рейд (Reid, 1993) указывает 14 хет у *D. australasiae*. Ю. Нарита (Narita, 2003) у разных видов рода *Plateumaris* отмечает 14 или 16 хет, а у видов рода *Donacia* – 12, 14, 16 или 18. В работе последнего автора обращает на себя внимание изображение верхней губы *D. vulgaris*: на нижней стороне губы (эпифаринксе) с каждой стороны вместо трех маргинальных хет, характерных для всех видов, в том числе и этого (изучен мною), показано только две, но за то на месте одной угловой хеты – две (возможно, вторая, это медиальная хета, нарисованная дважды – на верхней стороне губы и на нижней). В результате двух ошибок суммарное число хет не отличается от типичного для рода Donacia – 16. Я нашел 16 хет у личинок всех исследованных видов, кроме *D. tomentosa*, у которой их 18, так как у нее угловые хеты удвоены.

Число хет на мандибулах. В некоторых отечественных определителях пресноводной фауны (например, Рейхардт, Оглоблин, 1940; Липин, 1950; Определитель..., 1977) имеется ошибка: указана одна хета на мандибуле у личинок *Donacia*, и две – у *Macroplea*. Д.А. Оглоблин и Л.Н. Медведев (1971) в тексте диагноза подсемейства Donaciinae отмечают одну хету, а на соответствующем рисунке показывают две. По Ю.Нарита (Narita, 1991), мандибула с одной хетой у *Donacia clavareaui* (впрочем, в другой работе этот же автор (Narita, 2003), отмечает мандибулы с двумя хетами как у названного вида, так и всех остальных изученных им). По Дж.Э. Ли (Lee, 1991), мандибулы с одной хетой у *Plateumaris constricticollis chugokuensis*, но вовсе лишены хет у другого подвида того же вида, *P. constricticollis babai*. Позже (Lee, 1993) указывает 2 хеты для всех изученных им таксонов, в том числе *P. constricticollis babai*. У всех личинок радужниц, которых исследовал я, мандибулы с двумя хетами. Две хеты имеются и у всех известных

личинок североамериканских видов (Hoffman, 1940a), а также у африканской *Donaciasta goeckei* (Grobbelaar, 2009) и австралийско-ново-гвинейской *Donacia australasiae* (Reid, 1993).

Хета на коготке всегда имеется и хорошо видна уже на стадии эмбриона (Kölliker, 1843) и у всех изученных мною личинок. Дж.Э. Ли (Lee, 1991) отмечает коготок без хеты у *Plateumaris constricticollis chugokuensis.* Впрочем, в другой статье (Lee, 1993), этот автор указывает коготок с хетой для личинок всех изученных таксонов радужниц, в том числе, *P. constricticollis chugokuensis.*

Расположение грудных дыхалец (стигм). Я. Хиршлер (Hirschler, 1909) описал у эмбриона *Donacia crassipes* дыхальца на средне- и заднегруди. В диагнозе подсемейства радужниц Д.А. Оглоблин и Л.Н. Медведев (1971) и Ю.М. Зайцев и Л.Н. Медведев (2009) пишут, что первая пара дыхалец находится на переднегруди. Наиболее распространенная точка зрения, что дыхальца имеются только на среднегруди, а на других грудных сегментах их нет (Xambeu, 1893, 1898; MacGillivray, 1903; Sanderson, 1900; Lee, 1991). Р.Лешен и А.С. Константинов (Leschen, Konstantinov, 2014) пишут, что грудные дыхальца редуцированы, не функционирующие, или они отсутствуют. Мое исследование показало, что на переднегруди дыхалец нет, нормально развитые, крупные дыхальца, соединенные с трахейной системой, имеются на среднегруди, а на заднегруди дыхальца очень маленькие, редуцированные, но связанные, тем не менее, с трахейной системой. А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) нашел, что дыхальца заднегруди не имеют выхода наружу и поэтому не используются для дыхания.

Ресничный аппарат дыхалец показан А.Г. Бёвингом (Böving, 1910) для европейских видов радужниц. Ю.М. Зайцев (1982) отмечает его отсутствие у *D. thalassina intermedia*. Я нашел ресничный аппарат у личинок всех видов, имеющихся в моем распоряжении.

Форма брюшных дыхательных крючков. Б. Клаусницер **(**Klausnitzer, 1984) указывает на различие *Donacia* и *Macroplea* по форме крючков: сильнее загнуты у личинок первого рода, более прямые – у второго. По моим данным, они не различаются.

Форма хет, покрывающих сегменты тела. А.Г. Бёвинг (Boving, 1910) отметил различие у разных родов: хеты волосовидно оттянутые у *Macroplea*; конусовидные, суженные на самом основании у *Donacia*; веретеновидные с наибольшей толщиной на середине длины у *Plateumaris* (у этого автора имелись личинки *P. rustica* и *P. braccata*). Рисунки хет из этой работы А.Г. Бёвинга повторили Д.А. Оглоблин и Л.Н. Медведев (1971), Л.Н. Медведев и Ю.М. Зайцев (1978), Ю.М. Зайцев и Л.Н. Медведев (2009). Мои

наблюдения подтверждают описанное различие *Macroplea* и *Donacia* по форме хет (см. также раздел «Сравнительная морфология»). Однако у всех пяти изученных мною видов *Plateumaris* (в том числе *P. braccata*) хеты такие же, как у *Donacia* – конусовидные. Личинок *P. rustica* в моем распоряжении не было.

Приведенный обзор показывает необходимость тщательного изучения строения, особенно при описании ранее неизвестных личинок. Новые данные позволят уточнить и расширить знания по общей морфологии и диагностическим признакам.

ГЛАВА 7. ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ ЛИЧИНОК

Я предлагаю здесь определительные таблицы, в которые включено 30 палеарктических видов, наибольшее число на сегодняшний день. В определительных таблицах у Д.А. Оглоблина и Л.Н. Медведева (1971), Л.Н. Медведева и Ю.М. Зайцева (1978), А. Вархаловского (Warchałowski, 1985) и В. Штайнхаузена (Steinhausen, 1994) – 16 видов, у А.О.Беньковского (2001) – 24 вида, у Ю. Нарита (Narita, 2003) – 18 видов, у А.О.Беньковского и М.Я. Орловой-Беньковской (Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004) – 27 видов, у Ю.М. Зайцева и Л.Н. Медведева (2009) – 24 вида. Таблица 1 дает представление о том, насколько предлагаемый ключ применим для определения личинок с разных территорий.

Определительная таблица родов

Палеарктические виды радужниц относятся к шести родам: *Donacia, Donaciasta*, *Macroplea*, *Neohaemonia, Plateumaris* и *Sominella* (Silfverberg, 2010). Известны личинки палеарктических видов из родов *Donacia, Macroplea*, *Neohaemonia* и *Plateumaris*. Единственный палеарктический вид рода *Donaciasta*: *D. assama* обитает в Китае (пров. Юннань), С. Индии и С. Вьетнаме (Borowiec, 1984). Из двух видов рода *Sominella* один, *S. macrocnemia* обитает в Забайкалье, Якутии, Амурской области, Хабаровском и Приморском краях, в В. Монголии, С.-В. и В. Китае (Медведев, 1982, 1992), другой, *S. longicornis* – в Китае и Ориентальной области (Silfverberg, 2010).

1(4) Лоб широкий (ширина между боковыми углами равна длине или немного превышает ее), с 8 длинными хетами (Рис. 21: 1; 23: 1, 3, 4, 7, 8). Верхняя губа с более или менее явственными переднебоковыми углами у большинства видов (Рис. 28; 29: 1–9). На максиллах отросток лацинии длинный и тонкий, игловидный (Рис. 22: Д; 23: 9). Срединная интеркалярная группа хет на средне- и заднегруди обычно отсутствует или содержит не более четырех хет, только у *Donacia crassipes* и *D. sparganii* состоит из 5–14 хет.

2(3) Хеты верхней стороны груди и брюшка преимущественно короткие, конусовидные (Рис. 20: 2), у некоторых видов среди них встречаются более или менее многочисленные длинные тонкие хеты. На каждой стороне верхней губы все три маргинальные хеты сближены друг с другом, или наружная маргинальная хета отодвинута от средней маргинальной хеты на расстояние, не превышающее двойной ширины ее основания; если наружная маргинальная хета далеко отстоит от двух других и в 1,5 раза ближе к угловой хете, чем к средней маргинальной (Рис. 28: 7),

тогда брюшные дыхательные крючки очень длинные, в 2,0–2,4 раза длиннее ширины головы. Срединная интеркалярная группа хет на средне- и заднегруди как в тезе 1.

Donacia

3(2) Все хеты верхней стороны груди и брюшка длинные, тонкие, оттянуты на конце в волосовидное острие (Рис. 21: 3). На каждой стороне верхней губы наружная маргинальная хета далеко отодвинута от двух других и в 1,5–2 раза ближе к угловой хете, чем к средней маргинальной (Рис. 29: 5–9). Брюшные дыхательные крючки короткие, только в 1,2–1,3 раза длиннее ширины головы. Срединная интеркалярная группа хет на средне- и заднегруди отсутствует.

Macroplea, Neohaemonia

4(1) Лоб узкий (его ширина между боковыми углами меньше длины), с 4 длинными маргинальными хетами и 6 короткими угловыми и дискальными хетами (Рис. 23: 2, 5, 6). Верхняя губа обычно закруглена спереди, без переднебоковых углов (Рис. 29: 10–15). На максиллах отросток лацинии короткий и широкий (Рис. 23: 10). Срединная интеркалярная группа хет на средне- и заднегруди состоит из 4–26 хет, расположенных в один или два ряда. *Plateumaris*

Определительная таблица видов родов *Macroplea* и *Neohaemonia*

Палеарктический род *Macroplea* включает шесть видов (Lou et. al., 2011). Ранее были известны личинки двух широко распространенных видов: *M. appendiculata* и *M. mutica*, личинка *M. japana* описывается здесь впервые, личинка *M. pubipennis* была описана (Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004) под названием *M. mutica*. Личинка единственного евразиатского вида рода *Neohaemonia* морфологически очень близка к *Macroplea* и включена в эту же таблицу.

1(8) Хеты лба не различаются или слабо различаются по длине, угловая не более, чем в 2 раза длиннее внутренней маргинальной. Мандибулы равной длины и ширины или не более чем в 1,2 раза длиннее своей ширины (Рис. 31: 8, 10–12).

2(7) Угловая и внутренняя маргинальная хеты лба почти одинаковой длины. Отдельные очень длинные хеты имеются среди обычных хет на верхней стороне 6-го и 7-го сегментов брюшка; претергальные группы обоих этих сегментов развитые, состоят из 33–44 хет на 6-м, и из 8–42 хет на 7-м сегменте (Рис. 39: 7).

3(4) Посттергальные группы 1–4-го сегментов брюшка широкие, образованы посредине двумя рядами с дополнительными хетами или тремя рядами хет (Рис. 38: 5).

Macroplea appendiculata

4(3) Посттергальные группы 1–4-го сегментов брюшка узкие, образованы посредине одним рядом с отдельными дополнительными хетами или двумя рядами хет (Рис. 38: 6, 7).

5(6) Мандибула в 1,2 раза длиннее своей ширины (Рис. 31: 10). На бедре спереди 7 хет.

Macroplea mutica

6(5) Мандибула равной длины и ширины (Рис. 31: 11). На бедре спереди 9–12 хет.

Macroplea pubipennis

7(2) Угловая хета лба в 2 раза длиннее внутренней маргинальной. Отдельные очень длинные хеты имеются среди обычных хет только на верхней стороне 7-го сегмента брюшка, хеты на 6-м сегменте не длиннее, чем на предыдущих; претергальные группы 6-го и 7-го сегментов брюшка редуцированы, на 6-м сегменте состоят из 15, на 7-м – из 13 хет (Рис. 39: 8).

Neohaemonia voronovae

8(1) Угловая хета лба в 4 раза длиннее наружной маргинальной и в 10 раз длиннее внутренней маргинальной (Рис. 23: 7). Мандибулы в 1,4 раза длиннее своей ширины (Рис. 31: 9).

Macroplea japana

Определительная таблица рода *Donacia*

В палеарктической фауне род представлен 65 видами. В определительную таблицу включено 20 видов из 32, у которых описаны личинки (и еще одна личинка, видовая принадлежность которой пока не установлена). Не включены из-за отсутствия материала и сопоставимых описаний следующие виды: *D. bicoloricornis, D. clavareaui, D. flemola, D. gracilipes, D. hirtihumeralis, D. japana, D. katsurai, D. lenzi, D. nitidior, D. ozensis, D. provostii* и *D. splendens.* Ключ применим в наибольшей степени для определения материала из Европейской части России, Беларуси и Стран Балтии (включено 20 из 23 обитающих там видов), с российского Кавказа (12 из 14 видов), из Сибири (на восток до Байкала) (15 из 17 видов), Украины (17 из 19 видов) и средней полосы Западной Европы (20 из 23 видов).

1(26) Посттергальная группа 2–4-го сегментов брюшка узкая, образована 1–2-мя рядами хет с отдельными дополнительными хетами посредине и на боках, ее ширина в 3–20 раз меньше расстояния до внутренней претергальной группы хет.

2(3) Перепончатые части тазика и бедра густо покрыты шипиками микроскульптуры (Рис. 40: 1), такими же шипиками покрыта нижняя сторона тела. Верхняя губа с 18 хетами,

так как угловые хеты удвоены (Рис. 29: 1). Живые личинки светло-зеленые, при хранении в спирте желтеют.

D. tomentosa

3(2) Перепончатая часть тазика без шипиков или с немногими шипиками, перепончатая часть бедра без шипиков (Рис. 40: 4), микроскульптура нижней стороны тела менее явственная. Верхняя губа с 16 хетами. Живые личинки белые или бледно-кремовые, при хранении в спирте окраска почти не меняется.

4(9) Внутренняя претергальная группа 1–4-го сегментов брюшка широкая, образована 3 рядами хет с дополнительными хетами или 4 рядами хет.

5(6) На средне- и заднегруди внутренняя посттергальная группа узкая, образована 1 рядом с дополнительными хетами (Рис. 32: 6), боковая интеркалярная группа малочисленная, образована 12 хетами, стернальная группа образована 4 рядами хет.

D. brevitarsis

6(5) На средне- и заднегруди внутренняя посттергальная группа шире, образована 2–3 рядами хет (Рис. 32: 3; 33: 8), боковая интеркалярная группа многочисленная, образована 19–30 хетами, стернальная группа образована 2–3 рядами хет.

7(8) На каждой стороне верхней губы все 3 маргинальные хеты сближены (Рис. 28: 13). Срединная интеркалярная группа на средне- и заднегруди отсутствует.

D. obscura

8(7) На каждой стороне верхней губы наружная маргинальная хета отодвинута от двух других (Рис. 28: 1). Срединная интеркалярная группа средне- и заднегруди представлена 1 хетой.

D. antiqua

9(4) Внутренняя претергальная группа 1–4-го сегментов брюшка узкая, образована 2–3 рядами хет.

10(11) Срединная интеркалярная группа на средне- и заднегруди образована 5–10 хетами.

D. sparganii

11(10) Срединная интеркалярная группа на средне- и заднегруди отсутствует или образована 1–3 хетами.

12(15) В тергальных группах средне-, заднегруди и 1–3-го сегментов брюшка кроме обычных коротких хет имеются более или менее многочисленные очень длинные хеты (в 3–4 раза длиннее коротких хет) (Рис. 33: 3; 34: 6); посттергальная группа 1–6-го сегментов брюшка посредине образована 1 рядом хет с отдельными дополнительными хетами (Рис. 36: 8; 38: 2).

13(14) На каждой стороне верхней губы все 3 маргинальные хеты сближены (Рис. 29: 2). На средне- и заднегруди внутренняя посттергальная группа образована 1 рядом с отдельными дополнительными хетами; внутренняя педальная группа шире, образована посредине 3–4, а на боках 2–3 рядами хет, редко везде 2 рядами хет.

D. versicolorea

14(13) На каждой стороне верхней губы наружная маргинальная хета немного отодвинута от двух других (Рис. 28: 8). На средне- и заднегруди внутренняя посттергальная группа образована 2 рядами хет; внутренняя педальная группа уже, образована 1–2, редко 3 рядами хет.

D. dentata

15(12) Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–3-го сегментов брюшка образованы преимущественно короткими хетами, если среди них встречаются единичные более длинные хеты, тогда посттергальная группа 1–6-го сегментов брюшка посредине образована 2–3 рядами хет.

16(17) На 1–4-м или 2–4-м сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы соединены (Рис. 36: 2). *D. aquatica*

17(16) На 1–4-м сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы широко разделены (иногда в промежутке между ними с отдельными хетами, стоящими в 1 ряд вдоль заднего края).

18(19) Ментальный склерит всюду широкий, посредине почти не расширен (Рис. 23: 12). Тело, включая склериты на верхней стороне переднегруди, молочно-белой окраски.

D. semicuprea

19(18) Ментальный склерит на концах узкий, посредине слабо расширен (Рис. 23: 13). Тело бледно-кремовой окраски с желтыми или рыжими склеритами переднегруди.

20(23) Молярный край мандибул прямой или волнистый, но без явственных зубцов или крупного треугольного выступа (Рис. 30: 6, 11).

21(22) Передний край верхней губы почти прямой (Рис. 28: 6). Внутренняя посттергальная группа средне- и заднегруди образована 1 рядом с дополнительными хетами или 2 рядами хет (Рис. 33: 1).

D. clavipes

22(21) Передний край верхней губы со слабой выемкой, на дне которой имеется треугольный выступ (Рис. 28: 11). Внутренняя посттергальная группа средне- и заднегруди образована 1 рядом с дополнительными хетами (Рис. 33: 6).

D. malinovskyi

23(20) Молярный край мандибул с 2 зубчиками или крупным треугольным выступом (Рис. 30: 9; 31: 2, 3).

24(25) Передний край верхней губы с явственной выемкой (Рис. 28: 17). Боковая интеркалярная группа средне- и заднегруди образована 5–12 хетами.

D. thalassina

25(24) Передний край верхней губы прямой или с едва заметной выемкой (Рис. 28: 9). Боковая интеркалярная группа средне- и заднегруди образована 12–26 хетами.

D. fennica

26(1) Посттергальная группа 1–4-го сегментов брюшка широкая, образована 3–4 рядами хет, ее ширина не более чем вдвое меньше расстояния от нее до внутренней претергальной группы хет.

27(28) Срединная интеркалярная группа средне- и заднегруди многочисленная, состоит из 8–14 хет, соединена с боковыми интеркалярными группами.

D. crassipes

28(27) Срединная интеркалярная группа средне- и заднегруди отсутствует или состоит только из 1–4 хет.

29(32) Молярный край мандибулы волнистый, иногда с широким выступом, но без четких зубчиков (Рис. 30: 5, 10).

30(31) Передний край верхней губы прямой или с очень неглубокой выемкой (Рис. 28: 5). Перепончатая часть тазика без шипиков микроскульптуры (Рис. 40: 3).

D. cinerea

31(30) Передний край верхней губы с отчетливой выемкой (Рис. 28: 10). Перепончатая часть тазика спереди с шипиками микроскульптуры (Рис. 40: 2).

D. impressa

32(29) Молярный край мандибулы с 2–3 четкими зубчиками, редко только с 1, иногда имеется также 1 зубчик на внутреннем зубце мандибулы.

33(38) Молярный край мандибулы с 3 зубчиками, внутренний зубец мандибулы с 1–2 зубчиками (Рис. 30: 3, 12; 31: 7).

34(37) Наружная маргинальная хета верхней губы немного отодвинута от внутренних (Рис. 28: 3, 12). На тазиках 15–20 хет, резко различающихся по длине.

35(36) Посттергальная группа 2–6-го сегментов брюшка образована 4 рядами хет (Рис. 36: 3). Дистальные хеты верхней губы короче медиальных (Рис. 28: 3). Бедро с 17–27 хетами.

D. bicolora

36(35) Посттергальная группа 2–6-го сегментов брюшка образована 3 рядами хет (Рис. 37: 3). Дистальные и медиальные хеты верхней губы почти равны по длине (Рис. 28: 12). Бедро с 9–16 хетами.

D. marginata

37(34) Наружная маргинальная хета верхней губы далеко отодвинута от внутренних, находится на равном расстоянии между средней маргинальной и угловой хетами (Рис. 29: 4). Бедро с 15 хетами. На тазиках 20 хет почти равной длины.

D. sp.

38(33) Молярный край мандибулы с 1–2 зубчиками, внутренний зубец мандибулы с 1 зубчиком или без него (Рис. 30: 15; 31: 6).

39(40) Тазик с 13–22 хетами, его перепончатая часть спереди с шипиками микроскульптуры (Рис. 40: 5).

D. vulgaris

40(39) Тазик с 25–28 хетами, его перепончатая часть без шипиков (Рис. 40: 6).

D. simplex

Определительная таблица рода *Plateumaris*

В палеарктической фауне род представлен 15 видами. В определительную таблицу включены шесть широко распространенных видов из девяти, у которых описаны личинки. Не включены из-за отсутствия материала и сопоставимых описаний следующие виды: *Plateumaris akiensis*, *P. constricticollis* и *P. shirahatai*. Известные личинки *Plateumaris* морфологически очень сходны между собой, намного более чем, например, личинки *Donacia*. Определение их видовой принадлежности затруднительно, и поиск новых, более четких диагностических признаков – это задача будущих исследований.

1(2) Наружные претергальные группы 1–6-го сегментов брюшка округлые, образованы 4–5 рядами хет (Рис. 39: 4).

P. rustica

2(1) Наружные претергальные группы 1–6-го сегментов брюшка удлиненные, поперечные, образованы 2–3 рядами хет (Рис. 39: 1–3, 5, 6).

3(4) Средние и задние тазики с 20–25 хетами. Внутренняя претергальная группа на 1–4-м сегментах брюшка образована 4–7 рядами хет (Рис. 39: 1). Личинки на корнях тростника (*Phragmites*) и пушицы (*Eriophorum*).

P. braccata

4(3) Средние и задние тазики с 12–20 хетами. Внутренняя претергальная группа на 1–4-м сегментах брюшка образована 2–5 рядами хет. Личинки на корнях других растений.

5(6) Склеротизованная часть наличника посредине с глубокой выемкой. Внутренняя претергальная группа на 1–4-м сегментах брюшка образована 4–5 рядами хет (Рис. 39: 6).

P. weisei

6(5) Склеротизованная часть наличника посредине со слабой выемкой. Внутренняя претергальная группа на 1–4-м сегментах брюшка образована 2–4 рядами хет (Рис. 39: 2, 3, 5).

7(8) Все дискальные и угловые хеты лба лежат на одной прямой (Рис. 23: 2). Отношение ширины лба между боковыми углами к его ширине между передними углами составляет 1,18. На средне- и заднегруди внутренняя посттергальная группа образована 2 рядами хет (Рис. 35: 6), среднинная интеркалярная группа образована 3 рядами хет. На основании брюшных крючков с внутренней стороны имеются 2 щетинконосные поры.

P. consimilis

8(7) Дискальные и угловые хеты лба не лежат на одной прямой (Рис. 23: 5). Отношение ширины лба между боковыми углами к его ширине между передними углами составляет 1,57–1,64. На средне- и заднегруди внутренняя посттергальная группа образована 3 рядами хет (Рис. 35: 7, 9), срединная интеркалярная группа образована 1–2 рядами хет. На основании брюшных крючков с внутренней стороны имеются 2–4 щетинконосные поры.

9(10) На верхней губе наружная маргинальная хета отодвинута от двух других (Рис. 29: 14). На основании брюшных крючков с внутренней стороны имеются 2–3 щетинконосные поры. На средне- и заднегруди срединная интеркалярная группа образована 2–4 хетами, стоящими в один ряд.

P. sericea

10(9) Все маргинальные хеты верхней губы сближены (Рис. 29: 12). На основании брюшных крючков с внутренней стороны имеются 4 щетинконосные поры. На средне- и заднегруди срединная интеркалярная группа образована 2 рядами из 26 хет.

P. discolor

***

Проблема диагностики радужниц по личиночной стадии решена всё еще неравномерно и неполно. В то время как большинство широко распространенных

европейских видов рода *Donacia* можно уверенно определить, того же нельзя сказать о видах рода *Plateumaris*. Диагностика восточно-сибирских, дальневосточных, японских радужниц в настоящее время практически невозможна. Не известны науке личинки палеарктических видов из родов *Donaciasta* и *Sominella*.

ГЛАВА 8. ОПИСАНИЯ ЛИЧИНОК И БИБЛИОГРАФИЯ

В главе приведены описания всех личинок палеарктических видов радужниц, известных автору по материалу или литературным источникам. Роды и виды внутри родов даны по алфавиту.

Donaciinae

Chapuis, Candèze (1853): 593; Sanderson (1902): 29; MacGillivray (1903): 294; Xambeu (1909): 60; Böving, Craighead (1931): 63; Hennig (1938): 86; Steinhausen (1978): 338; Медведев, Зайцев (1978): 31, 34, 37; Cox (1981): 134; Медведев (1982): 141; Lee (1991): 34; Кирейчук (2001); Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 483; Leschen, Konstantinov (2014): 261.

Тело вальковатое, слабо согнутое в спинно-брюшном направлении, покрыто микроскопическими хетами (Рис. 8). Переднегрудь на верхней стороне с 2 слабо склеротизованными площадками, остальные сегменты тела без склеритов. Голова и ноги очень маленькие (Рис. 27: 2). Восьмой сегмент брюшка несет 2 крупных сильно склеротизованных серповидных дыхательных крючка (Рис. 27: 3).

Donacia

Mulsant (1847): 16; Chapuis, Candèze (1853): 592; Xambeu (1909): 61; Böving (1910): 21; Böving, Craighead (1931): 299 (fig.); Рейхардт, Оглоблин (1940): 172; Липин (1950): 272; Оглоблин, Медведев (1971): 20; Определитель... (1977): 360; Медведев, Зайцев (1978): 37; Медведев (1982): 143; Klausnitzer (1984): 111; Беньковский (2001): 359; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 484.

Donacia antiqua

Зайцев, Павлов (1986): 50; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 489, 493.

Рис. 28: 1; 30: 1; 32: 3; 36: 1.

Описание сделано по одному препарату личинки. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы с широкой выемкой; наружная маргинальная хета отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край левой мандибулы с 2 зубчиками, молярный край правой мандибулы с 3 зубчиками, внутренний зубец с 1 зубчиком. Ментальный склерит широко дуговидный, узкий. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены. На 1–3 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, на 4-м сегменте с

промежуточными хетами вдоль заднего края; ширина посттергальной группы в 2,4–3,6 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы короткими, более или менее одинаковыми хетами. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Нижняя сторона переднегруди с шипиками.

Примечание. Ю.М. Зайцев и С.И. Павлов (1986) описали личинку *D. antiqua* по материалам из Астраханской и Самарской (Куйбышевской) областей. Определение вида нуждается в подтверждении, так как известный ареал *D. antiqua* в европейской части России простирается на юг до лесостепной зоны (Мордовия) и Южного Урала и не доходит до Астраханской области (Беньковский, 2011).

Мой материал определен методом исключения. В месте сборов (Ленинградская обл.: Лоянское оз.) на осоках (*Carex*) одновременно были встречены жуки *D. antiqua, D. thalassina* и *D. aquatica*, а личинка, найденная в коконе на корне осоки, отличалась от всех известных видов, в том числе *D. thalassina* и *D. aquatica*, и поэтому была отнесена к *D. antiqua.*

Donacia aquatica

Xambeu (1890): 283; Xambeu (1893): 224; Böving (1910): 28; Оглоблин, Медведев (1971): 23; Медведев, Зайцев (1978): 42; Беньковский (2001): 362; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 492, 493.

Рис. 28: 2; 30: 2; 32: 4; 36: 2.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы с широкой неглубокой выемкой; наружная маргинальная хета немного отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы с 2 зубчиками, внутренний зубец иногда с 1 зубчиком. Ментальный склерит угловатый, широкий, посредине расширен. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с отдельными хетами в промежутке между ними или соединены на заднегруди. На 1–4 или 2–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы соединены; ширина посттергальной группы в 3–5 раз меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых

встречаются отдельные длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков.

Donacia bicolora

Perris (1848): 35; Xambeu (1909): 80; Оглоблин, Медведев (1971): 23; Медведев, Зайцев (1978): 42; Bieńkowski (1993): 12; Беньковский (2001): 365; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 493, 494.

Рис. 28: 3; 30: 3; 32: 5; 36: 3.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы выемчатый; наружная маргинальная хета верхней губы отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы с 3 зубчиками, внутренний зубец с 1 зубчиком. Ментальный склерит широко дуговидный. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены, на 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, иногда с единичными хетами в промежутке между ними; ширина посттергальной группы 1–4 брюшных сегментов в 1,3 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–7 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых на 6–7 сегментах находятся отдельные длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика спереди с шипиками микроскульптуры.

Donacia bicoloricornis

Narita (2003): 12.

Тело молочно-белое. Верхняя губа с 18 хетами. Передний край верхней губы выемчатый; наружная маргинальная хета верхней губы немного отодвинута от двух других, дистальная и медиальная хеты длинные, дистальная немного короче медиальной. Молярный край мандибулы без зубчиков, внутренний зубец с 1 зубчиком.

Примечание. Диагноз составлен по описанию в работе Ю. Нарита (Narita, 2003), в которой, к сожалению, не рассмотрена хетотаксия тела. Указанное число хет на верхней

губе, возможно, является ошибкой из-за двойного счета угловых хет (при исследовании на просвет верхней и нижней сторон губы).

Donacia brevitarsis

Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 489, 494.

Рис. 23: 1; 28: 4; 30: 4; 32: 6; 36: 4.

Тело бледно-кремовое, после длительного хранения в спирте приобретает более темный оттенок. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы с широкой неглубокой выемкой; все маргинальные хеты сближены, дистальная хета короче медиальной. Молярный край левой мандибулы с 2 зубчиками, внутренний зубец с 1 зубчиком, молярный край правой мандибулы с 3 зубчиками. Ментальный склерит широко дуговидный, узкий. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены. На 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы широко разделены, с 1–3 промежуточными хетами вдоль заднего края; ширина посттергальной группы в 4 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы короткими, более или менее одинаковыми хетами. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков.

Donacia cinerea

Bieńkowski (1993): 11; Беньковский (2001): 364; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 493, 494.

Рис. 21: 1; 23: 4, 9,14; 28: 5; 30: 5; 32: 1, 7; 36: 5; 40: 3.

Тело кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди рыжие, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы прямой или с очень маленькой узкой выемкой. Все маргинальные хеты на каждой стороне верхней губы сближены, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы волнистый, с широким выступом. Ментальный склерит широко дуговидный, посредине немного расширен и иногда здесь с выступом на переднем крае. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены. На 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с единичными хетами в промежутке между ними вдоль заднего края; ширина

посттергальной группы не более чем в 1,8 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–7 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых на 6–7 сегментах брюшка встречаются более длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков микроскульптуры.

Примечание. Под названием *D. cinerea* у А.Г. Бёвинга (Böving, 1910) описана личинка, у которой интеркалярные хеты образуют непрерывную полосу на средне- и заднегруди. Впоследствии, этот признак был процитирован в определителях (Оглоблин, Медведев, 1971; Медведев, Зайцев, 1978; Warchałowski, 1985; Steinhausen, 1994). Изучив материалы из разных мест, я установил (Bieńkowski, 1993), что это ошибка. А.Г. Бёвинг имел либо личинку какого-то другого вида, либо уклонившийся, уродливый экземпляр. Крупные боковые и рудиментарная срединная интеркалярные группы у *D. cinerea* всегда широко разделены.

Donacia clavareaui

Lee (1991): 34; Narita (1991): 21.

Тело молочно-белое. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы прямой; дистальная и медиальная хеты короткие, почти равны по длине; все маргинальные хеты на каждой стороне верхней губы сближены. Молярный край мандибулы ровный. Ментальный склерит широкий, в середине почти не расширен. Тергальные группы средне-, заднегруди и сегментов брюшка узкие, состоят из 2 рядов с добавочными хетами.

Примечание. Диагноз составлен по описаниям и рисункам в работах Дж. Э. Ли (Lee, 1991) и Ю. Нарита (Narita, 1991). К сожалению, хетотаксия тела не была подробно рассмотрена этими авторами. Личинка *D. clavareaui*, вероятно, морфологически близка к *D. semicuprea* и *D. clavipes*.

Donacia clavipes

Heeger (1855): 39; Xambeu (1909): 68; Böving (1910): 22; Оглоблин, Медведев (1971): 22; Медведев, Зайцев (1978): 38; Медведев (1982): 144 (*D. clavipes glabrata*); Bieńkowski (1993): 7; Беньковский (2001): 363; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 492, 495.

Рис. 28: 6; 30: 6; 33: 1; 36: 6.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди рыжие, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы почти прямой; наружная маргинальная хета верхней губы отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы прямой или волнистый, без явственных зубчиков или большого треугольного выступа. Ментальный склерит посредине немного расширен, на концах узкий. На средне- и заднегруди и 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы широко разделены (иногда в промежутке между ними с отдельными хетами, стоящими в 1 ряд вдоль заднего края); ширина посттергальной группы 1–4 брюшных сегментов в 8–9 раз меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых на 4–6 сегментах встречаются длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков.

Donacia crassipes

Sanderson (1900): 250; Böving (1910): 28; Böving, Craighead (1931): 299 (fig.); Оглоблин, Медведев (1971): 24; Медведев, Зайцев (1978): 42; Bieńkowski (1993): 10; Беньковский (2001): 364; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 493, 495.

Рис. 27: 1; 28: 7; 30: 7; 33: 2; 36: 7.

Тело молочно-белое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы выемчатый; наружная маргинальная хета далеко отодвинута от двух других и приближена к угловой хете, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы с 2–3 зубчиками, внутренний зубец с 1 зубчиком. Ментальный склерит дуговидный. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с 2 хетами в промежутке между ними вдоль заднего края. На 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с единичными хетами в промежутке между ними; ширина посттергальной группы в 1,3–1,5 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–7 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых на 4–7 сегментах брюшка встречаются более длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика снаружи с шипиками.

Donacia dentata

Оглоблин, Медведев (1971): 22; Медведев, Зайцев (1978): 38; Bieńkowski (1993): 7; Беньковский (2001): 362; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 490, 496.

Рис. 27: 2; 28: 8; 30: 8; 33: 3; 36: 8.

Тело, включая склерит переднегруди, бледно-кремовое, голова и ноги желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы с очень слабой широкой выемкой; наружная маргинальная хета верхней губы немного отодвинута от двух других, дистальная и медиальная хеты равной длины. Молярный край мандибулы с выступом, на котором находятся 2–3 зубчика, внутренний зубец с 2 зубчиками. Ментальный склерит посредине сильно расширен, сужен к концам. На средне- и заднегруди наружные претергальные группы расширены на боках; наружные и внутренняя претергальные группы на среднегруди разделены, на заднегруди с отдельными хетами в промежутке между ними или соединены. На 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с отдельными хетами в промежутке между ними или соединены; ширина посттергальной группы 1–4 брюшных сегментов в 5–6 раз меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка кроме обычных коротких хет с более или менее многочисленными очень длинными хетами (в 3–4 раза длиннее коротких). Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков.

Donacia fennica

Оглоблин, Медведев (1971): 22; Медведев, Зайцев (1978): 38; Беньковский (2001): 363; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 492, 496.

Рис. 28: 9; 30: 9; 33: 4; 36: 9.

Тело бледно-кремовое, голова и ноги желтые, склерит переднегруди бледно-желтый, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы прямой или с очень слабой широкой выемкой; наружная маргинальная хета отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы с 2 зубчиками. Ментальный склерит узкий, широко дуговидный. На средне- и заднегруди наружные претергальные группы

расширены наружу. Наружные и внутренняя претергальные группы среднегруди, заднегруди и 1–4 сегментов брюшка разделены, с хетами в промежутке между ними; ширина посттергальной группы 1–4 сегментов брюшка в 5–6 раз меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых на 4–6 сегментах брюшка встречаются длинные (иногда единичные длинные хеты имеются также на 1–3 сегментах). Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков.

Donacia flemola

Narita (2003): 14.

Тело молочно-белое. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы почти прямой; наружная маргинальная хета верхней губы отодвинута от двух других, дистальная и медиальная хеты длинные, дистальная немного короче медиальной. Молярный край мандибулы без зубчиков, со сглаженным треугольным выступом.

Примечание. Диагноз составлен по описанию Ю. Нарита (Narita, 2003), в котором, к сожалению, не рассмотрена хетотаксия тела.

Donacia gracilipes

Kanazawa (1985): 162, 163; Narita (2003): 22.

Тело молочно-белое. Верхняя губа с 18 хетами. Передний край верхней губы почти прямой; наружная маргинальная хета верхней губы отодвинута от двух других, дистальная и медиальная хеты длинные, почти равной длины. Молярный край мандибулы с 3 четкими зубчиками. На заднегруди и 1–6-м сегментах брюшка пре- и посттергальные группы образованы 1–2 рядами хет.

Примечание. Диагноз составлен по описанию и рисункам в работах И. Каназава (Kanazawa, 1985) и Ю. Нарита (Narita, 2003). Данный вид морфологически близок на взрослой стадии к *D. sparganii* и часто рассматривается как его восточный подвид (Медведев, 1982; Медведев, 1992; Медведев, Дубешко, 1992). Поэтому обращает на себя внимание резкое различие в морфологии личинок *D. sparganii* и *D. gracilipes*: по относительному расположению маргинальных хет, длине дистальных хет, но особенно – по общему числу хет на верхней губе. Однако указанное в описании *D. gracilipes* число

хет на верхней губе, возможно, является ошибкой (см. раздел «Расхождения во мнениях о морфологии и систематике личинок»).

Donacia hirtihumeralis

Narita (2003): 16.

Тело молочно-белое. Верхняя губа с 18 хетами. Передний край верхней губы широко выемчатый; все маргинальные хеты на каждой стороне верхней губы сближены, дистальная и медиальная хеты длинные, дистальная немного короче медиальной. Молярный край мандибулы без зубчиков, со сглаженным треугольным выступом.

Примечание. Диагноз составлен по работе Ю. Нарита (Narita, 2003), в которой, к сожалению, не рассмотрена хетотаксия тела. Указанное число хет на верхней губе, возможно, является ошибкой (см. раздел «Расхождения во мнениях о морфологии и систематике личинок»).

Donacia impressa

Беньковский (2001): 364; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 493, 496.

Рис. 28: 10; 30: 10; 33: 5; 37: 1; 40: 2.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы выемчатый; все маргинальные хеты на каждой стороне верхней губы сближены или наружная маргинальная немного отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы слегка волнистый. Ментальный склерит широко дуговидный. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены. На 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, иногда с отдельными хетами в промежутке между ними или соединены узкой полоской хет вдоль заднего края; ширина посттергальной группы в 1,7 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–7 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых на 6–7 сегментах брюшка встречаются отдельные длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика спереди с шипиками микроскульптуры.

Donacia japana

Narita (2003): 16.

Тело молочно-белое. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы почти прямой; наружная маргинальная хета верхней губы отодвинута от двух других, дистальная хета короткая, намного короче медиальной. Молярный край мандибулы с 3 зубчиками, внутренний зубец мандибулы с 1 зубчиком.

Примечание. Диагноз составлен по работе Ю. Нарита (Narita, 2003), в которой, к сожалению, не рассмотрена хетотаксия тела.

Donacia katsurai

Narita (2003): 18.

Тело молочно-белое. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы почти прямой; наружная маргинальная хета верхней губы отодвинута от двух других, дистальная хета короткая, намного короче медиальной. Молярный край мандибулы волнистый, без четких зубчиков.

Примечание. Диагноз составлен по работе Ю. Нарита (Narita, 2003), в которой, к сожалению, не рассмотрена хетотаксия тела.

Donacia lenzi

Narita (2003): 25.

Тело белое, неяркое. Верхняя губа с 14 хетами. Передний край верхней губы почти прямой, со слабым выступом, наружная маргинальная хета далеко отодвинута от двух других и приближена к угловой хете. Молярный край мандибулы с 2 четкими зубчиками, внутренний зубец с 1 зубчиком.

Примечание. Диагноз составлен по работе Ю. Нарита (Narita, 2003), в которой, к сожалению, не рассмотрена хетотаксия тела. Указанное в этом описании число хет на верхней губе, возможно, является ошибкой, так как там не упомянута дистальная хета, обычная для личинок радужниц.

Donacia malinovskyi

Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 492, 496.

Рис. 28: 11; 30: 11; 33: 6; 37: 2.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы посредине с узкой выемкой, на дне которой находится треугольный выступ; все маргинальные хеты верхней губы находятся на равном расстоянии друг от друга или наружная немного отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы с гладким выступом. Ментальный склерит широко дуговидный, широкий в середине, узкий на боках. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены. На 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с хетами в промежутке между ними; ширина посттергальной группы в 4,3 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы более или менее одинаковыми короткими хетами, среди которых на 5–6 сегментах встречаются длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков.

Примечание. Г.В. Олсуфьев (1913), собравший личинок *D. malinovskyi*, не описал их, указав лишь: «Личинки белые, совершенно подобные другим видам донаций». В коллекции ЗИН, куда были переданы материалы из коллекции Г.В. Олсуфьева, я нашел единственную банку с этикеткой «*Donacia malinovskyi*» из Батуринского оз., где проводил свои наблюдения Г.В. Олсуфьев. Но в этой банке оказались только взрослые особи. В озере Былинное в ближайших окрестностях г. Батурин (Черниговская обл. Украины) я собрал несколько личинок (в том числе одну в коконе) на корнях манника (*Glyceria*) – кормового растения *D. malinovskyi*. Эти личинки отличались от всех известных мне видов, и я рискнул предположить, что они относятся к *D. malinovskyi*. Необходимы новые достоверные материалы по этому редкому виду.

Donacia marginata

Xambeu (1909): 80; Böving (1910): 28; Böving, Craighead (1931): 299 (fig.); Оглоблин, Медведев (1971): 23; Медведев, Зайцев (1978): 42; Зайцев, Павлов (1986): 46; Беньковский (2001): 365; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 493, 497.

Рис. 28: 12; 30: 12; 33: 7; 37: 3.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами.

Передний край верхней губы выемчатый; наружная маргинальная хета верхней губы отодвинута от двух других, дистальная и медиальная хеты равной длины. Молярный край мандибулы с 3 зубчиками, внутренний зубец с 1 зубчиком. Ментальный склерит широко дуговидный. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены, на 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с 2 хетами в промежутке между ними; ширина посттергальной группы 1–4 брюшных сегментов в 1,8 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–7 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых на 5–7 (иногда также на передних) сегментах находятся отдельные длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика спереди с шипиками микроскульптуры.

Примечание. Описание личинки *D. marginata* в работе Ю.М. Зайцева и С.И. Павлова (1986) вполне соответствует моему материалу. Однако в качестве основного кормового растения личинок эти авторы указывают рогоз широколистный (*Typha latifolia*), на котором, по моим данным, ни имаго, ни личинки *D. marginata* не питаются.

Donacia nitidior

Narita (2003): 20.

Тело молочно-белое. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы с широкой неглубокой выемкой; наружная маргинальная хета верхней губы отодвинута от двух других, дистальная и медиальная хеты короткие, почти равной длины. Молярный край мандибулы с 3 четкими зубчиками.

Примечание. Диагноз составлен по работе Ю. Нарита (Narita, 2003), в которой, к сожалению, не рассмотрена хетотаксия тела.

Donacia obscura

Беньковский (2001): 361; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 489, 497.

Рис. 28: 13; 30: 13; 33: 8; 37: 4.

Тело кремового цвета, склерит переднегруди со светло-коричневыми пятнами, голова и ноги желтые, стигмы, коготки, хеты и глазки коричневые, брюшные крючки светло-коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы с выемкой; все маргинальные хеты сближены, дистальная хета короче медиальной. Молярный край левой мандибулы с 2 зубчиками, молярный край правой мандибулы с 3 зубчиками,

внутренний зубец с 1 зубчиком. Ментальный склерит широко дуговидный. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены. На 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с 1–3 промежуточными хетами вдоль заднего края; ширина посттергальной группы в 3 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы короткими, более или менее одинаковыми хетами, среди которых на 5 и 6 сегментах находятся единичные более длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика спереди с шипиками.

Donacia ozensis

Kanazawa (1985): 162, 163; Narita (2003): 25; Leschen, Konstantinov (2014): 260 (fig.).

Тело белое. Верхняя губа с 14 хетами. Передний край верхней губы почти прямой, со слабым выступом, дистальная и маргинальная хеты длинные, почти равны по длине. Молярный край мандибулы с 2 четкими зубчиками, внутренний зубец с 1 зубчиком. На заднегруди и 1–6-м сегментах брюшка пре- и посттергальные группы широкие, расстояние между пре- и посттергальной группами немного превышает ширину посттергальной группы.

Примечание. Диагноз составлен по описаниям и рисункам в работах И. Каназава (Kanazawa, 1985) и Ю. Нарита (Narita, 2003). Указанное число хет на верхней губе, возможно, является ошибкой, так как вместо обычных для личинок радужниц шести маргинальных хет отмечены только четыре.

Donacia provostii

Illustrated pocket book of Insect Larvae (1952): 187; Chang (1965): 163; Kanazawa (1985): 163; Narita (2003): 26.

Тело желтовато-белое. Верхняя губа с 12 хетами. Передний край верхней губы почти прямой, наружная маргинальная хета далеко отодвинута от двух других и приближена к угловой хете. Молярный край мандибулы с 2–3 четкими зубчиками, внутренний зубец с 1 зубчиком. Пре- и посттергальные группы заднегруди и 1–6 сегментов брюшка узкие, образованы 2–3 рядами хет.

Примечание. Диагноз составлен по описаниям и рисункам в работах И. Каназава (Kanazawa, 1985) и Ю. Нарита (Narita, 2003). В этих работах, как и в других

процитированных выше для данного вида, к сожалению, не рассмотрена подробно хетотаксия тела. Указанное Ю. Нарита (Narita, 2003) число хет на верхней губе, возможно, является ошибкой, так как отсутствуют обычные для личинок радужниц дистальная и медиальная хеты.

Donacia semicuprea

Xambeu (1898): 61; Xambeu (1909): 67; Böving (1910): 22; Оглоблин, Медведев (1971): 21; Медведев, Зайцев (1978): 37; Bieńkowski (1993): 7; Беньковский (2001): 363; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 492, 498.

Рис. 23: 12; 28: 14; 30: 14; 34: 1; 37: 5.

Тело, включая склерит переднегруди, молочно-белое, голова и ноги желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы со слабой широкой выемкой; наружная маргинальная хета верхней губы немного отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы с выступом, этот выступ волнистый или с 3 сглаженными зубчиками. Ментальный склерит всюду широкий, посредине почти не расширен. На средне- и заднегруди и 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы широко разделены (иногда в промежутке между ними с отдельными хетами, стоящими в 1 ряд вдоль заднего края); ширина посттергальной группы 1–4 брюшных сегментов в 9–13 раз меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых на 4–6-м сегментах встречаются длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков.

Donacia simplex

Оглоблин, Медведев (1971): 24; Медведев, Зайцев (1978): 42; Медведев (1982): 144; Bieńkowski (1993): 13; Беньковский (2001): 365; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 493, 498.

Рис. 28: 15; 30: 15; 34: 2; 37: 6; 40: 6.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами.

Передний край верхней губы выемчатый; наружная маргинальная хета верхней губы отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы с 1–2 зубчиками, внутренний зубец иногда с 1 зубчиком. Ментальный склерит широко дуговидный. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с единичными хетами в промежутке между ними вдоль заднего края; на 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с единичными хетами в промежутке между ними вдоль заднего края; ширина посттергальной группы 1–4 брюшных сегментов в 1,2 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–7 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых на 7 сегменте находится несколько более длинных хет. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков микроскульптуры.

Примечание. Описание личинки *D. simplex* из Японии (Nishio et al., 1959) относится не к этому виду, а к *Plateumaris sericea*, как было позже исправлено (Nishio, 1960, цит. по: Lays, 2002). *D. simplex* в Японии не водится (Hayashi, Shiyake, 2004).

Donacia sparganii

Bieńkowski (1993): 7; Беньковский (2001): 361; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 489, 498.

Рис. 21: 5; 23: 3, 11; 28: 16; 31: 1; 34: 3; 37: 7, 9.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы почти прямой или со слабой широкой выемкой; наружная маргинальная хета немного отодвинута от 2 других или все маргинальные хеты сближены, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы с 2–3 зубчиками, внутренний зубец с 1 зубчиком. Ментальный склерит посредине расширен или угловидно выступает назад, сужен к концам. На средне- и заднегруди наружные претергальные группы расширены наружу, наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с отдельными промежуточными хетами. На 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, с отдельными промежуточными хетами; ширина посттергальной группы в 3–4 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы

короткими, более или менее одинаковыми хетами, среди которых на 5 и 6 сегментах находятся отдельные более длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков.

Donacia splendens

Narita (2003): 22: *D. splendens hiurai*.

Тело молочно-белое. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы почти прямой; наружная маргинальная хета верхней губы немного отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы нечетко зазубрен.

Примечание. Диагноз составлен по работе Ю. Нарита (Narita, 2003), в которой, к сожалению, не рассмотрена хетотаксия тела.

Donacia thalassina

Зайцев (1982): 296: *D. thalassina intermedia*; Bieńkowski (1993): 3; Беньковский (2001): 363; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 492, 498.

Рис. 22; 23: 8, 13; 28: 17; 31: 2–3; 32: 2; 34: 4; 37: 8; 40: 4.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы с явственной выемкой; наружная маргинальная хета отодвинута от двух других или все маргинальные хеты сближены, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы с большим треугольным выступом или прямой, с 2 зубчиками, внутренний зубец с 1 зубчиком. Ментальный склерит посредине немного расширен, на концах узкий. На средне- и заднегруди и 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы широко разделены или с единичными хетами в промежутке между ними; ширина посттергальной группы 1–4 сегментов брюшка в 6–16 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы короткими хетами. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков.

Donacia tomentosa

Беньковский (2001): 361; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2003): 64; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 489, 499.

Рис. 29: 1; 31: 4; 34: 5; 38: 1; 40: 1.

Тело живой личинки светло-зеленое, при хранении в спирте желтеет, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, глазки, стигмы, хеты, коготки и брюшные крючки коричневые. Верхняя губа с 18 хетами, так как угловые хеты удвоены. Передний край верхней губы прямой или со слабой выемкой, с 3–4 бугорками; наружная маргинальная хета немного отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы ровный, с 1–2 слабыми зубчиками, внутренний зубец с 2 зубчиками. Ментальный склерит посредине расширен и угловидно выступает назад, на боках сужен. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы широко разделены, с отдельными промежуточными хетами. На 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы широко разделены, с отдельными промежуточными хетами; посттергальная группа узкая, ее ширина в 8–16 раз меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы среднегруди, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы короткими, более или менее одинаковыми хетами, среди которых на 5 и 6 сегментах находятся единичные более длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатые части тазика и бедра и нижняя сторона тела густо покрыты шипиками микроскульптуры.

Donacia versicolorea

Böving (1910): 28; Оглоблин, Медведев (1971): 22; Медведев, Зайцев (1978): 37; Bieńkowski (1993): 7; Беньковский (2001): 362; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 489, 499.

Рис. 29: 2; 31: 5; 34: 6; 38: 2.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы прямой или с очень слабой широкой выемкой; все маргинальные хеты верхней губы сближены, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы с широким выступом, на котором находятся 2–3 сглаженных зубчика. Ментальный склерит посредине сильно расширен, сужен к концам. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены. На 1-м сегменте брюшка наружные и внутренняя претергальные группы широко разделены, на 2–4-м сегментах с отдельными промежуточными хетами или соединены; ширина

посттергальной группы 1–4 брюшных сегментов в 9–20 раз меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка кроме обычных коротких хет с более или менее многочисленными очень длинными хетами (в 3–4 раза длиннее коротких). Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика без шипиков.

Donacia vulgaris

Оглоблин, Медведев (1971): 24; Медведев, Зайцев (1978): 42; Bieńkowski (1993): 13; Беньковский (2001): 365; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 493, 499.

Рис. 29: 3; 31: 6; 34: 7; 38: 3; 40: 5.

Тело молочно-белое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы выемчатый; наружная маргинальная хета верхней губы отодвинута от двух других, дистальная хета короче медиальной. Молярный край мандибулы с 2 зубчиками, внутренний зубец иногда с 1 зубчиком. Ментальный склерит широко дуговидный. На средне- и заднегруди наружные и внутренняя претергальные группы разделены, иногда с 2 хетами в промежутке между ними; на 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы разделены, иногда с 2 хетами в промежутке между ними; ширина посттергальной группы 1–4 брюшных сегментов в 1,6–2 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–7 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых на 5–7 сегментах находится несколько более длинных хет. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатая часть тазика спереди с шипиками микроскульптуры.

Donacia sp.

Рис. 29: 4; 31: 7; 34: 8; 38: 4.

Тело белое со слабым розовым оттенком, голова, ноги и склерит переднегруди бледно-рыжие, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки светло-коричневые. Затылочный край головы глубоко выемчатый. Верхняя губа с 16 хетами. Передний край верхней губы посредине выемчатый, и еще с выемками в местах расположения наружной

маргинальной и угловой хет; наружная маргинальная хета верхней губы далеко отодвинута от двух других и находится на равном расстоянии между средней маргинальной и угловой. Дистальная хета в 3,5 раза короче медиальной. Молярный край мандибулы с 3 зубчиками, внутренний зубец мандибулы еще с 2 зубчиками. Ментальный склерит дуговидный, узкий. На средне- и заднегруди и 1–4 сегментах брюшка наружные и внутренняя претергальные группы широко разделены (в промежутке между ними с отдельными хетами, стоящими в 1 ряд вдоль заднего края); ширина посттергальной группы 1–4 брюшных сегментов в 2 раза меньше расстояния до внутренней претергальной группы. Тергальные группы средне-, заднегруди и 1–6 сегментов брюшка образованы короткими хетами, среди которых на 6–7 сегментах встречаются длинные хеты. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Перепончатые части тазика и бедра без шипиков. Шипики микроскульптуры имеются на нижней стороне грудных сегментов и в задней половине верхней стороны 7 сегмента брюшка.

Примечание. Большое количество личинок этого вида с восточного берега Байкала и из Забайкалья были переданы мне Д.В. Матафоновым и П.В. Матафоновым. По форме лба (равной длины и ширины), отростков галеи и лацинии (длинные, тонкие), форме хет тела (короткие, шиповидные) эти личинки не могут принадлежать видам из родов *Macroplea*, *Neohaemonia, Plateumaris*. К роду *Donacia* в Забайкалье относятся 12 видов (Дубешко, Медведев, 1989; Медведев, Дубешко, 1992; Дубешко, 2004, 2009). Рассматриваемая личинка отличается разными деталями строения от *D. aquatica, D. clavipes, D. crassipes, D. fennica, D. simplex, D. thalassina, D. versicolorea* и *D. vulgaris* (см. Определительную таблицу рода *Donacia*). За их вычетом в Забайкалье остаются четыре вида, личинки которых мне неизвестны. У личинки *D. gracilipes* наружная маргинальная хета слабо отодвинута от двух других (по: Narita, 2003). У известной науке личинки таксономически близкого вида *D. sparganiii* (иногда *D. gracilipes* рассматривается даже как его подвид) также все маргинальные хеты верхней губы сближены, на грудных сегментах имеется развитая срединная интеркалярная группа хет (отсутствует у нашей неизвестной личинки). Личинка *D. ochroleuca* неизвестна, но у личинки близкого вида, *D. fennica*, маргинальные хеты верхней губы намного длиннее, наружная немного отодвинута от внутренних, на брюшных сегментах посттергальная группа образована только одним рядом хет. У личинки *D. splendens* (по: Narita, 2003) и известной мне личинки близкого вида, *D. obscura*, все маргинальные хеты верхней губы сближены; у личинки *D. obscura* сходная с неизвестной личинкой хетотаксия верхней стороны грудных и брюшных

сегментов, также имеются шипики микроскульптуры на нижней стороне грудных сегментов. Наконец, у личинки *D. clavareaui* (по: Narita, 1991, 2003) все маргинальные хеты верхней губы сближены, на молярном крае мандибулы нет четких зубчиков. Наша неизвестная личинка характеризуется глубоко выемчатым затылочным краем головы. Среди видов, отмеченных в Забайкалье, сильно выемчатый затылочный край только у *D. clavareaui*, *D. gracilipes* и *D. splendens* (по: Lee, 1991; Narita, 2003). Таким образом, вопрос о видовой принадлежности рассматриваемой личинки остается открытым.

Donaciasta

Grobbelaar (2009): 162.

Личинка единственного палеарктического вида, *Donaciasta assama* неизвестна. Личинка африканской *D. goeckei*, по описанию Э. Гробелар (Grobbelaar, 2009), не отличается на родовом уровне от *Donacia*. По строению верхней губы она стоит близко к видам из подрода *Donacia* s.str.: палеарктической *Donacia crassipes* и неарктическим *D. cincticornis, D. piscatrix* и *D. proxima*. Интересно, что развивается личинка *Donaciasta goeckei*, как и названные виды подрода *Donacia* s.str., на кувшинковых (а именно, *Nymphaea nouchali* var. *ovalifolia*). Личинки другого, неопределенного вида рода *Donaciasta* были найдены на Мадагаскаре на *Potamogeton* sp. в болоте (Bertrand, 1965). Имаго *Donaciasta* совершенно не похожи на виды из подрода *Donacia* s.str.

Macroplea

Bellevoye (1895): 13; Xambeu (1909): 61; Böving (1910): 21; Рейхардт, Оглоблин (1940): 172; Липин (1950): 272; Определитель... (1977): 360; Медведев, Зайцев (1980): 98; Медведев (1982): 143; Klausnitzer (1984): 111; Беньковский (2001): 360; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 485.

Macroplea appendiculata

Kunze (1818): 51; Heeger (1854): 941; Bellevoye (1870): 12; Xambeu (1909): 67; Оглоблин, Медведев (1971): 24; Медведев, Зайцев (1978): 42; Беньковский (2001): 360; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 486.

Рис. 29: 5; 31: 8; 35: 1; 38: 5; 39: 7.

Тело белое, голова, ноги и склерит переднегруди бледно-желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Лоб: угловая, наружная маргинальная и внутренняя маргинальная хеты почти не различаются по длине. Передний край верхней губы с неглубокой узкой выемкой между средними маргинальными хетами или с более широкой – между наружными маргинальными хетами обеих сторон; медиальная хета очень длинная, ее основание находится на равном расстоянии между проксимальной и угловой хетами или немного ближе к последней; наружная маргинальная хета в 1,5–2 раза ближе к угловой, чем к средней маргинальной. Мандибула равной длины и ширины; молярный край с 2–3 треугольными зубчиками, внутренний зубец с 1 зубчиком. Ментальный склерит широкий на всем протяжении, на середине не расширен, в 15 раз уже расстояния между его концами. На бедре спереди 8–9 хет. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Шипики микроскульптуры имеются на стернитах груди и брюшка и перепончатых частях бедер, редко имеется несколько шипиков на наружной стороне тазиков.

Macroplea japana

Рис. 23: 7; 29: 6; 31: 9.

Описание сделано по экзувию, не отражающему окраску личинки. Верхняя губа с 16 хетами. Лоб: угловая хета в 4 раза длиннее наружной маргинальной хеты и в 10 раз длиннее внутренней маргинальной. Передний край верхней губы с широкой глубокой выемкой; медиальная хета длинная, ее основание намного ближе к угловой, чем к проксимальной; наружная маргинальная хета в 1,5 раза ближе к угловой, чем к средней маргинальной. Мандибула в 1,4 раза длиннее своей ширины; молярный край с 2, внутренний зубец с 1 зубчиком. Многочисленные шипики микроскульптуры имеются на стернитах груди, отдельные шипики также на перепончатых частях бедер. Форму ментального склерита, число и размещение хет на сегментах груди и брюшка изучить на экзувии не удалось вследствие плохой сохранности.

Примечание. Указание Й. Чжан с соавт. (Zhang et al., 2010) по окраске личинки *M. japana* (первого возраста – желтая, взрослая – белая или бледно-зеленая) относится не этому виду, а к *M. huaxiensis.*

Macroplea mutica

Lacordaire (1851): 263; Sanderson (1900): 258 (fig.); Оглоблин, Медведев (1971): 24: *M. mutica lapponica*; Медведев, Зайцев (1978): 42; Türkgülü et al., 2011: 292.

Рис. 29: 7; 31: 10; 35: 2; 38: 6.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и брюшные крючки рыжие, стигмы, коготки и хеты коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Лоб: у экземпляра, из которого изготовлен препарат, угловые хеты обломаны. Передний край верхней губы с очень слабой широкой выемкой; медиальная хета очень длинная, ее основание немного ближе к угловой, чем к проксимальной; наружная маргинальная хета в 1,5 раза ближе к угловой, чем к средней маргинальной. Мандибула в 1,2 раза длиннее своей ширины; молярный край с 3, внутренний зубец с 1 зубчиком. Ментальный склерит широкий на всем протяжении. На бедре спереди 7 хет. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Шипики микроскульптуры имеются на стернитах груди и брюшка.

Примечание. По И. Тюркгюлю с соавторами (Türkgülü et al., 2011), тело бледно-кремовое, голова и ноги бледно-желтые, ротовые части, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые.

Macroplea pubipennis

Беньковский (2001) (как *M. mutica*): 360; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004) (как *M. mutica*): 486.

Рис. 29: 8; 31: 11; 35: 3; 38: 7.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и брюшные крючки светло-коричневые, стигмы, коготки и хеты коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Лоб: угловая, наружная маргинальная и внутренняя маргинальная хеты почти не различаются по длине. Передний край верхней губы с очень слабой широкой выемкой; медиальная хета очень длинная, ее основание немного ближе к угловой, чем к проксимальной; наружная маргинальная хета в 1,5 раза ближе к угловой, чем к средней маргинальной. Мандибула равной длины и ширины; молярный край с 3, внутренний зубец с 1 зубчиком. Ментальный склерит широкий на всем протяжении, на середине не расширен, в 21 раз уже расстояния между его концами. На бедре спереди 9–12 хет. Число и размещение хет на сегментах груди и

брюшка приведены в таблице 2. Шипики микроскульптуры имеются на стернитах груди и брюшка.

Neohaemonia

Медведев (1982): 143; Беньковский (2001): 360; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 485.

Neohaemonia voronovae

Медведев, Зайцев (1980): 97; Беньковский (2001): 360; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 486, 488.

Рис. 29: 9; 31: 12; 35: 4; 38: 8; 39: 8.

Тело молочно-белое, голова, ноги и склерит переднегруди бледно-желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки коричневые. Верхняя губа с 16 хетами. Лоб: угловая хета в 2 раза длиннее внутренней маргинальной. Передний край верхней губы со слабой широкой выемкой между средними маргинальными хетами обеих сторон; на дне выемки может быть маленький округлый выступ; медиальная хета очень длинная, ее основание немного ближе к угловой, чем к проксимальной; наружная маргинальная хета в 1,5 раза ближе к угловой, чем к средней маргинальной. Мандибула равной длины и ширины, молярный край с 2, внутренний зубец с 1 зубчиком. Ментальный склерит на боках узкий, его ширина здесь в 42–48 раз меньше расстояния между его концами, в середине немного расширен. На бедре спереди 7 хет. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2. Шипики микроскульптуры имеются на стернитах груди и брюшка и перепончатых частях бедер, редко – на тазиках спереди.

Plateumaris

Böving (1910): 22; Медведев, Зайцев (1978): 37, 43; Медведев (1982): 143; Klausnitzer (1984): 111; Беньковский (2001): 360; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 485.

Plateumaris akiensis

Narita (2003): 3.

Тело молочно-белое. Верхняя губа с 16 хетами, наружная маргинальная хета отодвинута от двух внутренних. Дискальные и угловые хеты лба не лежат на одной прямой.

Примечание. Диагноз составлен по работе Ю. Нарита (Narita, 2003), в которой, к сожалению, не рассмотрена хетотаксия покровов тела, тазика и бедра.

Plateumaris braccata

Böving (1910): 30; Böving, Craighead (1931): 299 (fig.); Оглоблин, Медведев (1971): 24; Медведев, Зайцев (1978): 43; Bieńkowski (1993): 15; Беньковский (2001): 366; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 500.

Рис. 29: 10; 31: 13; 35: 5; 39: 1.

Тело молочно-белое, голова, ноги и склерит переднегруди рыжие, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки бледно-коричневые. Верхняя губа с 16 хетами, наружная маргинальная хета отодвинута от двух других. Дискальные и угловые хеты лба не лежат на одной прямой. Отношение длины лба к его ширине: 1,41. Отношение ширины лба между боковыми углами к его ширине между передними углами: 1,42. Склеротизованная часть наличника со слабой выемкой посредине. Число хет на переднем, среднем и заднем тазике, соответственно: 14–16, 20–22, 23–25. Число хет на переднем, среднем, заднем бедре, соответственно: 5–12, 11–12, 10–12. На основании брюшного крючка с внутренней стороны 3 щетинконосные поры. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2.

Plateumaris consimilis

Медведев, Муравицкий (2014): 133.

Рис. 23: 2; 29: 11; 31: 14; 35: 6; 39: 2.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди рыжие, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки бледно-коричневые. Верхняя губа с 16 хетами, наружная маргинальная хета отодвинута от двух других. Дискальные и угловые хеты лба лежат на одной прямой. Отношение длины лба к его ширине: 1,16. Отношение ширины лба между боковыми углами к его ширине между передними углами: 1,18. Склеротизованная часть наличника со слабой выемкой посредине. Число хет на переднем, среднем и заднем тазике, соответственно: 14, 17, 19–20. Число хет на переднем, среднем,

заднем бедре, соответственно: 9, 9, 8. На основании брюшного крючка с внутренней стороны 2 щетинконосные поры. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2.

Примечание. Личинки отнесены к данному виду, так как были собраны одновременно с жуками (Медведев, Муравицкий, 2014).

Plateumaris constricticollis

Lee (1991): 36, 37; Narita (2003): 3, 4: *P. constricticollis babai*, 6: *P. constricticollis toyamensis, P. constricticollis chugokuensis*.

Тело молочно-белое. Верхняя губа с 16 хетами, наружная маргинальная хета немного отодвинута от двух внутренних или все маргинальные хеты сближены. Дискальные и угловые хеты лба не лежат на одной прямой.

Примечание. Диагноз составлен по работе Ю. Нарита (Narita, 2003), в которой, к сожалению, не рассмотрена хетотаксия покровов тела, тазика и бедра.

Plateumaris discolor

Bieńkowski (1993): 13; Беньковский (2001): 366; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 500, 501.

Рис. 23: 5, 10, 15; 29: 12; 31: 15; 35: 7; 37: 10; 39: 3.

Тело бледно-кремовое, голова, ноги и склерит переднегруди рыжие, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки бледно-коричневые. Верхняя губа с 16 хетами, все маргинальные хеты сближены. Дискальные и угловые хеты лба не лежат на одной прямой. Отношение длины лба к его ширине: 1,25. Отношение ширины лба между боковыми углами к его ширине между передними углами: 1,64. Склеротизованная часть наличника со слабой выемкой посредине. Число хет на переднем, среднем и заднем тазике, соответственно: 13–18, 19–22, 17–20. Число хет на переднем, среднем, заднем бедре, соответственно: 7–8, 10, 12–14. На основании брюшного крючка с внутренней стороны 4 щетинконосные поры. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2.

Примечание. В первоописании (Bieńkowski, 1993) личинки отнесены к этому виду, так как в месте сборов (Мурманская обл., Кандалакшский р-н, п-ов Киндо, сфагново-осоковое болото близ оз. Водопроводное) имаго только одного вида рода *Plateumaris*

были найдены автором в течение летних сезонов 1989 и 1990 гг. Жуки *P. discolor* встречались с конца мая до середины июля и с 20 по 30 августа, было собрано более 400 экземпляров.

Plateumaris rustica

Böving (1910): 30; Оглоблин, Медведев (1971): 25; Медведев, Зайцев (1978): 44; Беньковский (2001): 366; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 499.

Рис. 29: 13; 31: 16; 35: 8; 39: 4.

Я не имею в распоряжении личинок этого вида. Определительные признаки в ключе даны по А.Г. Бёвингу (Böving, 1910).

Plateumaris sericea

Nishio et al. (1959) (как *Donacia simplex*): 88; Kanazawa (1985): 163; Lee (1991): 38.

Рис. 29: 14; 31: 17; 35: 9; 39: 5.

Тело молочно-белое, голова, ноги и склерит переднегруди желтые, стигмы, коготки, брюшные крючки, хеты и глазки бледно-коричневые. Верхняя губа с 16 хетами, наружная маргинальная хета отодвинута от двух других. Дискальные и угловые хеты лба не лежат на одной прямой. Отношение длины лба к его ширине: 1,40. Отношение ширины лба между боковыми углами к его ширине между передними углами: 1,57. Склеротизованная часть наличника со слабой выемкой посредине. Число хет на переднем, среднем и заднем тазике, соответственно: 15–17, 12–17, 16–20. Число хет на переднем, среднем, заднем бедре, соответственно: 10, 11–13, 13–14. На основании брюшного крючка с внутренней стороны 2–3 щетинконосные поры. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2.

Plateumaris shirahatai

Narita (2003): 10.

Тело белое. Верхняя губа с 14 хетами, наружная маргинальная хета отодвинута от двух внутренних. Дискальные и угловые хеты лба не лежат на одной прямой.

Примечание. Диагноз составлен по работе Ю. Нарита (Narita, 2003), в которой, к сожалению, не рассмотрена хетотаксия покровов тела, тазика и бедра. Указанное Ю.

Нарита (Narita, 2003) число хет на верхней губе, возможно, является ошибкой, так как в описании отсутствуют обычные для личинок радужниц медиальные хеты.

Plateumaris weisei

Зайцев (1982): 297; Bieńkowski (1993): 15; Беньковский (2001): 366; Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja (2004): 500.

Рис. 23: 6; 29: 15; 31: 18; 35: 10; 39: 6.

Описание сделано по препаратам, не отражающим окраску личинки. Верхняя губа с 16 хетами, наружная маргинальная хета отодвинута от двух других. Дискальные и угловые хеты лба не лежат на одной прямой. Отношение длины лба к его ширине: 1,37. Отношение ширины лба между боковыми углами к его ширине между передними углами: 1,84. Склеротизованная часть наличника с глубокой выемкой посредине. Число хет на переднем, среднем и заднем тазике, соответственно: 14–15, 17, 19. Число хет на переднем, среднем, заднем бедре, соответственно: 9, 11, 12. На основании брюшного крючка с внутренней стороны 3 щетинконосные поры. Число и размещение хет на сегментах груди и брюшка приведены в таблице 2.

ГЛАВА 9. КУКОЛКА И КОКОН

Морфология куколки

История изучения куколок радужниц. – Собственные данные. – Проблема диагностики. – Ошибки в описании куколок радужниц.

Э. Хегер (Heeger, 1854, 1855) описал и зарисовал куколки *Macroplea appendiculata* и *Donacia clavipes*. Э. Перри (Perris, 1848) кратко описал и схематично изобразил куколку *Donacia bicolora*. А.Д. МакЖилливрэй (MacGillivray, 1903) изучил строение куколок шести североамериканских видов из родов *Donacia, Neohaemonia* и *Plateumaris* и составил определительную таблицу. Для различения видов МакЖилливрэй использовал форму вершины надкрылий, лапок, пропорции члеников усиков, форму переднеспинки и стернита среднегруди и относительную длину брюшных стернитов. В. Ксамбё (Xambeu,1893, 1898, 1909) описал куколки *Donacia aquatica, D. bicolora, D. clavipes, D. semicuprea* и *Macroplea appendiculata*. Довольно схематичный рисунок куколки *M. appendiculata* мы находим у Э. Рейттера (Reitter, 1912). Куколка *Donacia* sp. изображена у Г. Ульмера (1918). В работе И.Каназава (Kanazawa, 1985) даны рисунки куколок *D. gracilipes* и *D. ozensis*. М. Кокс (Cox, 1996) составил диагноз подсемейства радужниц (Donaciinae) на стадии куколки: «Белые или бело-кремовые, голова, тело и ноги голые. Членики усиков, по-видимому, без сосочков (papillae) или каждый с двумя. Урогомфы отсутствуют. Дыхальца на 1–6-м брюшных сегментах». Этот автор сделал краткие описания куколок *Macroplea appendiculata*, *Donacia aquatica, D. cinerea, D. delesserti* (?), *D. provostii* (?) и *D. vulgaris,* отметив, что куколка *Macroplea* имеет более длинные лапки, чем *Donacia*, а у изученных видов *Donacia* куколки ничем, кроме оттенка окраски, не различаются. Л.Н. Медведев и О.С. Муравицкий (2014) описали куколку *Plateumaris consimilis*.

Собственные данные. В моем распоряжении имеются куколки *Donacia aquatica, D. bicolora, D. brevitarsis, D. cinerea, D. clavipes, D. crassipes, D. dentata, D. fennica, D. impressa, D. marginata, D. obscura, D. semicuprea, D. thalassina, D. tomentosa, D. versicolorea, D. vulgaris, Macroplea appendiculata, M. japana, M. pubipennis* и *Plateumaris braccata.*

Тело куколки (Рис. 41, 42: 1) белое, желтоватое, светло-серое или бледно-кремовое, при хранении в спирте оттенок может меняться. Куколка заполняет собой почти всё внутреннее пространство кокона. Тело, усики и ноги совершенно лишены шипов и хет,

урогомфы (придатки на конце брюшка) отсутствуют. На заднем крае среднеспинки на средней линии имеется направленный назад треугольный выступ – прообраз щитка взрослого насекомого. На том же месте на заднеспинке имеется треугольный выступ меньшей величины. Он развит в разной мере у разных видов – это отсутствующий у взрослого насекомого «щиток» задней пары крыльев (был замечен у *M. appendiculata* уже М. Коксом (Cox, 1996)). Брюшко состоит из восьми тергитов и шести стернитов, крупный «первый» стернит соответствует по расположению второму и третьему тергитам (у взрослого насекомого остаются 6 видимых снаружи тергитов (6-й – это пигидий) и 5 стернитов). Дыхальца у куколки имеются на боках 1–6-го тергитов брюшка, в их передней части; на первом тергите они не видны, так как прикрыты налегающими на них крыльями.

Проблема диагностики. Куколки радужниц разных видов очень сходны. Признаки, предложенные для куколок американских видов А.Д. МакЖилливрэем (MacGillivray, 1903), являются отражением особенностей морфологии взрослых насекомых. Аналогичные отличия могут быть прослежены и у палеарктических радужниц. Однако эти, едва проступающие черты строения имаго, «сглажены» куколочными покровами и едва заметны. Специфические «куколочные» признаки для различения родов и видов в отряде жуков обычно заключаются в числе и расположении шипов и хет, покрывающих голову, мандибулы, ноги, брюшко (см., например, Cox (1996) – куколки Bruchidae и Chrysomelidae; Черепанов (1979–1985) – куколки Cerambycidae). Но радужницы, как и листоеды из подсемейства Sagrinae, в этом отношении представляют исключение среди всех Chrysomeloidea – у них отсутствуют все эти шипы и хеты (Cox, 1996), что связано, вероятно, с нахождением куколки внутри кокона. Куколки рода *Macroplea* отличаются от *Donacia* и *Plateumaris* более длинными лапками и вырезанной вершиной надкрылий (ср. рис. 41: 1 и 2). Куколки *Donacia* и *Plateumaris* между собой практически не различаются (ср. рис. 41: 1 и 42: 1); у куколок *Plateumaris* немного крупнее мандибулы (как и у взрослых жуков).

Ошибки в описаниях куколок радужниц. В. Ксамбё (Xambeu,1893, 1898) в описании куколок *Donacia aquatica* и *D. semicuprea* указывает «конец последнего сегмента брюшка реснитчатый». Я не нашел ресничек или щетинок ни у названных, ни у других видов. Вместе с тем, В. Ксамбё (Xambeu,1893) для *D. aquatica* отмечает «два последних сегмента брюшка сверху роговые, бурые». По моим наблюдениям, брюшко у куколки *D. aquatica* (как и у других видов) мягкое, светлое, лишено склеротизации (Рис. 42: 2). Но указание Ксамбё навело меня на мысль, что этот исследователь изучал не

куколку, а вышедшего из нее, слабо пигментированного, неокрепшего жука. У только что перелинявших, еще мягких, неокрашенных взрослых особей *D. aquatica* и *D. semicuprea* я нашел уже потемневший, склеротизованный пигидий, покрытый щетинками, также щетиками был покрыт выступающий раздвоенный генитальный сегмент брюшка (Рис. 42: 3).

Окраска куколки *Macroplea appendiculata*, по В.Ксамбё (Xambeu, 1909): «красноватая, бурая». На самом деле куколка у этого вида белая.

А.Г. Кирейчук (2001) описал куколок радужниц с «8 шипами по краю последнего брюшного сегмента». Я этих шипов не нашел.

Строение кокона

Описания коконов в работах Бёвинга (1910) и Дайбеля (1911). – Собственные данные. – Диагностика.

А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) был первым, кто детально описал коконы разных видов радужниц и обратил внимание на различие в количестве и местоположении отверстий, через которые внутреннее пространство кокона сообщается с воздухоносными полостями корня или корневища кормового растения. На той стороне кокона, которой он прикрепляется к растению (эту сторону я называю «дно» кокона), есть одно или два отверстия, ведущих в ямку в корне, выгрызенную личинкой перед окукливанием. По Бёвингу, у *Donacia aquatica, D. marginata, D. semicuprea, D. versicolorea* и *Plateumaris braccata* два отверстия: одно располагается почти на середине длины кокона, другое – у одного из концов, а на другом конце обычно видны следы от воткнутых брюшных крючков; коконы *D. cinerea* и *P. rustica* имеют только одно отверстие на середине длины; коконы *D. crassipes, Macroplea appendiculata* и *M. mutica* также имеют одно отверстие, но расположенное у одного из концов; кокон *D. clavipes* имеет одно отверстие, разделенное продольной перегородкой и находящееся около одного из концов кокона. Й.Дайбель (Deibel, 1911) отметил, что у *D. aquatica, D. dentata* и *D. simplex* коконы с двумя дыхательными отверстиями, у *D. cinerea* и *D. crassipes* с одним, а у *M. mutica* кокон прикрепляется к совершенно изгрызенному месту корня.

Собственные данные. В начале постройки кокона у него отсутствует дно. Это легко увидеть, если на этой стадии отделить кокон от корня, к которому он прикреплен. Следы от воткнутых в корень брюшных крючков заметны у заднего конца тела личинки.

Построив кокон, личинка переворачивается головой в противоположную сторону, то есть туда, где в начале постройки кокона были воткнуты в корень ее дыхательные

крючки (Рис. 43: 1). В том месте, где были воткнуты эти крючки, на дне кокона остаются два узких несквозных продольных «шрама». Голова личинки, готовой к окукливанию, подвернута на брюшную сторону. Дно кокона имеет вид широкой плоской площадки или узкой канавки в зависимости от диаметра корня (корневища), к которому прикреплен кокон, большого или малого, соответственно. Кокон прикрепляется строго вдоль корня (корневища) или его продольная ось немного отклоняется от продольной оси корня. Когда жук выходит из кокона, он отгрызает круглую «крышечку» на конце кокона.

«Передним» концом кокона я называю тот, куда была изначально обращена голова личинки, а «задним» – тот, куда впоследствии оказывается повернутой голова куколки и жука. Роды и виды радужниц упорядочены ниже по алфавиту. Измерения коконов приведены в таблице 3.

Donacia aquatica (Рис. 44: 8). Кокон сначала рыжий или светло-коричневый, полупрозрачный, а кокон с готовым к выходу жуком темно-коричневый. Дыхательное отверстие одно, овальное, у переднего конца дна кокона, или два отверстия: одно в передней, другое в задней части дна кокона.

Donacia bicolora. Кокон с личинкой коричневый, с жуком темно-коричневый. Два округлых дыхательных отверстия: одно находится на границе 1-й и 2-й третей длины дна кокона, другое – на границе 2-й и 3-й третей длины.

Donacia cinerea (Рис. 43: 1). Кокон сначала светло-коричневый, полупрозрачный, кокон с готовым к выходу жуком темно-коричневый. Дыхательное отверстие одно, ориентировано продольно оси кокона, продолговатое, у середины длины дна кокона.

Donacia clavipes (Рис. 44: 10). Кокон с личинкой рыжий, прозрачный, с куколкой светло-коричневый, полупрозрачный, с жуком – темно-коричневый. Дыхательное отверстие одно, в задней части дна кокона. Следов от воткнутых брюшных крючков не видно ни на дне кокона, ни на корневище тростника в месте прикрепления кокона, хотя поблизости от коконов на корневище много следов от брюшных крючков личинок. Очень редко дыхательное отверстие разделено на две или три части продольными перемычками.

Donacia crassipes (Рис. 43: 3). Кокон с личинкой коричневый, кокон с куколкой или жуком темно-коричневый или черный. Дыхательное отверстие одно, крупное, круглое или короткоовальное, располагается в задней трети дна кокона или в передней половине, ведет в глубокую, конически сужающуюся ямку в корне.

Donacia dentata. Кокон с личинкой рыжий, полупрозрачный, с жуком – темно-коричневый. Дыхательных отверстий два: одно на границе 1-й и 2-й третей длины дна кокона, другое на границе 2-й и 3-й третей длины. На заднем конце дна кокона имеются следы от воткнутых в корень брюшных крючков личинки.

Donacia fennica (Рис. 44: 5–7). Кокон сначала рыжий, полупрозрачный, кокон с готовым к выходу жуком темно-коричневый. Дыхательное отверстие одно, продольное, овальное, располагается в задней трети дна кокона или в передней трети, иногда пересечено вдоль жилкой стебля растения, или дыхательное отверстие слабо поперечное.

Donacia impressa. Кокон с личинкой рыжий, полупрозрачный, кокон с куколкой коричневый, с готовым к выходу жуком почти черный, непрозрачный. Дыхательное отверстие одно, овальное, находится в задней части дна кокона. У одного из изученных коконов, прикрепленного к основанию стебля камыша озерного, дыхательное отверстие было разделено на три части двумя продольными перемычками.

Donacia marginata (Рис. 43: 2). Кокон сначала светло-коричневый, полупрозрачный, кокон с готовым к выходу жуком темно-коричневый. Одно из круглых (или короткоовальных) дыхательных отверстий находится на границе 1-й и 2-й третей длины дна кокона, другое – на границе 2-й и 3-й третей длины или оба отверстия более сближены друг с другом у середины длины дна кокона.

Donacia obscura. Кокон с личинкой и куколкой рыжий, полупрозрачный, с жуком – светло-коричневый. Дыхательных отверстий два: в передней и задней третях длины дна кокона, соответственно.

Donacia semicuprea (Рис. 43: 6). Кокон с личинкой светло-коричневый, полупрозрачный, с жуком – почти черный, непрозрачный. Дыхательных отверстий два: одно на границе 1-й и 2-й третей длины дна кокона и другое на границе 2-й и 3-й третей длины. На заднем конце дна кокона имеются следы от воткнутых в корень брюшных крючков личинки.

Donacia simplex (Рис. 43: 5). Кокон с готовым к выходу жуком темно-коричневый. Дыхательное отверстие одно, ориентировано продольно оси кокона, овальное, в задней части или на середине длины дна кокона.

Donacia sparganii (Рис. 43: 4). Кокон рыжий, полупрозрачный, не меняется по цвету до времени выхода жука или становится в конце светло-коричневым. Имеются два

продолговатых или округлых дыхательных отверстия: одно на границе 1-й и 2-й третей длины дна кокона, другое на границе 2-й и 3-й третей длины.

Donacia thalassina (Рис. 44: 2). Кокон рыжий, полупрозрачный. Дыхательное отверстие одно, овальное, на середине длины или в задней трети дна кокона; или отверстий два (иногда каждое разделено продольно) – в передней и задней третях дна кокона, соответственно.

Donacia tomentosa (Рис. 44: 9). Кокон рыжий, полупрозрачный, прикреплен к внутренней стороне листа под водой, к одной или двум плоскостям сложенного по средней жилке листа. Следы от брюшных крючков находятся в задней части дна кокона, а в передней – два очень маленьких поперечных отверстия, или одно очень маленькое поперечное в задней части (если это не артефакт). Таким образом, настоящие дыхательные отверстия в коконе у этого вида не найдены.

Donacia versicolorea (Рис. 44: 4). Кокон сначала светло-коричневый, полупрозрачный, кокон с готовым к выходу жуком темно-коричневый. Имеются два овальных или округлых дыхательных отверстия: одно на границе 1-й и 2-й третей длины дна кокона, другое на границе 2-й и 3-й третей длины; иногда отверстия разделены продольной перемычкой.

Donacia vulgaris. Кокон с готовым к выходу жуком темно-коричневый. Дыхательное отверстие одно, ориентировано продольно оси кокона, короткоовальное, иногда разделенное продольной перегородкой, располагается у середины длины дна кокона.

Macroplea appendiculata. Кокон полупрозрачный, сначала бледно-рыжий, а когда в нем находится уже куколка или жук, кокон становится светло-коричневым. Дыхательное отверстие одно, продолговатое, располагается у заднего конца дна кокона.

Macroplea japana (Рис. 43: 7). Кокон желтый, полупрозрачный. Дыхательное отверстие одно, продолговатое, находится в задней части дна кокона. Следов от воткнутых брюшных крючков на дне кокона не найдено.

Macroplea mutica. Кокон рыжий, полупрозрачный. Дыхательное отверстие одно, продолговатое, находится на заднем конце дна кокона. Иногда в месте прикрепления кокона корень растения несет глубокую продолговатую ямку, прогрызенную личинкой перед окукливанием.

Macroplea pubipennis. Кокон рыжий, полупрозрачный. Дыхательное отверстие одно, продолговатое, находится на одном из концов дна кокона.

Neohaemonia voronovae (Рис. 44: 3). Кокон рыжий, полупрозрачный. Дыхательное отверстие одно, располагается рядом с одним из концов дна кокона, может быть разделено продольной перегородкой.

Plateumaris braccata (Рис. 44: 1). Кокон с личинкой светло-коричневый, полупрозрачный, впоследствии становится темно-коричневым, непрозрачным. Дыхательное отверстие одно, продольное, овальное, располагается на середине длины дна кокона. Следы от брюшных крючков имеются в задней части дна кокона.

Plateumaris sericea. Кокон с жуком темно-коричневый, полупрозрачный. Два округлых дыхательных отверстия находятся в передней и задней частях дна кокона, соответственно. Следы от брюшных крючков остаются на заднем конце дна кокона.

Диагностика. Коконы разных видов различаются размером (Табл. 3), окраской, числом и расположением дыхательных отверстий, видом растения, к которому они прикреплены, но точное определение радужницы лучше проводить по находящейся в коконе личинке, или личиночному экзувию, или по имаго. К такому же выводу пришел К.Гофман (Hoffman, 1940a), изучавший североамериканских радужниц.

ГЛАВА 10. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ОБРАЗ ЖИЗНИ РАДУЖНИЦ

Биотопическое распределение

Литературные сведения о приуроченности Donacia, Plateumaris, Macroplea к водоемам разных типов. – Собственные данные.

В литературе обычно говорится о приуроченности видов рода *Donacia* к местообитаниям с открытой водной поверхностью, а *Plateumaris* к болотам и сырым лугам (например, Рейхардт, Оглоблин, 1940; Шавров, 1962; Дубешко, Медведев, 1989). А.Мензиз и М. Кокс (Menzies, Cox, 1996) отмечают, что *P. discolor* обитает на водоемах с кислой реакцией воды, а *P. sericea* – с нейтральной или щелочной. В Японии (о-в Хонсю) ряд видов рода *Donacia: D. bicoloricornis, D. clavareaui, D. japana, D. ozensis, D. provostii, D. vulgaris* встречаются как на водоемах, так и на болотах (Hayashi, 1999).

Длительное время господствовало мнение о приуроченности *Macroplea appendiculata* к пресным водоемам, а *M. mutica* – к соленым (Оглоблин, Медведев, 1971; Mohr, 1985; Jolivet, Hawkeswood, 1995). В то же время, М. Даккорди и С. Руффо (Daccordi, Ruffo, 1978) указывали, что в Средиземноморье *M. mutica* населяет пресные водоемы. Об этом же сообщают М. Менде с соавт. (Mende et al., 2010): *M. mutica* была найдена в Великобритании, Германии, Италии, Венгрии и Китае в пресных водоемах, а в Германии, Дании, Швеции, Финляндии и Эстонии – в соленых морских. Второй вид, *M. appendiculata* встречается в Германии в пресных водоемах, а в Швеции – в море (Mende et al., 2010). Г. Кёльш с соавт. (Kölsch et al., 2010) исследовали в лаборатории, какую соленость воды предпочитают имаго *M. appendiculata* и *M. mutica*, и установили, что, при наличии выбора, жуки обоих видов предпочитают пресную воду, а различия в биотопической приуроченности могут быть следствием выбора ими разных кормовых растений.

Рисунки 45–52 дают представление о некоторых водоемах, служащих местообитанием разных видов радужниц.

Распределение радужниц по типам естественных и искусственных водоемов европейской части России и сопредельных территорий я анализирую для имаго и для личинок (Таблица 4). Материалы имаго дают бóльшую полноту, но меньшую достоверность, так как жуки могут перелетать на водоемы, где эти виды не развиваются. Сборы личинок и коконов менее полны из-за трудоемкости сборов, но за то более достоверны. Помимо изученного материала я использовал сведения о биотопическом

распределении имаго из литературных источников (Шавров, 1948; Герд, 1965; Лагунов, Новоженов, 1996; Михайлов, 1999; Удалов, 1999; Фролова и др., 2000; Юферев, 2000; Barševskis, 2001; Гуськова, 2002; Бардин, 2005; Прокин и др.. 2007; Романцов, 2007; Дедюхин, 2009; Семёнов, 2009; Хумала, Полевой, 2009; Цуриков, 2009; Алексеев, Букейс, 2010; Долгин, Беньковский, 2011; Лобанов, 2012; Семёнов и др., 2012; Власов, Русинов, 2013; Андреева, 2014; Холмогорова и др., 2014) и персональное сообщение А.Г. Мосейко. В целом, картина биотопического распределения имаго и преимагинальных стадий сходна. Наиболее богата фауна озер, рек и искусственных прудов, немного уступают им малые постоянные водоемы (канавы). На болотах меньше видов радужниц, чем в этих естественных и искусственных водоемах. При этом половину (личинки) или больше половины (имаго) видового состава радужниц на болотах дают представители рода *Donacia*. Самым бедным видовым составом радужниц отличаются канавы в кюветах по обочинам шоссейных дорог, вероятно, в связи со значительным антропогенным загрязнением придорожных территорий (Пшенин, 2008). Наименьшей избирательностью в выборе водоемов (обитают во всех типах) обладают *Donacia aquatica* и *D. cinerea.* Первый из этих видов – широкий полифаг (см. главу 11 «Взаимотношение радужниц и растений-хозяев»), а второй развивается, главным образом, на рогозе (*Typha*). Широко распространены в разных типах естественных и искусственных водоемов, но отсутствуют на болотах *Donacia bicolora, D. versicolorea, Plateumaris sericea* и *Macroplea appendiculata.* В отношении последнего вида, есть данные (Ścibior et al., 2012), что ни тип водоема (естественный, антропогенный), ни высокое содержание в воде органических веществ (например, при эвтрофикации) не выступают как факторы, ограничивающие его распространение. Наибольшая избирательность и одновременно приуроченность к естественным водоемам найдена у следующих видов: *D. fennica, D. sparganii, P. consimilis, P. weisei.* Для всех этих видов свойственна достаточно узкая кормовая специализация (См. вышеуказанную главу).

Высшие водные растения редко селятся в руслах быстротекущих рек, чаще в прибрежье, в медленных реках и стоячих водоемах, определяя соответствующую приуроченность радужниц. Но и здесь не обходится без исключений. Коконы *Macroplea appendiculata* были найдены мною на корнях рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus*) в русле Москва-реки близ г. Звенигород при скорости течения 1,8 км/ч. В материалах из Удмуртии, любезно предоставленных Н.В. Холмогоровой и И.А. Каргапольцевой, имеются личинки *Donacia aquatica, D. vulgaris* и *D.* sp. (младшего

возраста, не определена до вида), собранные из донного грунта р. Большая Сарапулка при скорости течения 0,9–1,0 км/ч.

По приуроченности к разным экологическим группам водных растений (приподнятые над водой, с плавающими листьями, полностью погруженные) палеарктические радужницы, у которых точно установлены кормовые растения, распределяются следующим образом – Таблица 5. Подавляющее большинство видов обитает на растениях с приподнятыми над водой листьями. Поэтому радужниц, за редким исключением, правильнее считать прибрежно-водными, околоводными, чем настоящими водными жуками.

Практически у всех видов радужниц имаго и личинки могут питаться на одних и тех же растениях. Исключение составляет *Donacia sparganii*. Личинки этого вида развиваются на корнях ежеголовника (*Sparganium*) и стрелолиста (*Sagittaria*) с плавающими листьями и на полностью погруженной в воду урути (*Myriophyllum*), а имаго – только на плавающих листьях ежеголовника и стрелолиста.

Образ жизни имаго

Суточная активность. – Изменение окраски жуков. – Жуки в укрытиях. – Погружение в воду. – Способность к полету. – Подводная жизнь имаго Macroplea. – Защитное поведение. –Лёт на свет. – Продолжительность жизни имаго и период лёта.

(поведение жуков во время питания и спаривания рассмотрено ниже в разделе «Способы питания жуков» и в Главе 12 «Репродуктивное поведение», соответственно)

Образ жизни взрослых особей европейских радужниц подробно описали Х. Гёкке (Goecke, 1935) и К. Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1943), североамериканских – К. Гофман (Hoffman, 1940b).

Г. Ульмер (1918) писал, что жуки-радужницы оживленно летают, ползают по растениям, когда ярко светит солнце, а в пасмурную погоду они менее активны. В.Б. Шавров (1962) отмечал, что при сильном ветре, в прохладную или облачную погоду, а также с наступлением ночи жуки забираются в пазухи листьев, в цветки, уходят на подводные части растений или на нижнюю сторону плавающих на воде листьев.

Й. Солем (Solem, 1972) в озерах Норвегии использовал специальные подводные ловушки, которые проверял каждые два часа круглосуточно в период активности имаго *Macroplea appendiculata* – с начала июня до конца июля. Жуки попадали в ловушки с 5 часов утра до 9 часов вечера, больше всего их было поймано в 3 часа дня. П. Жоливе и Э. Петитпьерре (Jolivet, Petitpierre, 1981) говорят о жуках *Donacia* как о дневных насекомых, но при этом отмечают, что жуки *Donacia* и *Macroplea* иногда летают по ночам. С.И.

Павлов (1984) отмечает, что жуки-радужницы наиболее активны в полуденные и послеполуденные часы при благоприятных погодных условиях (температура +22–28°C, солнечная погода, ветер слабый, до 1,5 м/с).

Взрослые особи африканской *Donaciasta garambana* активны с 8 до 17 часов (Lays, 2003).

Г.В. Олсуфьев (1913) установил, что жуки *D. malinovskyi* предпочитают находиться на горизонтальном субстрате. В природе они всегда сидели на плавающих листьях манника большого (*Glyceria maxima*), а в аквариуме охотнее садились на плавающие листки бумаги и картона, чем на вертикальные стебли и листья своего кормового растения.

Жуки-радужницы покидают коконы и выходят во внешнюю среду после того, как их покровы полностью затвердеют и приобретут окончательную окраску. По наблюдениям В.Б. Шаврова (1962), у *Donacia splendens* бронзовая окраска тела в течение первой недели жизни на открытом воздухе несколько темнеет. Такой вывод был сделан на основании того, что 40 экземпляров этого вида, пойманные 18 июня, были темнее, чем такое же их количество, пойманное шестью днями раньше. По мнению Шаврова, те и другие экземпляры могли выйти из коконов одновременно или почти одновременно, так как весь период лёта не превышал 18 дней. Этот же автор, изучая изменчивость *Donacia aquatica*, обратил внимание, что одноцветные, зеленые, сине-зеленые и синие экземпляры преобладают в конце лета. Изучая жизненный цикл этого вида (см. главу 13 «Жизненные циклы радужниц»), я пришел к выводу, что у *D. aquatica* осенью появляются жуки молодого поколения, уходящие вслед за тем на зимовку вне водоема. Можно предположить, что за зиму жуки меняют свою окраску, приобретая типичные для *D. aquatica* красные полосы на надкрыльях, но этот вопрос требует специальных исследований.

По моим наблюдениям, жуки из родов *Donacia* и *Plateumaris* обитают большей частью открыто на листьях, стеблях или цветках (соцветиях). Жуки *Donacia bicolora, D. marginata* и *D. simplex* часто заползают в пазухи листьев ежеголовника прямого (*Sparganium erectum*), *D. vulgaris* – в пазухи листьев рогоза широколистного (*Typha latifolia*). Имаго *D. clavipes* часто сидят группами в пазухах листьев тростника южного (*Phragmites australis*): на стебле, спинной стороной к внутренней поверхности листа, головой вниз, в пазуху листа. Иногда рядом попадаются следы питания – погрызы эпидермиса листа. Самцы часто сидят на самках. Я неоднократно находил жуков *D. sparganii* внутри цветков кубышки желтой (*Nuphar lutea*).

Нижняя сторона тела у имаго всех видов *Donacia* и *Plateumaris* покрыта густыми серебристыми или золотистыми волосками. При погружении жука в воду здесь задерживается большой пузырь воздуха. Сразу после выхода из заполненного воздухом кокона молодой жук оказывается в воде, иногда на значительной глубине, и этот запас воздуха необходим во время путешествия наверх.

Жуки-радужницы из рода *Donacia* заходят в воду нечасто: одни только для яйцекладки (например, *D. clavipes, D. semicuprea, D. thalassina*), другие (*D. malinovskyi, D. sparganii, D. versicolorea, D. vulgaris*) при опасности переползают боком под воду с верхней стороны плавающего листа на нижнюю сторону. На верхней стороне листа остается только одна голень и лапка задней ноги, которой жук цепляется за лист (Олсуфьев, 1913 и собственные наблюдения в Московской обл.). В аквариуме, по моим наблюдениям, жуки *D. sparganii* остаются под водой на нижней стороне листа намного дольше, чем в природе. В Вологодской области на подводных частях кормовых растений находили имаго *Donacia aquatica, D. cinerea, D. clavipes, D. impressa, D. tomentosa, D. vulgaris, Plateumaris discolor, P. rustica, P. sericea* (Белова и др., 2008). По моим наблюдениям, жуки *D. crassipes* могут оказаться в воде только случайно – когда лист кубышки (*Nuphar*) или кувшинки (*Nymphaea*) накрывает волна. Обычно этих жуков трудно поймать: при малейшей опасности они взлетают. Но если быстро притопить лист, на котором сидит *D. crassipes*, чтобы жук не успел взлететь, тогда он не ползет и не отцепляется (хотя он легче воды и мог бы всплыть), а ждет, пока лист снова не окажется на поверхности. В то же время, С.И. Павлов (1984) сообщает, что изредка жуки этого вида в случае опасности заползают под плавающий лист.

Многие жуки-радужницы хорошо летают. Это, в первую очередь, *Donacia aquatica, D. bicolora, D. brevitarsis, D. crassipes, D. dentata, D. impressa, D. marginata, D. obscura, D. simplex, D. thalassina, Plateumaris discolor* (собственные наблюдения). Их трудно поймать руками, особенно в теплую, солнечную погоду. Обычно жуки перелетают на небольшое расстояние, до нескольких десятков метров и садятся на водные растения. Жуки *Plateumaris braccata* были найдены в полукилометре от ближайшего водоема на Ю. Урале (Челябинская обл.) и в Кыргызстане (хребет Киргизский Ала-Тоо) (Шавров, 1962).

К списку хорошо летающих видов надо добавить еще *D. clavipes*. Один экземпляр этого вида был пойман на вершине горы Большой Иремель (Южный Урал, высота 1582 м) (Гуськова, 2002). Пригодные для обитания радужниц водоемы находятся не менее, чем в 8–10 км от вершины вниз по склону горы (персональное сообщение Е.В. Гуськовой).

Восходящие потоки воздуха могут поднимать летающих насекомых из лесного пояса Уральских гор в горно-тундровый (Михайлов, 2008).

Имаго радужниц, например, *Donacia brevitarsis, D. versicolorea* иногда попадаются на временных водоемах (Власов, 2013), в которых не могут развиваться их личинки.

Я часто наблюдал, как жуки *D. clavipes* и *D. crassipes* перемещаются по воде от одного растения к другому, широко расставив ноги, раскрыв надкрылья и работая крыльями. Так же, по наблюдениям Г.В. Олсуфьева (Olsoufieff, 1903), ведет себя *D. fennica*; а по данным Т. Кауфмана (Kaufmann, 1970) – другой водный листоед, *Galerucella nymphaeae* (подсемейство Galerucinae). Жуки *D. malinovskyi* крыльями почти никогда не пользуются (Олсуфьев, 1913).

Взрослые радужницы из рода *Macroplea* почти всю жизнь проводят под водой, хотя, как пишет В. Хелен (Hellén, 1937), жуков *M. appendiculata* находили в значительных количествах ползающими на низменных берегах Финского залива. Х. Гёкке (Goeche, 1935) сообщает о редкой находке: жук *Macroplea* сидел при солнечной погоде на прошлогоднем стебле тростника южного (*Phragmites australis*) над водой. Некоторые из взрослых особей *Macroplea japana* (типовые экземпляры *M. skomorokhovi*) были также найдены в Приморском крае на листьях рдеста (*Potamogeton*) над водой (Медведев, 2006).

Жуки *Macroplea* не могут плавать. Эти насекомые ползают по дну и подводным частям растений и встречаются на глубине до 7 м (Lays, 1997). Они имеют очень длинные тонкие лапки с сильно удлиненным четвертым члеником (Рис. 1: 3, 4; 3: 4), позволяющие хорошо цепляться за растения. В строении лапок *Macroplea* заметно конвергентное сходство с другими водными жуками: влаголюбами (Hydrochidae), сперхеидами (Spercheidae), водобродками (Hydraenidae), прицепышами (Dryopidae), речниками (Elmidae) и долгоносиками (Curculionidae: *Bagous, Phytobius leucogaster, Eubrychius velatus*), приспособившимися к ползанию по подводным частям растений. По данным Ф.Броше (Brocher, 1911), жуки *Macroplea* поднимаются к поверхности и кладут усики на воду или собирают усиками пузырьки кислорода, выделяющиеся в процессе фотосинтеза на подводных частях растений. Волоски, которыми покрыты усики, удерживают воздух и подводят его к нижней стороне тела, где запас воздуха распределяется в виде поясов: перед передними тазиками, между передними и средними тазиками, вдоль внутреннего края эпиплевр и под надкрыльями. Стигмы открываются в этот воздушный резервуар. Между запасом воздуха на теле и водой осуществляется диффузия кислорода и углекислого газа, которая повышает эффективность дыхания в 13 раз (Шванвич, 1949). Подводному дыханию имаго *Macroplea appendiculata* и *M. mutica* посвящена

экспериментальная работа Г. Кёльша и А. Краузе (Kölsch, Krause, 2011). Эти исследователи измерили потребление жуками растворенного в воде кислорода в отстутствие водных растений: оно оказалось довольно низким. В результате был сделан вывод о низком уровне обмена веществ у этих жуков и, вследствие этого, о неспособности их к полёту. Однако авторы не учли, что имаго *Macroplea* способны собирать пузырьки кислорода, выделяющиеся из водных растений в процессе фотосинтеза (Brocher, 1911).

Есть мнение, что жуки из рода *Macroplea* не способны к полету, в частности, из-за редуцированного жилкования крыльев (Mann, Crowson, 1983; Mende et al., 2010) или даже отсутствия крыльев и крыловых мышц (Ścibior et al., 2012). Однако этому утверждению противоречат результаты изучения крыльев и наблюдения жуков в природе. Жилкование крыльев у *Macroplea appendiculata* и *M. mutica* развито в той же мере, как у одного из самых хорошо летающих видов, *Donacia crassipes* (Рис. 42: 4–6), о чем писал уже П.Жоливе (Jolivet, 1954, цит. по: Warchałowski, 1985). К.В. Макаров любезно сообщил мне о поимке жука *Macroplea mutica* 6.6.1989 г. в пустыне Каракумы (г. Репетек, Туркменистан) ночью в световую ловушку с ультрафиолетовой лампой. Вместе с этой радужницей были пойманы другие водные жуки и клопы-гребляки (Hemiptera: Corixidae). До ближайшего водоема, пригодного для обитания этих насекомых, реки Амударья, было более 60 км, а ближе были только соленые лужи, лишенные растительности. Очевидно, все эти водные насекомые прилетели на свет из Амударьи. В Китае три экземпляра *Macroplea japana* были пойманы в световую ловушку (Lou et al., 2011). По Й. Чжан с соавт. (Zhang et al., 2010), жуки *M. huaxiensis* (ошибочно определены как *M. japana*), будучи потревожены, выползали из воды и улетали.

Американские виды рода *Neohaemonia,* таксономически близкого к *Macroplea*, ведут на стадии имаго подводный образ жизни и тоже способны к полету: жук *N. nigricornis* был пойман в полете над водой (Askevold, 1988).

Защитное поведение. Избегание опасности жуками-радужницами трех видов: *Donacia crassipes, D. dentata* и *D. marginata* было предметом специального исследования С.И. Павлова (1984) на водоемах Самарской области. Поведение жуков изучалось в естественных условиях при приближении хищников и в полевых экспериментах, имитирующих хищников. Защитная реакция жуков различалась в зависимости от скорости нарастания беспокоящего стимула (быстрый, медленный) и направления его действия: из воздушной среды или из-под воды. При плохой погоде (температура ниже +15–17°C, ветре более 3–5 м/с, дожде) защитное поведение жуков сводится к затаиванию

на стебле или листе растения или падению с него. При благоприятных погодных условиях (температура +22–28°С, солнечная погода, ветер до 1,5 м/с), поведение жуков более разнообразно. При быстро действующем стимуле сверху или сбоку жуки *D. dentata* и *D. marginata* обычно падают с растения, а *D. crassipes* – затаиваются на листе. При медленно действующем стимуле сверху или сбоку жуки *D. crassipes* и *D. dentata* чаще пытаются улететь, реже – убежать по поверхности воды (*D. dentata*) или заползти на нижнюю сторону плавающего листа, а жуки *D. marginata* обычно падают с растения или пытаются улететь. Если опасность приближается быстро по поверхности или из-под воды, жуки *D. crassipes* и *D. dentata* обычно затаиваются, а если приближается медленно, отбегают от края плавающего листа (*D. crassipes*) или поднимаются вверх по листу (*D. dentata, D. marginata*) или все три вида – взлетают.

Лёт на свет. Взрослые особи многих видов радужниц хорошо летают. Но при этом они остаются почти исключительно дневными насекомыми. Мне известны только несколько случаев, когда эти жуки прилетали ночью на свет. Они перечислены ниже.

Donacia australasiae в Австралии, Северная Территория – один экземпляр пойман на свет в июне 1972 г. (Reid, 1993).

Donacia cinerea в Туркменистане, Каракумы, 5 км восточнее пос. Халач, близ Керки – один экземпляр пойман на свет в апреле 1984 г. (моя коллекция).

Donacia hypoleuca в США, шт. Оклахома – один экземпляр пойман на свет ультрафиолетовой лампы в июне 2001 г. (BugGuide, 2014. http://bugguide.net/node/view/771373). Летит на свет в шт. Алабама (Alabama Agricultural Experiment Station, 1972, Bulletin 441, http://www.aaes.auburn.edu/comm/pubs/bulletins/beetles/donaciinae.php)

Donacia marginata в Азербайджане – один экземпляр пойман на свет электрической дуги в июле 1901 года (колл. ЗИН).

Donacia vulgaris в Липецкой обл., в заповеднике «Галичья гора» – один экземпляр пойман на свет ртутно-кварцевой лампы в июле 1998 г. на расстоянии 572 м от ближайшего водоема (р. Дон). В этом месте светоловушка работает с 1995 г. по настоящее время, собрано более 50 тысяч экземпляров 675 видов жуков из 69 семейств (Цуриков, 2009 и персональное сообщение М.Н. Цурикова). На Украине (Украинский степной природный заповедник и Донецкая обл.) – два экземпляра пойманы на свет в июле 2002 г. (Сергеев, 2011).

Donacia rugosa в США, шт. Флорида – один экземпляр пойман на свет в мае 2012 г. (BugGuide. 2014. Identification, Images, & Information For Insects, Spiders & Their Kin For the United States & Canada http://bugguide.net/node/view/638970/bgimage)

Macroplea japana в Китае – три экземпляра пойманы в световые ловушки в двух местонахождениях в августе 1958 г. и мае–июне 2000 г. (Lou et al., 2011).

Macroplea mutica в Туркменистане, Каракумы, г. Репетек – один экземпляр пойман на свет ультрафиолетовой лампы в июне 1989 г. (колл. МПГУ).

Neohaemonia melsheimeri в США, шт. Колумбия – один экземпляр пойман на свет в августе 1926 г. (Askevold, 1988).

Neohaemonia nigricornis в США, шт. Миннесота – один экземпляр пойман на свет в июле 1970 г. (Askevold, 1988).

Е.В. Гуськова любезно сообщила мне о своем сборе на свет нескольких видов радужниц в Монголии (Монгольский Алтай: Джунгарское Гоби). Очевидно, в пустынях (Каракумы, Джунгарское Гоби) крайне неблагоприятные условия в дневное время заставляют этих насекомых переходить к ночной активности.

Я сам ловил насекомых ночью на свет дуговой ртутной лампы (ДРЛ-250 и ДРЛ-400) на берегу озера Глубокое (Московская обл.) в 1993–1998 гг. Этим способом было собрано много водных насекомых, в том числе 48 видов ручейников (Trichoptera) (Беньковский, Орлова-Беньковская, 1997; Орлова-Беньковская, 2009), а также поденки (Ephemeroptera), жуки-плавунцы (Dytiscidae), жуки-пилоусы (Heteroceridae), жуки-водолюбы (Hydrophilidae s.str.). Но не было поймано ни одной радужницы, хотя на Глубоком озере и в его окрестностях обитают 14 видов.

Продолжительность жизни имаго и период лёта. Срок жизни жуков радужниц в природных условиях не установлен. В.Б. Шавров (1962) предполагал, что она составляет 15–20 дней. Общая продолжительность периода лёта зависит от фенологии кормового растения. По наблюдениям Г.В. Олсуфьева (1913), в Пензе и Батурине, первые экземпляры имаго *Donacia malinovskyi* появляются одновременно с появлением на воде первых листьев кормового растения – манника (*Glyceria maxima*) в конце марта и встречаются почти до конца июня. Как только у манника начинают отмирать первые, лежащие на воде листья, и растение начинает выпускать вертикальный побег, жуки исчезают. По данным В.Б. Шаврова (1962), в окрестностях Комсомольска-на-Амуре лёт жуков *Donacia ochroleuca, D. splendens, Plateumaris sericea sibirica* и *P. weisei*

продолжается не более 15–18 дней, вероятно, совпадая со сроком их жизни. Я могу предположить, что такой короткий период их активности связан с тем, что жуки питаются исключительно пыльцой. Есть данные (см. раздел «Каталог кормовых растений радужниц»), что *D. splendens, P. sericea, P. weisei* питаются цветками. По моим наблюдениям в Московской области, короткий период лёта у жуков, питающихся пыльцой: от 20 дней у *D. brevitarsis* до полутора месяцев у *D. thalassina* – он совпадает с периодом цветения кормового растения. С другой стороны, жуки, питающиеся листьями, как, например, *D. aquatica, D. bicolora, D. cinerea, D. vulgaris* могут быть встречены в Московской области с начала мая до конца июля, то есть в течение почти трех месяцев.

Расселение

Расселение летающих жуков. – Перенос яиц водоплавающими птицами.

Х. Бартон (Burton, 2005) с помощью мечения и повторного отлова жуков (пятна эмалевых красок, нанесенные в определенном порядке на переднеспинку и надкрылья) исследовала в течение трех лет расселение жуков *Donacia bicolora* и *D. simplex* по долине реки в Великобритании. Большинство жуков оставались в пределах своих микропопуляций (территориально ограниченных зарослей кормового растения *Sparganium erectum*), перелетая меньше, чем на 50 м. Меньшая их часть перелетала из одной микропопуляции в другую, пересекая участки, где не было кормового растения. Жуки *D. bicolora* разлетались более чем на 300 м.

Летающие жуки *Donacia aquatica*, *D. bicolora, D. dentata, D. semicuprea, Plateumaris rustica* в период расселения встречаются в различных биотопах, иногда на расстоянии в несколько сотен метров от водоема (Дедюхин, 2009; Цуриков, 2009; персональное сообщение М.Н. Цурикова; мои наблюдения).

Говоря о расселении *Macroplea mutica* по крупным водоемам, М. Менде с соавт. (Mende et al., 2010) указывают на возможность переноса по воде коконов с жуками, прикрепленных к оторванным частям водных растений. Такой перенос может иметь место, особенно, на небольшое расстояние. Эти же авторы (Mende et al., 2010) предполагают, что заселение замкнутых водоемов радужницей *M. mutica* происходит благодаря водоплавающим птицам: яйца и коконы заглатываются птицами и в неповрежденном виде выходят во внешнюю среду. С последним предположением трудно согласиться, так как коконы, хотя и образованы химически стойким материалом, но довольно хрупкие, и в желудке птицы они обязательно будут смяты и раздавлены. Более правдоподобным

представляется мнение П. Жоливе и Т. Хаукесвуда (Jolivet, Hawkeswood, 1995): жуки *Macroplea* выходят из воды и перелетают из водоема в водоем.

С другой стороны, совсем недавно была экспериментально доказана возможность переноса яиц радужниц водоплавающими птицами, которые проглатывают их вместе с растениями. Я. Лаукс и Г. Кёльш (Laux, Kölsch, 2014) в лабораторном эксперименте установили, что около 1% яиц *Macroplea mutica*, проглоченных кряквой (*Anas platyrhynchos*), проходят неповрежденными через пищеварительную систему птицы и оказываются в фекалиях через 2–8 часов после поедания рдеста (*Potamogeton*) с кладками яиц радужницы, а из 20% яиц, вышедших во внешнюю среду, вылупляются личинки.

Образ жизни личинок

Рекордные глубины обитания личинок. – Личинки в пазухах листьев. – Передвижение в грунте. - Назначение брюшных крючков. – Брюшные крючки и линьки.

Я наблюдал в аквариуме вылупление у *Donacia clavipes, D. crassipes* и *D. dentata.* Вылупляющиеся из яиц личинки падают на дно водоема и углубляются в грунт, пока не достигнут корней (корневищ) кормового растения. Очень мало сведений о предельных глубинах, на которых обитают личинки радужниц. Личинки *Macroplea appendiculata* встречаются на глубине до 2,5–3 метров (Hellen, 1937). И. Тюркгюлю с соавт. (Türkgülü et al., 2011) находил личинок *M. mutica* на глубине более 5 метров.

Донный грунт и ил практически лишены кислорода, и личинки радужниц могут длительное время жить и передвигаться в илу, не потребляя кислород (Houlihan, 1969). Личинки *Donacia bicolora, D. impressa, D. marginata, D. simplex* и *D. vulgaris* могут надолго задерживаться в местах яйцекладки – под водой в пазухах листьев своих кормовых растений. Личинки *D. dentata,* вылупляющиеся из кладок яиц между плавающими листьями стрелолиста *Sagittaria sagittifolia*, также иногда заползают в пазухи листовых черешков. Личинки *D. tomentosa* обитают в пазухах листьев сусака *Butomus umbellatus* под водой и намного реже встречаются в грунте на корнях. Осенью личинки этого вида, очевидно, уползают из листовых пазух в грунт, так как листья сусака отмирают, а новые стебли и листья весной вырастают из корневищ.

Информация о нахождении личинки *Donacia cinerea* внутри стебля рогоза узколистного (*Typha angustifolia*), где она разъедала ткани стебля (Михайлова, 1940), может быть следствием ошибки определения или очень редкого варианта поведения, нетипичного для радужниц. То же можно сказать и о сообщении А. Вархаловского (Warchałowski, 1971, со ссылкой на неопубликованные данные М. Венгржецкого

(Węgrzecki)), что личинки *Plateumaris sericea* развиваются внутри стеблей ириса *Iris pseudacorus*.

Тело личинок радужниц светлоокрашенное, как у многих других личинок, ведущих скрытный образ жизни. Глазки представляют собой простые пигментные пятна без выпуклой роговицы, что также связано с обитанием в толще грунта. По моим наблюдениям, личинкам радужниц свойствен отрицательный фототаксис: оказавшись в аквариуме на свету, они стремятся уползти в более темное место.

Передвижению в толще грунта, вероятно, способствуют многочисленные мелкие щетинки (хеты), густо покрывающие тело и наклоненные назад. Во время движения личинки по телу проходит волна. Правая и левая ноги одной пары двигаются одновременно, а пары ног – по очереди. Когда личинка ползет, брюшные крючки, находящиеся на брюшной стороне тела и направленные вперед, плотно прижимаются к девятому и десятому сегментам брюшка и не мешают передвижению. Величина крючков и двух последних сегментов брюшка взаимосвязаны. Самые длинные крючки и самые крупные последние сегменты брюшка у *D. crassipes*. Внешне и по способу передвижения личинки радужниц напоминают личинок слепней (Diptera: Tabanidae), которые обитают в сходных условиях и часто попадаются в тех же местообитаниях.

Часто можно встретить личинок радужниц с брюшными крючками, воткнутыми в корень или корневище кормового растения. При внимательном осмотре этих частей растения можно обнаружить пары точек – следы от воткнутых крючков. Анатомия и назначение брюшных крючков у личинок радужниц были предметом целого ряда исследований и дискуссий, и, наконец, был сделан вывод, что эти крючки – видоизмененные дыхальца восьмого сегмента брюшка. С их помощью личинка протыкает ткани растения и дышит кислородом, который получает из воздухоносных межклетников (ссылки на литературу приведены в Главе 1). Есть мнение, что через дыхальца 8-го сегмента брюшка, снабженные крючками, происходит «вдох», а остальные простые дыхальца брюшных и грудных сегментов служат для «выдыхания» отработанного воздуха (Böving, 1910; Шавров, 1962; Крыжановский, Мамаев, 1969). Есть и другая точка зрения: в газообмене участвуют только брюшные крючки, а дыхальца 1–7-го сегментов брюшка, как и грудные дыхальца, не функционируют (Leschen, Konstantinov, 2014). Похожим образом дышат личинки жуков-нырялок *Noterus* (Noteridae) (Holmen, 1987; Dettner, 2005). В отличие от личинок плавунцов (Dytiscidae), они не поднимаются для дыхания к поверхности воды, а получают кислород из воздухоносных межклетников водных растений, протыкая их заостренным концом восьмого сегмента брюшка. Как и радужницы,

эти личинки строят для окукливания кокон, прикрепленный к корням *Iris, Juncus* или *Sparganium* и заполненный воздухом из воздухоносных межклетников корней.

Одновременно с ростом личинок радужниц, у них растут (во время линек) брюшные крючки. У личинок младших возрастов разных видов брюшные крючки, в среднем, в 9 раз короче тела. У *Donacia crassipes* крючки растут примерно пропорционально росту тела; у личинок последнего возраста, в среднем, они в 7 раз короче тела (Рис. 53). У ряда других видов (*Donacia aquatica, D. brevitarsis, D. clavipes, D. dentata, D. thalassina, Macroplea appendiculata*) наблюдается отрицательная аллометрия: у личинок последнего возраста крючки, в среднем, в 13 раз короче тела (Рис. 53). Такое различие может быть связано с тем, что личинки младших возрастов дышат, протыкая своими крючками тонкие корни, в то время как взрослые личинки осваивают для питания и дыхания более толстые корни и корневища. Корневища кувшинковых (на которых из наших видов радужниц развивается только *D. crassipes*), вероятно, отличаются более глубоким залеганием воздухоносных межклетников.

С другой стороны, К. Гофман (Hoffman, 1940c) экспериментально доказал способность личинок *Donacia cincticornis, D. proxima* и *D. subtilis* дышать растворенным в воде кислородом, причем брюшные крючки не участвуют в этом процессе. Два первых названных вида развиваются на кувшинковых (Nymphaeaceae) (Hoffman, 1940b).

Перед каждой очередной линькой под кутикулярным покровом личинки закладываются брюшные крючки, соответствующие следующему личиночному возрасту. Эти крючки видны через полупрозрачные покровы на заднем конце тела с брюшной стороны. Й. Чжан с соавт. (Zhang et al., 2010), наблюдавшие линьку личинок *Macroplea huaxiensis* (вид ошибочно определен как *M. japana*) в лабораторных условиях, пишут, что после линек личинок 1-го и 2-го возрастов сброшенная линочная шкурка остается прикрепленной к корню кормового растения воткнутыми в него брюшными крючками.

Образование кокона и окукливание

Места и способы прикрепления кокона. – Процесс постройки кокона. – Жуки в коконах.

Закончившие развитие личинки радужниц образуют для окукливания кокон, прикрепленный обычно к корню или корневищу кормового растения. *Donacia tomentosa* всегда прикрепляет коконы к внутренней стороне листа сусака *Butomus umbellatus* под водой, на что указывал еще Х. Гёкке (Goecke, 1935). Б. Клаусницер (Klausnitzer, 1984) писал, что личинки из рода *Macroplea*, в отличие от *Donacia*, выгрызают в кормовом растении овальное отверстие, которое позже закрывают и в котором окукливаются. В

Германии, фауне которой посвящена книга Клауснитцера, обитают два вида: *M. appendiculata, M. mutica*. Я не наблюдал такого варианта прикрепления кокона. Коконы *Macroplea* были прикреплены к кормовым растениям так же, как у *Donacia, Plateumaris, Neohaemonia.* Корень растения в месте прикрепления кокона *M. mutica* иногда имеет неглубокое продольное углубление, выгрызенное личинкой перед окукливанием, так что кокон оказывается немного погруженным в корень.

Процесс образования кокона детально описал А.Г. Бёвинг (Böving, 1910). Личинка сначала выделяет липкую жидкость из многочисленных мелких желез по всему телу. Эта жидкость покрывает всю личинку и часть корня, на котором она сидит. Образуется эластичный кокон, который раздувается воздухом из воздухоносных полостей корня, которые личинка протыкает своими брюшными крючками. Затем личинка выделяет изо рта лакоподобное вещество, которым обмазывает стенки кокона изнутри, двигая головой вперед-назад. Бёвинг предполагал, что это вещество для постройки кокона личинка берет из четырех «слюнных желез», то есть выростов средней кишки, заполненных симбионтами. Х.-Й. Штаммер (Stammer, 1935), однако, высказывает другое мнение: симбионты не заняты при постройке кокона.

Готовый кокон образован только лакоподобным веществом, который личинка выделяет изо рта, а эластичная первичная стенка не сохраняется (Kleinschmidt, Kölsch, 2011). В это время личинка вытаскивает из растения свои брюшные крючки. После этого личинка выделяет из анального отверстия экскременты и укрепляет ими дно кокона в месте прикрепления к растению. Наконец, личинка прогрызает в дне кокона одно или два отверстия, сообщающиеся с воздухоносными полостями растения, через которые будет осуществляться газообмен во время дальнейшего развития.

Перед окукливанием личинка принимает цилиндрическую форму, превращается в так называемую «предкуколку»: втягивает в грудной отдел тела голову и частично переднегрудь, подворачивает голову на брюшную сторону тела.

Закончившие превращение жуки многих видов проводят в коконе до девяти месяцев перед вылетом. Там они пребывают в диапаузе при очень низком парциальном давлении кислорода и существуют, возможно, частично за счет анаэробного метаболизма (Houlihan, 1970).

Оболочка кокона непроницаема для воды и других жидкостей. В.Б. Шавров (1962) описывает наблюдения, когда куколки радужниц в коконах, помещенные в формалин, оставались живыми 40–50 дней, и из них появлялись жуки (очевидно, при условии, что формалин не проник в кокон через дыхательное отверстие).

Существование популяций радужниц в течение длительного времени

Радужницы и их кормовые растения в Глубоком озере: 100 лет назад и в настоящее время.

Насколько стабильны во времени популяции радужниц? Регулярные наблюдения за флорой водных растений в Глубоком озере (Московская обл., Рузский р-н) на протяжении 100 лет (Решетникова, Купцов, 2002), сведения по видовому составу радужниц (Золотарев, 1905; Золотарев и др., 1907; Плавильщиков, 1913), коллекционные экземпляры жуков (ЗММУ) и мои сборы позволяют проследить судьбу популяций радужниц за это время (Таблица 6). Суммарная площадь зарослей всех водных растений (в том числе видов, не пригодных для питания радужниц) в Глубоком озере приблизительно оценивается в 16 га. Данные по видовому составу радужниц и их кормовым растениям на Глубоком озере за 1991-1998 гг. основаны на собственных сборах и наблюдениях. Для видов, чьи кормовые растения в озере отсутствуют, использованы сведения по кормовым растениям в других местонахождениях.

В начале XX в. на Глубоком озере было найдено 12 видов радужниц, а в конце века – 12 непосредственно в озере и еще два – в ближайших окрестностях. Девять видов радужниц встречались здесь 100 лет назад и обитают в настоящее время. Кормовые растения этих видов стабильно произрастали в озере весь XX век (Решетникова, Купцов, 2002). Исключение составляет только уруть (*Myriophyllum spicatum*), одно из кормовых растений радужницы *Donacia sparganii*. Это растение подвержено в Глубоком озере резким колебаниям численности, в 1940–1980-х гг. вообще не было найдено (Решетникова, Купцов, 2002), а в мелких окрестных водоемах отсутствует (Решетникова, 1997). Можно предположить, что в это время популяция *D. sparganii* существовала за счет своего второго кормового растения – ежеголовника (*Sparganium angustifolium*).

Два вида радужниц, *Donacia brevitarsis* и *D. simplex,* были отмечены 100 лет назад, а в моих сборах из озера отсутствуют. Однако указанные выше литературные источники по фауне жуков, как и коллекционные этикетки музейных экземпляров не отвечают на вопрос: были собраны эти насекомые непосредственно на озере или в его окрестностях? Кормовые растения радужниц *Donacia brevitarsis* и *D. simplex* это *Carex vesicaria* и *Sparganium erectum*, соответственно. В самом озере в XX веке эти растения отсутствовали (Решетникова, Купцов, 2002). *Carex vesicaria* и *Sparganium erectum* как сто лет назад (Решетникова, 1997), так и в настоящее время произрастает только на канавах и болотах в ближайших окрестностях озера. В этих местообитаниях на них развиваются *Donacia*

brevitarsis и *D. simplex*. То же можно сказать о *Donacia bicolora.* Один экземпляр был пойман мною на озере, а в списках и коллекциях столетней давности этого вида нет. Его кормовое растение, *Sparganium erectum,* произрастает в окрестностях озера, и там на нем мною найдена *D. bicolora.* Появление имаго этой радужницы на самом озере надо считать случайным.

Один из самых обычных видов радужниц в Глубоком озере в наше время это *Donacia dentata*. В старых сборах и публикациях его нет, хотя его кормовое растение – *Sagittaria sagittifolia* произрастало в озере в течение всего последнего столетия. Нестабильность существования в Глубоком озере радужницы *D. dentata* может быть связана с биологией его кормового растения. Из всех наших радужниц *D. dentata* – единственная, развивающаяся на вегетативном однолетнике, зимующем в виде клубней (Решетникова, Купцов, 2002), в том время как личинки радужницы нуждаются в кормовом растении в течение двух лет.

Macroplea appendiculata – единственная из радужниц Глубокого озера, ведущая на всех стадиях развития скрытный подводный образ жизни. Ее отсутствие в сборах и списках начала XX в (как и общая малочисленность вида в музейных коллекциях) может быть связано с трудностью обнаружения. Подходящие для его развития кормовые растения (Табл. 6) в озере всегда имелись (Решетникова, Купцов, 2002).

Наконец, в начале XX в на озере (или в его окрестностях?) были найдены *D. semicuprea* и *D. impressa*. В моих сборах этих видов нет, а их кормовые растения, *Glyceria maxima* и *Scirpus lacustris*, соответственно, в озере и его окрестностях отсутствуют с конца XIX века до наших дней (Решетникова, 1997; Решетникова, Купцов, 2002). Ближайшие известные мне современные местонахождения этих радужниц – Москва-река на расстоянии около 15 км от озера, где и произрастают их кормовые растения. Таким образом, находки этих двух видов на Глубоком озере случайны.

Радужницы сильно страдают от загрязнения окружающей среды (Burton, 2005). В то же время, даже в таком небольшом водоеме, как Глубокое озеро, одном из наиболее экологически чистых водоемов Московской области (Шапоренко, Шилькрот, 2005), популяции радужниц могут существовать длительное время.

Сокращение ареалов радужниц

Сокращение числа видов радужниц в Западной Европе. – Богатство локальных фаун радужниц европейской части России. - Радужницы в "Красных книгах". - Причины исчезновения радужниц.

В Западной Европе наблюдается уменьшение числа видов радужниц. *Macroplea pubipennis* включена в список охраняемых видов Европейского Экономического Сообщества (Council directive 92/43/EEC, 1992). В Великобритании из 21 вида радужниц шесть, а именно *Donacia bicolora, D. crassipes, D. dentata, D. sparganii, Macroplea appendiculata* за четыре последних десятилетия оказались на грани вымирания, число их местонахождений сократилось более чем на 60% (Menzies, Cox, 1996; Burton, 2005). В Бельгии 18 из 25 видов радужниц находятся под угрозой вымирания. Это *Donacia aquatica, D. bicolora, D. cinerea, D. crassipes, D. dentata, D. impressa, D. marginata, D. obscura, D. reticulata, D. semicuprea, D. simplex, D. thalassina, D. tomentosa, D. versicolorea, D. vulgaris, Macroplea appendiculata, Plateumaris braccata* и *P. rustica.* А такие виды, как *Donacia antiqua, D. brevicornis, D. sparganii* и *Macroplea mutica* не встречаются после 1950 г. (Lays, 1997). В федеральной земле Зальцбург (Австрия) всего зарегистрировано 15 видов радужниц; из них после 1945 года не найдены: *Donacia bicolora, D. clavipes, D. impressa, D. marginata, D. obscura, D. simplex, D. thalassina, D. versicolorea* (Geiser, 2001). В Люксембурге из 19 видов, отмеченных до 1950 года, за последние шесть десятилетий найдено только три (Petitpierre, 2000). Х. Гёкке (Goecke, 1935) в долине Нижнего Рейна (Германия) встречал 20 видов радужниц, в том числе 18 в окрестностях г. Крикенбек; а после 1945 года во всём Рейнско-Рурском регионе (Земля Северный Рейн-Вестфалия), куда входит территория, обследованная Гёкке, по данным GBIF (2014), не найдены 14 из них: *Donacia aquatica, D. bicolora, D. brevicornis, D. cinerea, D. crassipes, D. dentata, D. impressa, D. marginata, D. sparganii, D. thalassina, D. tomentosa, D. versicolorea, Macroplea appendiculata, Plateumaris rustica.* Сообщается также о сокращении числа видов радужниц во Франции (Bordy, et al., 2012) и на Пиренейском полуострове (Petitpierre, 2000). По персональному сообщению Э. Петитпьера (E. Petitpierre), в Испании под угрозой исчезновения оказался эндемичный вид *D. galaica*, стали редкими из-за осушения и загрязнения водоемов, уничтожения водной растительности *D. cinerea, D. polita, D. thalassina, P. sericea*. В Румынии стали редкими виды рода *Plateumaris* (Ilie, Ilie, 2003–2004). В Латвии зарегистрировано всего 26 видов, из которых в 1990-е и 2000-е годы не найдены восемь: *Donacia brevitarsis, D. fennica, D. sparganii, D. versicolorea, Macroplea*

appendiculata, M. mutica, Plateumaris braccata, P. rustica (Bukejs, 2010). В Израиле осушение и антропогенное загрязнение водоемов привели к вымиранию *D. bicolora* и *D. marginata* и почти полному исчезновению их кормового растения *Sparganium erectum* (Furth, 1993).

Среди регионов России вызывает беспокойство ситуация в Калининградской области: из 25 видов радужниц после 1945 года не найдены 13: *Donacia antiqua, D. bicolora, D. brevicornis, D. malinovskyi, D. marginata, D. obscura, D. thalassina, D. tomentosa, D. versicolorea, D. vulgaris, Macroplea appendiculata, M. mutica, Plateumaris consimilis* (Alekseev, 2003; Alekseev, Bukejs, 2014). В других частях европейской России положение более благополучное. Так, в Московской области из 23-х отмеченных когда-либо видов 22 присутствуют в настоящее время (собственные данные); в Ленинградской области из 28-и – 23 (Романцов, 2007); в Карелии из 25-и – 20 (собственные данные), в Ярославской области из 24-х – 23 (Власов, Русинов, 2013); в Воронежской области из 17-и – 13 (Прокин и др., 2007). К регионам с богатой фауной радужниц относятся: Республика Коми (24 вида, Долгин, Беньковский, 2011), Ю. Урал (24 вида, Гуськова, 2002), Ульяновская обл. (23 вида, Исаев и др., 2004), Карелия (22 вида, Герд, 1965), Чувашия (18 видов, Исаев и др., 2004), Татарстан (19 видов, Исаев и др., 2004), Оренбургская обл. (16 видов, Немков, 2011), Саратовская обл. (15 видов, Сажнев, 2007, Беньковский, Орлова-Беньковская, 2013), а также республика Беларусь (28 видов, Лопатин, Нестерова, 2005). Достаточно велико у нас видовое разнообразие локальных фаун и даже отдельных местонахождений. Так, на Глубоком озере и в его окрестностях (Московская область, Рузский р-н) в настоящее время обитают 14 видов (мои данные); в пруду Водокачки с окрестностями (Московская область, г. Зеленоград) – 12 видов (мои данные); в заповеднике «Орловское полесье» (Орловская обл.) – 10 видов (мои данные); на биостанции "Сива" в пойме р. Кама близ устья р. Сива (Удмуртия) – 9 видов (Дедюхин, 2009), в Себежском национальном парке (Псковская область) – 9 видов (Беньковский, Орлова-Беньковская, 2011).

Во все «Красные книги» регионов России включено только пять видов радужниц: *Donacia simplex* для Карелии, *D. fennica* для Карелии, Ленинградской и Воронежской областей, *D. versicolorea, Macroplea appendiculata* и *Plateumaris discolor* для Воронежской области (Присяжнюк и др., 2008; Прокин, 2008). Однако бедственная ситуация с радужницами в Западной Европе заставляет нас обратить пристальное внимание на возможные изменения в фауне европейской части России и принимать меры к охране местообитаний пресноводных насекомых.

Большую часть жизненного цикла радужницы проводят на стадии личинки. В жировой ткани личинок радужниц накапливаются загрязняющие вещества, например полихлорированные бифенилы (Chadd, Extence, 2004; Burton, 2005). К другим причинам вымирания радужниц относят исчезновение местообитаний: осушение болот и мелиорацию для использования в сельском хозяйстве, деградацию прибрежных зарослей, в том числе, выжигание тростников в зимне-весеннее время, вытеснение местных растений адвентивными видами, а также потепление климата (Ilie, Ilie, 2003–2004; Burton, 2005; Bordy, et al., 2012). В то же время личинки радужниц, получающие кислород из воздухоносных межклетников растений, по-видимому, менее чувствительны к снижению содержания кислорода в воде (из-за бытовых и промышленных стоков, удобрений, смываемых с полей), чем личинки, дышащие растворенным в воде кислородом, например, жуков-вертячек (Gyrinidae) (Мороз, Лопатин, 1980).

В Великобритании рассматривается проект создания специальных водоемов (Foster, 2014), приспособленных для обитания наиболее уязвимого вида – *Donacia aquatica*. Наряду с этим, по непонятным причинам, на Британских островах наблюдается сильное расширение территории, занятой радужницами *Plateumaris discolor* и *P. sericea* (Menzies, Cox, 1996).

ГЛАВА 11. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАДУЖНИЦ И РАСТЕНИЙ-ХОЗЯЕВ

Здесь растения рассматриваются как источник пищи и место постройки кокона. См. также раздел «Яйцекладка и яйца» в Главе 12.

Кормовые связи

Названия радужниц как отражение знаний о кормовых растениях. – Литературные данные. – Кормовые растения радужниц из рода Macroplea. – Интенсивность питания жуков. – Непитающиеся имаго из рода Plateumaris.

Приуроченность жуков-радужниц к определенным родам растений–хозяев известна давно и даже нашла отражение в названиях некоторых видов, например, *Donacia sparganii* от родового названия растения *Sparganium* (ежеголовник); *D. typhae* (= *vulgaris*) от родового названия растения *Typha* (рогоз); *Macroplea ruppiae* (= *mutica*) от родового названия растения *Ruppia* (руппия); *M. zosterae* (= *mutica*) от родового названия растения *Zostera* (зостера).

До начала XX века кормовыми считали любые растения, на которых находили жуков. Поэтому, наряду с достоверными сведениями в научной литературе накапливались и явные ошибки, которые без проверки цитировались долгое время.

Некоторые названия радужниц также были образованы от названий ошибочных кормовых растений, например: *Donacia sagittariae* (= *bicolora*) от родового названия растения *Sagittaria* (стрелолист); *D. hydrocharis, D. hydrochaeridis* (= *cinerea*) от родового названия растения *Hydrocharis* (водокрас); *D. menyanthis* (= *clavipes*) от родового названия растения *Menyanthis* (вахта); *D. phellandrii* (= *dentata*) от родового названия растения *Phellandrium* (фелландриум); *D. arundinis* (= *malinovskyi*) от родового названия растения *Arundo* (арундо); *D. lemnae* (= *marginata*) от родового названия растения *Lemna* (ряска); *D. iris* (= *semicuprea*) от родового названия растения *Iris* (ирис); *Macroplea equiseti* (= *appendiculata*) от родового названия растения *Equisetum* (хвощ); *Plateumaris comari* (= *discolor*) от родового названия растения *Comarum* (сабельник); *P. festucae* (= *sericea*) от родового названия растения *Festuca* (овсяница); *P. nymphaeae* (= *sericea*) от родового названия растения *Nymphaea* (кувшинка). Все эти названия, пригодные с точки зрения зоологической номенклатуры, обязаны своим появлением высокой подвижности жуков, которые хорошо летают и часто садятся на растения, не служащие им кормом, и на которых не развиваются их личинки.

Й.Х. Кальтенбах (Kaltenbach, 1874) в своем классическом труде «Враги растений из класса насекомых» («Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten») изложил результаты

наблюдений по питанию 22 видов европейских радужниц. А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) впервые описал погрызы листьев кормовых растений жуками девяти европейских видов радужниц. Еще один достоверный источник знаний о кормовых растениях – нахождение личинок. Они малоподвижны, подолгу остаются на одном месте и обычно не покидают своего кормового растения. А.Д. МакЖилливрэй (MacGillivray, 1903) и А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) изучили кормовую специализацию личинок нескольких североамериканских и европейских видов. Х. Гёкке (Goecke, 1935) указал кормовые растения европейских радужниц, преимущественно, для имаго, опубликовал фотографии и описания погрызов листьев. К. Гофман (Hoffman, 1940b) подробно исследовал кормовую специализацию имаго и личинок 11 североамериканских видов. Х. Гёкке (Goecke, 1934) процитировал наблюдения, переданные ему коллегами: жуки восточноазиатской *Donacia javana* встречаются на листьях, а личинки и коконы – под водой на стеблях и корнях *Nymphaea lotus*. А. Бертранд (Bertrand, 1965) сообщил о нахождении личинки *Donaciasta* sp. на Мадагаскаре на рдесте (*Potamogeton*). В монографии Н.С. Гаевской (1966) и каталоге Л.Н. Медведева и Е.Я. Рогинской (1988) суммированы литературные данные по кормовым растениям палеарктических радужниц, преимущественно, для взрослой стадии. П. Жоливе (Jolivet, 1977) выполнил краткий обзор кормовых растений радужниц мировой фауны. Х. Рейд (Reid, 1993) описал личинок *Donacia australasiae*, собранных в Северной Австралии на корнях двух неопределенных видов кувшинки (*Nymphaea* sp.). П. Жоливе и Т. Хокесвуд (Jolivet, Hawkeswood, 1995) провели анализ таксономического состава кормовых растений радужниц.

Г. Кёльш и М. Кубиак (Kölsch, Kubiak, 2011) выполнили интересные лабораторные эксперименты по выбору кормового растения жуками и личинками *Macroplea appendiculata* и *M. mutica*, собранными в северной Германии. Жуки обоих видов в безальтернативном эксперименте (когда было предложено только одно кормовое растение) питались рдестом (*Potamogeton perfoliatus, P. pectinatus*) и увеличивали свой вес, а когда в аквариум помещали только уруть (*Myriophyllum spicatum*), не питались и теряли в весе. Самки *Macroplea appendiculata* откладывали яйца как на уруть, так и на рдест, а *M. mutica* – только на рдест. Личинки обоих видов были испытаны в альтернативном эксперименте: им предлагали на выбор рдест и уруть. Личинки *M. appendiculata* предпочитали первое из названных растений в пропорции (по числу прикрепившихся к корням экземпляров): 5 к 1 для особей, собранных в природе на рдесте (*Potamogeton perfoliatus*), и 2,5 к 1 – для собранных с урути. Личинки *M. mutica*, собранные в природе с урути, предпочитали в альтернативном опыте рдест по сравнению с урутью в пропорции 7 к 1.

Иные результаты получены мною на Глубоком озере (Московская обл.). Там *Macroplea appendiculata* развивается преимущественно на урути (*Myriophyllum spicatum*). На этом растении мною было собрано 335 личинок, в то время как на рдесте длиннейшем (*Potamogeton praelongus*) – шесть, на рдесте пронзеннолистном (*P. perfoliatus*) – две, на рдесте плавающем (*P. natans*) – одна, на ежеголовнике узколистном (*Sparganium angustifolium*) – три, на тростнике южном (*Phragmites australis*) – восемь, на шелковнике волосолистном (*Batrachium trichophyllum*) – пять.

Н.Н. Смирнов (Smirnov, 1961) измерил количество пищи, потребляемой жуками за сутки, и установил, что интенсивность питания у радужниц намного ниже, чем, например, у козявочки кувшинковой (*Galerucella nymphaeae*). Кроме того, самцы радужниц *Donacia crassipes* и *D. dentata* потребляют приблизительно в семь раз меньше пищи, чем самки (Таблица 7). Подобное исследование обитающих в С. Америке радужницы *D. cincticornis* и козявочки *G. nymphaeaea* (пол не был определен) дало другие результаты (Cronin, et al., 1998): имаго радужницы потребляют в сутки 19 и 8мм² площади плавающего листа своих природных кормовых растений, *Brasenia schreberi* и *Nymphaea odorata*, соответственно, в то время как жуки козявочки – чуть меньше, 15 и 7мм² листьев *Nuphar variegata* и *N. pumila*, соответственно.

Взрослые насекомые из рода *Plateumaris* в некоторых случаях вообще не питаются. Подвиды дальневосточного вида *P. constricticollis* различаются в этом отношении (Sota et al., 2007): *P. constricticollis toyamensis* обитает в более благоприятных климатических условиях, жуки выходят из коконов в конце мая–июне и питаются пыльцой и листьями осоки (*Carex*) и камыша (*Scirpus*), а у живущих в менее благоприятных условиях *P. constricticollis* s.str. и *P. constricticollis babai* жуки появляются позже, в июне–начале июля, спариваются, самки откладывают яйца без питания.

По моим наблюдениям, в Краснодарском крае (Адлерский район, пос. Весёлое) в темном широколиственном лесу в пруду, заросшем одним только ирисом водным (*Iris pseudacorus*), в мае были найдены в изобилии имаго и личинки *P. sericea,* последние – на корнях. Все жуки сидели на листьях ириса, но погрызов листьев не было видно. Ирис в это время не цвел, других цветков по берегу не было тоже. В садке с листьями ириса около 20 экземпляров жуков оставались живыми в течение недели, спаривались, но совершенно не питались. В Саратовской области (г. Хвалынск) большая серия имаго *P. braccata* была собрана нами в начале июня на листьях тростника южного (*Phragmites australis*) – кормового растения этого вида. Погрызов листьев тростника не было заметно, а цветет он намного позднее в сезоне. На других растениях жуки не сидели. В садке с

листьями тростника жуки в течение недели оставались живыми, спаривались, но не питались.

Каталог кормовых растений радужниц

В предлагаемом ниже списке кормовые растения разделены на достоверные и сомнительные. Я использую слово «сомнительные», а не «ошибочные», так как ошибочные данные трудно опровергнуть, то есть доказать, что какая-то радужница не питается этим растением нигде по всему своему ареалу. В группу «сомнительных» могли попасть и дополнительные кормовые растения имаго. Только накопление достоверных сведений в будущем позволит отделить явные ошибки.

Достоверные кормовые растения: 1) по моим сборам – на растении собраны серии личинок, питание имаго наблюдалось в природе и садках; 2) по литературе (со ссылкой в круглых скобках) – описано нахождение точно определенных личинок или наблюдение питания имаго, или указано растение из рода, к которому относится другое достоверное кормовое растение.

Сомнительные кормовые растения, по литературе: а) **более вероятные** – в литературе просто указано растение из семейства, к которому относится известное достоверное кормовое растение, но из другого рода; б) **менее вероятные** – в литературе указано растение из семейства, к которому не относится ни одно из известных достоверных кормовых растений.

В список я включил только те виды палеарктических радужниц, для которых известны достоверные кормовые растения. Литературные указания приведены только при отсутствии собственных данных, они относятся к конкретному роду или виду растений, после которого идут, реже следуют за названием семейства (тогда относятся ко всем видам). Литературные указания кормовых растений отнесены к имаго, если в работе явно не указано иное. Для растений использована современная номенклатура названий, синонимы не приведены. Радужницы упорядочены по алфавиту.

Принятые сокращения и условные обозначения:

Л – личинка

И – имаго

Жирный шрифт – растения, на которых я чаще всего находил личинок (об основных и дополнительных кормовых растениях личинок см. ниже)

[...] – сомнительное кормовое растение, более вероятное

[[...]] – сомнительное кормовое растение, менее вероятное

Список радужниц и их кормовых растений

Donacia antiqua

Л: Cyperaceae: *Carex* sp.

И: Cyperaceae: *Carex* sp. (Рейхардт, Оглоблин, 1940; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992), *Scirpus* sp. (Медведев, Рогинская, 1988; Дубешко, Медведев, 1989; Nilsson, 1996).

Donacia akiyamai

И: Nymphaeaceae (Komiya, 2001): *Nuphar subintegerrimum, N. oguraense*.

Donacia apricans

И: Cyperaceae и Poaceae – пыльца (Petitpierre, 2000).

Donacia aquatica

Л: Cyperaceae: *Scirpus lacustris* (Lays, 2003), ***Carex rostrata***, ***Carex*** sp., ***Eleocharis palustris***. Sparganiaceae: *Sparganium emersum* (Шавров, 1962), ***Sparganium erectum***, ***Sparganium*** sp. Typhaceae: ***Typha latifolia***. Potamogetonaceae: *Potamogeton natans*, *P. alpinus*. Juncaceae: *Juncus conglomeratus*. Alismataceae: *Alisma plantago-aquatica*; ***Sagittaria sagittifolia***. Poaceae: *Glyceria fluitans*. Ranunculaceae: *Ranunculus lingua* (Böving, 1906).

И: Cyperaceae: *Carex rostrata* – пыльца (?), *Carex acuta* (Koch, 1992; Nilsson, 1996), *Carex* sp. – цветки (Goecke, 1943; Gehrig, 1961 цит. по: Warchałowski, 1985; Lays, 2003), *Carex* sp. – листья (Kaltenbach, 1874; Рейхардт, Оглоблин, 1940; Дубешко, 2009). Sparganiaceae: *Sparganium* sp. – листья; *S. emersum* (Goecke, 1935, 1943; Borowiec, 1984; Klausnitzer, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Nilsson, 1996; Lays, 1997, 2003). Potamogetonaceae: *Potamogeton alpinus*.Typhaceae: *Typha latifolia* (Deibel, 1911); *Typha* sp. (Kaltenbach, 1874). Ranunculaceae: *Ranunculus lingua* (Goecke, 1943; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Lays, 1997), *Ranunculus* sp. (Дубешко, 2009), [*Caltha* sp.] (Kaltenbach, 1874; Böving, 1910), [*Caltha palustris*] (Lays, 1997). Poaceae: *Glyceria maxima* (Lays, 1997), *Glyceria* sp. (Дубешко, Медведев, 1989; Дубешко, 2009). Alismataceae: *Sagittaria sagittifolia* (Дубешко, Медведев, 1989).

Donacia bicolora

Л: Sparganiaceae: ***Sparganium erectum***, *Sparganium* sp. Cyperaceae: *Carex vesicaria*. [[Alismataceae: *Sagittaria* sp.]] (Оглоблин, Медведев, 1971). [[Poaceae: *Glyceria* sp.]] (Оглоблин, Медведев, 1971).

И: Sparganiaceae: *Sparganium erectum* – листья; *S. neglectum* (Lays, 1997, 2003). Cyperaceae: *Carex* sp. – листья (Kaltenbach, 1874; Рейхардт, Оглоблин, 1940; Klausnitzer, 1984; Koch, 1992; Lays, 1997; Petitpierre, 2000), *Carex riparia* – пыльца (Андреева, 2014), *Scirpus sylvaticus* – цветки; *Scirpus* sp. (Медведев, Рогинская, 1988; Lays, 1997). Iridaceae: *Iris pseudacorus* (Андреева, 2014). [[Alismataceae: *Sagittaria sagittifolia*]] (Рейхардт, Оглоблин, 1940; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Lays, 1997; Petitpierre, 2000). [[Poaceae: *Glyceria* sp. (Reitter, 1909; Рейхардт, Оглоблин, 1940; Koch, 1992; Petitpierre, 2000);

Glyceria maxima (Дубешко, Медведев, 1989); *Phragmites* sp. (Lays, 1997)]]. [[Typhaceae: *Typha* sp.]] (Klausnitzer, 1984; Lays, 1997).

Donacia bicoloricornis

Л: Sparganiaceae: *Sparganium erectum* (Narita, 2003).

И: Sparganiaceae: *Sparganium* sp. (Гуськова, 2012). Typhaceae: *Typha* sp. (Hayashi, 1999; Гуськова, 2012).

Donacia brevicornis

Л: Cyperaceae: *Scirpus lacustris* (Шавров, 1962).

И: Cyperaceae: *Scirpus lacustris* – пыльца (Goecke, 1935), *Scirpus lacustris* – листья (Koch, 1992), *Scirpus* sp. – цветки (Шавров, 1962; Дубешко, Медведев, 1989), (*Eriophorum* sp., *Carex* sp. (Goecke, 1943; Borowiec, 1984; Koch, 1992; Nilsson, 1996; Lays, 1997), *Bolboschoenus maritimus* (Krzemiński, 1966 цит. по: Warchałowski, 1985). Poaceae: *Glyceria maxima* (Lays, 1997); *Phragmites australis* (Koch, 1992). Typhaceae: *Typha angustifolia* (Krzemiński, 1966 цит. по: Warchałowski, 1985). Alismataceae: *Sagittaria sagittifolia* (Krzemiński, 1966 цит. по: Warchałowski, 1985). Juncaceae: *Juncus* sp. – цветки (Дубешко, Медведев, 1989).

Donacia brevitarsis

Л: Cyperaceae: ***Carex vesicaria***.

И: Cyperaceae: *Carex vesicaria* – пыльца.

Donacia cinerea

Л: Typhaceae: ***Typha latifolia, T. angustifolia***. Cyperaceae: *Carex* spp. [[Sparganiaceae: *Sparganium* sp.]] (Оглоблин, Медведев, 1971; Warchałowski, 1985; Steinhausen, 1994). [[Poaceae: *Phragmites australis*]] (Оглоблин, Медведев, 1971; Warchałowski, 1985).

И: Typhaceae: *Typha latifolia* – листья, *T. angustifolia* (Schlödte, 1872–1873; Deibel, 1911; Goecke, 1935, 1943; Borowiec, 1984; Koch, 1992; Menzies, Cox, 1996; Lays, 1997, 2003; Petitpierre, 2000), *Typha* sp. (Nilsson, 1996). Sparganiaceae: *Sparganium* sp. – листья (Kaltenbach, 1874; Koch, 1992; Nilsson, 1996; Lays, 1997). [[Poaceae: *Phragmites australis*]] (Kaltenbach, 1874; Reitter, 1909; Koch, 1992; Nilsson, 1996; Lays, 1997). Cyperaceae: *Carex* sp. (Koch, 1992; Nilsson, 1996).

Donacia clavareaui

Л: Cyperaceae: *Isolepis fluitans* (Narita, 1991), *Scirpus fluviatilis* (Narita, 2003).

И: Cyperaceae: *Carex* sp. (Медведев, 1982; Borowiec, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Дубешко, 2009), *Scirpus fluviatilis* (Hayashi, 1999).

Donacia clavipes

Л: Poaceae: ***Glyceria maxima, Phragmites australis***. Cyperaceae: *Eleocharis acicularis*. [[Alismataceae: *Alisma plantago-aquatica*]] (Heeger, 1855).

И: Poaceae: *Phragmites australis* – листья; *Phalaroides arundinacea* – листья (Kaltenbach, 1874; Reitter, 1909; Goecke, 1935; Borowiec, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Дубешко, 2004, 2009). Cyperaceae: [*Eriophorum angustifolius, Cladium mariscus*], *Eleocharis palustris* (Lays, 1997; Petitpierre, 2000); [*Cladium* sp.] (Медведев, Рогинская, 1988). [[Sparganiaceae: *Sparganium* sp.; Nymphaeaceae: *Nymphaea* sp.; Alismataceae: *Alisma* sp.]] (Kaltenbach, 1874; Lays, 1997). [[Alismataceae: *Alisma plantago-aquatica*]] (Lays, 1997). [[Hydrocharitaceae: *Hydrocharis* sp.; Potamogetonaceae: *Potamogeton natans*; Iridaceae: *Iris* sp.]] (Kaltenbach, 1874); [[Hydrocharitaceae: *Stratiotes aloides*]] (Дамская, 1921). [[Menyanthaceae: *Menyanthes* sp.]] (Lays, 1997).

Примечание. Примечание: Э. Хегер (Heeger, 1855) описывает яйцекладки, личинок и коконы *D. clavipes,* найденные, по его словам, на корнях *Alisma plantago-aquatica.* Однако достоверно выполненный Э. Хегером рисунок не оставляет сомнений: растение было определено неверно, это основание стебля тростника *Phragmites australis* (четкие продольные «жилки» на междоузлии, узел с отходящими от него придаточными корешками).

С.А. Дамская (1921), в работе, посвященной фауне зарослей оз. Неро (Ярославская обл., г. Ростов Великий), пишет: «У основания корневой системы часты коконы *Donacia*; *Donacia clavipes* (imago) постоянно попадается в зарослях *Stratiotes*, так что можно предполагать, что и коконы принадлежат этому виду». Несмотря на кужущуюся достоверность такого наблюдения, никто больше не указывал телорез (*Stratiotes aloides*) как кормовое растение каких-либо радужниц из рода *Donacia*. На озере Неро мне также не удалось найти этих жуков на телорезе.

Donacia crassipes

Л: Nymphaeaceae: *Nymphaea alba* (Шавров, 1962), ***Nuphar lutea, Nymphaea candida***. [[Poaceae: *Phragmites australis*]] (Höhn, 1944 цит. по: Гаевская, 1966).

И: Nymphaeaceae: *Nymphaea candida* – листья; *N. alba* (Reitter, 1909; Böving, 1910; Deibel, 1911; Goecke, 1943; Borowiec, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Nilsson, 1996; Lays, 1997); *N. alba* – листья (Lays, 2003); *Nymphaea* sp. (Kaltenbach, 1874; Рейхардт, Оглоблин, 1940; Дубешко, 2009); *Nuphar lutea* (Goecke, 1935, 1943; Borowiec, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Nilsson, 1996; Lays, 1997); *Nuphar lutea* – листья (Deibel, 1911; Lays, 2003); *Nuphar* sp. (Kaltenbach, 1874; Рейхардт, Оглоблин, 1940; Дубешко, 2009); *Nuphar* sp. – чашелистики (Lippok, Renner, 1997). [[Typhaceae: *Typha latifolia*]] (Kaltenbach, 1874); [[Typhaceae: *Typha angustifolia*]] (Klausnitzer, 1984). [[Polygonaceae: *Fagopyrum* sp.; Potamogetonaceae: *Potamogeton* sp.]] (Медведев, Рогинская, 1988). [[Trapaceae: *Trapa natans*]] (Жигачёва, 2013).

Donacia dentata

Л: Alismataceae: ***Alisma plantago-aquatica, Sagittaria sagittifolia***. Typhaceae: *Typha latifolia*. Cyperaceae: *Carex* sp. (Lays, 2003). Poaceae: *Oryza sativa* (Ugolini, 1991; Lupi et al., 2012)

И: Alismataceae: *Alisma plantago-aquatica, Sagittaria sagittifolia* – листья; *Alisma* sp. (Koch, 1992). Cyperaceae: *Carex* sp. – листья (Kaltenbach, 1874). [[Sparganiaceae: *Sparganium* sp.; Polygonaceae: *Fagopyrum* sp.; Potamogetonaceae: *Potamogeton* sp.]] (Медведев, Рогинская, 1988). [[Nymphaeaceae]] (Carpentier, Delaby, 1908, цит. по: Warchałowski, 1985).

Примечание. Жуки *D. dentata* также были найдены в цветках *Nuphar lutea* (Robertson,1889).

Donacia fennica

Л: Poaceae: ***Scolochloa festucacea***.

И: Poaceae: *Scolochloa festucacea* (Olsoufieff, 1903; Goecke, 1943; Borowiec, 1984; Дубешко, 2004, 2009); [*Glyceria fluitans*] (Оглоблин, 1948); [*Phragmites australis*] (Reitter, 1909). [[Trapaceae: *Trapa natans*]] (Матвеев, Шилов, 1996, цит. по: Жигачёва, 2013). [[Cyperaceae: *Carex* sp.]] (Дубешко, 2004).

Donacia flemola

Л: Cyperaceae: *Carex otaruensis* (Narita, 2003).

И: *Carex vesicaria* – листья (Borowiec, 1984; Hayashi et al., 2003)

Donacia galaica

И: Potamogetonaceae: *Potamogeton natans* (Baselga, Novoa, 2003).

Donacia gracilipes

Л: Sparganiaceae: *Sparganium* sp. (Narita, 2003). Potamogetonaceae: *Potamogeton* sp. (Lays, 2003).

И: Cyperaceae: *Carex* sp. (Borowiec, 1984); *Eleocharis* sp. (Дубешко, 2009). Butomaceae: *Butomus umbellatus* (Дубешко, Медведев, 1989; Дубешко, 2004, 2009). Potamogetonaceae: *Potamogeton* sp. (Borowiec, 1984). Sparganiaceae: *Sparganium glomeratum, S. japonicum* (Borowiec, 1984), *Sparganium* sp. (Дубешко, Медведев, 1989; Дубешко, 2004). Nymphaeaceae (Borowiec, 1984): *Nymphaea* sp., *Nuphar pumilum*.

Donacia hirtihumeralis

Л: Cyperaceae: *Schoenoplectus tabernaemontani* (Narita, 2003).

Donacia impressa

Л: Cyperaceae: ***Scirpus lacustris***.

И: Cyperaceae: *Scirpus lacustris* – пыльца (Goecke, 1935, 1943; Borowiec, 1984; Menzies, Cox, 1996; Nilsson, 1996; Petitpierre, 2000; Lays, 2003), *Scirpus lacustrtis* – цветки (Дубешко, Медведев, 1989); *Scirpus lacustris* – листья (Koch, 1992), *Scirpus lacustris* (Шавров, 1962), *Carex paniculata* – цветки (Menzies, Cox, 1996; Lays, 2003), *Carex* sp. – листья (Kaltenbach, 1874; Рейхардт, Оглоблин, 1940; Медведев, Рогинская, 1988), *Carex* sp. – пыльца (Petitpierre, 2000), *Carex acuta* и *C. acutiformis* – цветки (Шавров, 1962), *Carex acuta* и *C. acutiformis* (Menzies, Cox, 1996; Lays, 1997, 2003), *Carex gracilis* и *C. pseudocyperus* (Lays, 2003), *Carex riparia* – пыльца (Андреева, 2014). [[Poaceae: *Glyceria maxima*]] (Lays, 1997).

Примечание. Жуки питаются также пыльцой других Cyperaceae и Poaceae.

Donacia japana

Л: Sparganiaceae: *Sparganium japonicum* (Narita, 2003).

И: Sparganiaceae: *Sparganium* sp. (Borowiec, 1984; Hayashi, 1999).

Donacia katsurai

Л: Cyperaceae: *Carex omiana* (Narita, 2003).

И: Cyperaceae: *Carex omiana* (Kimoto, 1981), *Carex* sp. (Borowiec, 1984). Poaceae: *Leersia* sp. (Borowiec, 1984).

Donacia lenzi

Л: Cabombaceae: *Brasenia schreberi* (Narita, 2003). Poaceae: *Oryza sativa* (Chen, 1941).

И: (Дубешко, Медведев, 1989): Cabombaceae: *Brasenia* sp.; Nymphaeaceae: *Nymphaea* sp.; Menyanthaceae: *Nymphoides* sp.

Donacia malinovskyi

Л: Poaceae: ***Glyceria maxima***.

И: Poaceae: *Glyceria maxima* – листья (Олсуфьев, 1913; Goecke, 1943; Borowiec, 1984; Koch, 1992; Lays, 1997), *Glyceria fluitans* (Mohr, 1966; Медведев, Рогинская, 1988; Koch, 1992; Lays, 1997), [*Phragmites australis*] (Kaszab, 1962; Lays, 1997). [[Hydrocharitaceae: *Hydrocharis morsus-ranae*]] (Ahrens, 1810; Kaltenbach, 1874; Lays, 1997). [[Sparganiaceae: *Sparganium minimum*]] (Czwalina, 1878; Lays, 1997). [[Typhaceae: *Typha* sp.]] (Lays, 1997). [[Cyperaceae: *Eleocharis palustris*]] (Krzemiński, 1966, цит. по: Warchałowski, 1985).

Примечание. Г.В. Олсуфьев (1913) путем опытов в природе доказал, что *Hydrocharis morsus-ranae* и *Sparganium minimum* ошибочно указывались некоторыми авторами как кормовые растения этой радужницы.

Donacia marginata

Л: Cyperaceae: *Carex vesicaria*, *Carex* sp. Poaceae: *Scolochloa festucacea*. Sparganiaceae: ***Sparganium erectum***.

И: Sparganiaceae: *Sparganium erectum* – листья; *S. emersum* (Lays, 1997, 2003). Cyperaceae: *Carex* sp. – листья (Kaltenbach, 1874; Зайцев, Павлов, 1986; Koch, 1992; Lays, 1997; Petitpierre, 2000). [[Ranunculaceae: *Caltha* sp.; Lemnaceae: *Lemna* sp.; Typhaceae: *Typha* sp.]] (Kaltenbach, 1874; Lays, 1997; Petitpierre, 2000); [[Iridaceae: *Iris* sp.]] (Медведев, Рогинская, 1988).

Donacia nitidior

Л: Cyperaceae: *Carex dickinsii* (Narita, 2003).

Donacia obscura

Л: Cyperaceae: ***Carex rostrata***.

И: Cyperaceae: *Carex rostrata* – пыльца; [*Scirpus lacustris*] (Reitter, 1909), [*Scirpus* sp., *Eriophorum* sp.] (Lays, 1997), [*Schoenoplectus* sp.] (Kaszab, 1962 цит. по: Warchałowski, 1985; Koch, 1992). [[Typhaceae: *Typha latifolia* – листья]] (Киселёва, 1928). [[Alismataceae: *Alisma plantago-aquatica*; Sparganiaceae: *Sparganium* sp.]] (Lays, 1997). [[Sphagnaceae: *Sphagnum* sp.]] (Koch, 1992).

Donacia ochroleuca

И: Poaceae: *Phragmites australis* (Borowiec, 1984).

Donacia ozensis

Л: Nymphaeaceae: *Nuphar japonicum* (Narita, 2003).

И: Nymphaeaceae: *Nuphar japonicum* (Borowiec, 1984; Hayashi, 1999), *N. pumilum* (Borowiec, 1984).

Donacia provostii

Л: Menyanthaceae: *Nymphoides peltata* (Narita, 2003). Poaceae: *Oryza sativa* (Chen, 1941; Yang, Jing, 1989). Nelumbonaceae: *Nelumbo nucifera* (Zhu et al., 2013).

И: Potamogetonaceae (Hayashi, 1999): *Potamogeton* sp. Nymphaeaceae: *Nuphar japonicum* (Lays, 2003), *Nuphar pumila* (Дубешко, Медведев, 1989); *Nymphaea tetragona* (Lays, 2003). *Nymphaea* sp. (Hayashi, 1999). Nelumbonaceae (Hayashi, 1999): *Nelumbo nucifera*, *Nelumbo* sp. Cabombaceae: *Brasenia schreberi* (Lays, 2003). Trapaceae: *Trapa amurensis* и *T. manshurica* (Дубешко, Медведев, 1989).

Donacia reticulata

И: Cyperaceae: *Carex* sp. (Lays, 1997); Sparganiaceae: *Sparganium erectum* (Borowiec, 1984; Koch, 1992; Lays, 1997); Typhaceae: *Typha latifolia* (Koch, 1992; Lays, 1997).

Donacia semicuprea

Л: Poaceae: ***Glyceria maxima***.

И: Poaceae: *Glyceria maxima* – листья; *Glyceria fluitans* (Nilsson, 1996), *Glyceria* sp. (Дубешко, 2009); [*Phragmites australis*] (Kaltenbach, 1874). [[Typhaceae: *Typha latifolia* – листья]] (Киселёва, 1928), [[*Typha* sp.]] (Lays, 1997). Cyperaceae: *Carex* sp. – листья (Kaltenbach, 1874; Lays, 1997). [[Iridaceae: *Iris pseudacorus*]] (Koch, 1992; Lays, 1997).

Donacia simplex

Л: Sparganiaceae: *Sparganium emersum* (Siebold, 1859), ***S. erectum*.** Poaceae: *Oryza sativa* (Chen, 1941); [*Glyceria* sp.] (Оглоблин, Медведев, 1971). [[Typhaceae: *Typha latifolia*; Juncaceae: *Juncus effusus*]] (Houlihan, 1969). [[Cyperaceae: *Carex* sp.]] (Оглоблин, Медведев, 1971).

И: Sparganiaceae: *Sparganium erectum* – листья; *S. emersum* (Kaltenbach, 1874; Klausnitzer, 1984; Goecke, 1935, 1943; Borowiec, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Lays, 1997, 2003; Petitpierre, 2000); *Sparganium* sp. (Koch, 1992; Nilsson, 1996). Poaceae: [*Glyceria maxima*] (Kaltenbach, 1874); [*Glyceria fluitans*] (Deibel, 1911); [*Glyceria* sp.] (Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992). Cyperaceae: *Carex riparia, C. acutiformis, Carex* sp. – листья (Kaltenbach, 1874; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Nilsson, 1996; Lays, 1997). [[Juncaceae: *Juncus* sp.]] (Lays, 1997). Poaceae: [*Glyceria* sp., *Phragmites* sp.] (Reitter, 1909; Медведев, Рогинская, 1988; Nilsson, 1996; Lays, 1997). [[Typhaceae: *Typha* sp.]] (Koch, 1992; Nilsson, 1996; Lays, 1997).

Примечание. Д.Ф. Халихан (Houlihan, 1969) в окрестностях Бристоля (Великобритания) проводил исследования по физиологии дыхания личинок *D. simplex*. Он пишет, что личинки этого вида были найдены большей частью на корнях рогоза широколистного (*Typha latifolia*), в меньшем числе – на ситнике расходящемся (*Juncus effusus*). Я никогда не встречал имаго и личинок этого вида на рогозе или ситнике. В Великобритании, по последним данным (Menzies, Cox, 1996; Burton, 2005), *D. simplex* развивается только на разных видах ежеголовника (*Sparganium*). Логичнее предположить, что Халихан неверно определил радужницу, чем растение.

Donacia sparganii

Л: Sparganiaceae: *Sparganium emersum* (Шавров, 1962), ***Sparganium angustifolium***. Haloragaceae: *Myriophyllum spicatum*. Alismataceae: ***Sagittaria sagittifolia***.

И: Sparganiaceae: *Sparganium angustifolium* – листья; *S. emersum* (Reitter, 1909; Goecke, 1935, 1943; Borowiec, 1984; Klausnitzer, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Lays, 2003). Alismataceae: *Sagittaria sagittifolia* (Lays, 1997, 2003). [[Butomaceae: *Butomus umbellatus*]] (Reitter, 1909; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Lays, 1997). [[Nymphaeaceae: *Nuphar lutea*; Poaceae: *Glyceria fluitans*]] (Lays, 1997). [[Nymphaeaceae: *Nuphar lutea* – цветки]] (Koch, 1992).

Donacia splendens hiurai

Л: Cyperaceae: *Carex thunbergii* (Narita, 2003), *Carex* sp. (Lee, 1991).

Donacia splendens splendens

И: Cyperaceae (Hayashi et al., 2003): *Carex vesicaria, C. thunbergii, C. olivacea confertiflora, C. ampliata dispalata, C. idzuroei; Carex* sp. (Дубешко, Медведев, 1989; Дубешко, 2004, 2009), *Scirpus* sp. (Дубешко, 2004, 2009). Typhaceae: *Typha* sp. (Дубешко, 2009).

Примечание. Л.Н. Дубешко (2004) пишет про жуков: «Питается на цветущих камышах и осоках...», имея в виду, вероятно, питание цветками.

Donacia springeri

И: Cyperaceae: *Carex gracilis* (Borowiec, 1984), *C. godenowii* (Koch, 1992), *Scirpus lacustris* (Koch, 1992).

Donacia thalassina thalassina

Л: Cyperaceae: *Carex vesicaria* (Lays, 1997, 2003), ***Eleocharis palustris***. Poaceae: *Glyceria fluitans.*

И: Cyperaceae: *Eleocharis palustris* – пыльца; *Carex* sp. (Reitter, 1909); *Carex acutiformis* – цветки (Lays, 2003), *Carex rostrata* – цветки (Lays, 2003), *Carex* sp. – цветки (Рейхардт, Оглоблин, 1940); *Carex* sp. – листья (Menzies, Cox, 1996); [*Scirpus lacustris* – цветки] (Оглоблин, 1948), [*S. lacustris*] (Koch, 1992; Nilsson, 1996); [*Eriophorum angustifolius, Scirpus* sp. – цветки] (Рейхардт, Оглоблин, 1940), *Carex rostrata* и *C. vesicaria* (Borowiec, 1984; Lays, 1997). Poaceae: *Glyceria* sp. (Koch, 1992).

Donacia thalassina intermedia

Л: Cyperaceae: *Carex* sp. (Зайцев, 1982).

И: Cyperaceae: *Carex* sp. (Дубешко, 2009).

Donacia tomentosa

Л: Butomaceae: ***Butomus umbellatus***. Poaceae: *Scolochloa festucacea*.

И: Butomaceae: *Butomus umbellatus*. Poaceae: [*Calamagrostis* sp., *Phragmites* sp.] (Медведев, Рогинская, 1988), [*Glyceria maxima*] (Kaltenbach, 1874), [*Arundo* sp.] (Lays, 1997). [[Alismataceae: *Sagittaria* sp.; Nymphaeaceae: *Nymphaea* sp.]] (Медведев, Рогинская, 1988; Lays, 1997). [[Typhaceae: *Typha latifolia*; Sparganiaceae: *Sparganium emersum*; Equisetaceae: *Equisetum fluviatile*]] (Kaltenbach, 1874).

Donacia tuberfrons

Л: Poaceae: *Oryza sativa* (Changchi, 1985).

Donacia versicolorea

Л: Potamogetonaceae: ***Potamogeton natans***. Typhaceae: *Typha latifolia*.

И: Potamogetonaceae: *Potamogeton natans* – листья. Typhaceae: *Typha latifolia* (Kaltenbach, 1874). [[Nymphaeaceae]] (Schlödte, 1872–1873). [[Alismataceae: *Sagittaria sagittifolia*; Hydrocharitaceae: *Hydrocharis* sp.]] (Kaltenbach, 1874). [[Sparganiaceae: *Sparganium emersum*; Ranunculaceae: *Ranunculus lingua*]] (Böving, 1910).

Donacia vulgaris

Л: Typhaceae: *Typha angustifolia* (Lays, 2003; Narita, 2003), ***Typha latifolia***. Poaceae: *Glyceria* sp. Cyperaceae: *Scirpus lacustris*; *Carex* sp. (Lays, 1997, 2003). [[Sparganiaceae: *Sparganium* sp.]] (Оглоблин, Медведев, 1971).

И: Sparganiaceae: *Sparganium angustifolium*, *Sparganium* sp. – листья; *S. emersum* (Deibel, 1911; Goecke, 1935; Klausnitzer, 1984); *Sparganium erectum* (Lays, 2003), *Sparganium glomeratum* (Lays, 2003), *Sparganium japonicum* (Lays, 2003). Typhaceae: *Typha angustifolia* (Goecke, 1935, 1943; Borowiec, 1984; Lays, 2003); *T. latifolia* – листья. Cyperaceae: *Carex* sp. – листья и *Bolboschoenus maritimus* – листья (Kaltenbach, 1874; Оглоблин, Медведев, 1971; Дубешко, 2009); *Carex lasiocarpa* и *C. rostrata* (Lays, 1997); *Carex* sp. (Koch, 1992; Nilsson, 1996); *Scirpus lacustris* (Hayashi, 1999); *Scirpus* sp. (Koch, 1992; Nilsson, 1996). [[Araceae: *Acorus calamus*]] (Krzemiński, 1966, цит. по: Warchałowski, 1985). [[Iridaceae: *Iris pseudacorus*]] (Lays, 1997).

Macroplea appendiculata

Л: Ranunculaceae: *Batrachium trichophyllum*. Cyperaceae: *Carex rostrata, C. riparia*. Potamogetonaceae: *Potamogeton lucens* (Böving, 1910), *P. natans,* ***P. pectinatus, P. perfoliatus, P. praelongus***. Haloragaceae: *Myriophyllum alterniflorum* (Owen, Menzies, 1996), ***Myriophyllum spicatum***. Sparganiaceae: ***Sparganium angustifolium***. Hydrocharitaceae: *Elodea canadensis*. [[Equisetaceae: *Equisetum* sp.]] (Ламперт, 1900).

И: Potamogetonaceae: *Potamogeton natans* (Heeger, 1854; Goecke, 1935, 1943; Borowiec, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Lays, 1997), *P. pectinatus* (Goecke, 1943; Borowiec, 1984;

Klausnitzer, 1984; Lays, 1997), *Potamogeton oxyphyllus* (Lou et al., 2011), *Potamogeton lucens* (Lays, 1997), *Potamogeton* sp. (Koch, 1992; Nilsson, 1996). Haloragaceae: *Myriophyllum spicatum* (Goecke, 1943; Borowiec, 1984; Klausnitzer, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Nilsson, 1996; Lays, 1997; Дубешко, 2009). [*Bolboschoenus maritimus, Scirpus lacustris*] (Lays, 1997). [[Zosteraceae: *Ruppia* sp.]] (Медведев, Рогинская, 1988). [[Butomaceae: *Butomus umbellatus*; Alismataceae: *Sagittaria sagittifolia*; Sparganiaceae: *Sparganium erectum*; Typhaceae: *Typha angustifolia*]] (Lays, 1997). Ranunculaceae: *Ranunculus* sp. (Koch, 1992). Menyanthaceae: *Nymphoides peltata* (Koch, 1992). Hydrocharitaceae: *Stratiotes aloides* (Hellen, 1937).

Macroplea huaxiensis

Л: Hydrocharitaceae (Lou et al., 2011): *Vallisneria natans, Ottelia acuminata*; (Zhang et al., 2010): *Hydrilla verticillata, Vallisneria spiralis, Ottelia acuminata*; Menyanthaceae (Zhang et al., 2010): *Nymphoides peltatum*; Potamogetonaceae (Zhang et al., 2010): *Potamogeton malaianus, P. maackianus, P. perfoliatus*; Haloragaceae (Zhang et al., 2010): *Myriophyllum spicatum*; Poaceae (Zhang et al., 2010): *Alopecurus aequalis*.

И: Hydrocharitaceae (Zhang et al., 2010): *Hydrilla verticillata, Vallisneria spiralis, Ottelia acuminata*; Menyanthaceae (Zhang et al., 2010): *Nymphoides peltatum*; Potamogetonaceae (Zhang et al., 2010): *Potamogeton malaianus, P. maackianus, P. perfoliatus*; Haloragaceae (Zhang et al., 2010): *Myriophyllum spicatum*; Poaceae (Zhang et al., 2010): *Alopecurus aequalis*.

Примечание. Й. Чжан с соавт. (Zhang et al., 2010) ошибочно определили этот вид как *M. japana* (по: Lou et al., 2011). Й. Чжан с соавт. (Zhang et al., 2010) пишут следующее: «We found the larvae and/or adults of *M. japana* feeding on 9 plant species...” и приводят процитированный выше список кормовых растений. Из этого нельзя понять, какие кормовые растения относятся к имаго, а какие – к личинкам.

Macroplea japana

Л: Cabombaceae: *Brasenia schreberi*.

Macroplea mutica

Л: Potamogetonaceae: *Potamogeton filiformis* (Klefbeck, 1916), *Potamogeton pectinatus* (Türkgülü et al., 2011), *Potamogeton* sp. (Дубешко, 2009). Zosteraceae: *Ruppia maritima* (Kaltenbach, 1874; Шавров, 1962; Оглоблин, Медведев, 1971; Медведев, Зайцев, 1978), *Zostera* sp. (Медведев, Зайцев, 1978; Дубешко, 2009). Haloragaceae: *Myriophyllum spicatum* (Kölsch, Kubiak, 2011).

И: Potamogetonaceae: *Potamogeton pectinatus* (Deibel, 1911; Goecke, 1943; Медведев, Рогинская, 1988), *P. marinus* (Borowiec, 1984), *P.* sp. (Дубешко, Медведев, 1989; Дубешко, 2004, 2009). Zosteraceae: *Ruppia maritima* (Kaltenbach, 1874; Reitter, 1909, Borowiec, 1984), *Zannichellia palustris* (Deibel, 1911, Klausnitzer, 1984), *Zannichellia* sp. (Borowiec, 1984), *Zostera marina* (Goecke, 1943; Borowiec, 1984; Дубешко, 2009). Haloragaceae: *Myriophyllum spicatum* (Warchałowski, 1985; Медведев, Рогинская, 1988; Дубешко, Медведев, 1989; Kölsch, Kubiak, 2011).

Примечание. *Brasenia schreberi* была указана нами (Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004) как кормовое растение *M. mutica* по ошибке. Это указание относится к *M. japana.*

Macroplea pubipennis

Л: Haloragaceae: *Myriophyllum verticillatum* - ? (Biström, 1995).

И: Potamogetonaceae: *Potamogeton pectinatus* (Sanna, 2007). Haloragaceae: *Myriophyllum spicatum* (Sanna, 2007), *M. sibiricum* (Sanna, 2007).

Macroplea ranina

Л: Hippuridaceae: *Hippuris vulgaris* (Lou et al., 2011).

Neohaemonia voronovae

Л: Potamogetonaceae: *Potamogeton* sp. (Медведев, Зайцев, 1980; Дубешко, 2009). Haloragaceae: *Myriophyllum* sp. (Медведев, Зайцев, 1980; Дубешко, 2009).

И: Potamogetonaceae: *Potamogeton* sp. (Borowiec, 1984; Дубешко, 2009). Haloragaceae: *Myriophyllum* sp. (Borowiec, 1984; Дубешко, 2009).

Plateumaris akiensis

Л: Cyperaceae: *Carex otaruensis* (Narita, 2003).

Plateumaris braccata

Л: Poaceae: ***Phragmites australis***. Cyperaceae: *Carex* sp. (Оглоблин, Медведев, 1971), *Eriophorum vaginatum* (Прокин и др., 2007).

И: Poaceae: *Phragmites australis* (Kaltenbach, 1874; Böving, 1910; Goecke, 1943; Borowiec, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Menzies, Cox, 1996; Nilsson, 1996; Lays, 1997). Cyperaceae: *Carex* sp. – листья (Kaltenbach, 1874), *Carex* sp. (Дубешко, Медведев, 1989); [*Cladium mariscus*] (Roubal, 1941). [[Typhaceae: *Typha* sp.]] (Медведев, Рогинская, 1988).

Plateumaris consimilis

Л: Cyperaceae: *Carex* sp. (Медведев, Муравицкий, 2014).

И: Cyperaceae: *Carex* sp. (Goecke, 1943; Borowiec, 1984; Koch, 1992; Lays. 1997), *Carex* sp. – цветки (Petitpierre, 2000; Lays, 2002), *Carex gracilis* (Krzemiński, 1966 цит. по: Warchałowski, 1985). Juncaceae: *Juncus articulatus* (Petitpierre, 2000; Lays, 2002). Ranunculaceae: *Caltha palustris* (Petitpierre, 2000).

Plateumaris constricticollis babai

Л: Cyperaceae: *Carex thunbergii* (Narita, 2003), *C. ampliata* (Sota et al., 2007). Poaceae: *Phragmites australis* (Sota et al., 2007).

Plateumaris constricticollis chugokuensis

Л: Cyperaceae: *Scirpus* sp. (Narita, 2003), *Carex disparata* (Lee, 1991).

Plateumaris constricticollis constricticollis

Л: Cyperacea: *Carex* sp. (Narita, 2003).

Plateumaris constricticollis toyamensis

Л: Cyperaceae: *Carex* sp. (Narita, 2003), *Eleocharis* sp. (Sota et al., 2007).

И: Cyperaceae (Sota et al., 2007): *Carex* sp. и *Scirpus* sp. – пыльца, листья.

Plateumaris discolor

Л: Cyperaceae: *Carex rostrata,* ***Carex*** **sp.** Juncaceae: Juncus sp.

И: Cyperaceae: *Eleocharis palustris* – пыльца; [*Baeothryon alpinum*] (Reitter, 1909), *Carex nigra* (Klausnitzer, 1984), *C. rostrata* (Klausnitzer, 1984), *Carex* sp. – листья (Kaltenbach, 1874; Koch, 1992), *Carex* sp. (Рейхардт, Оглоблин, 1940; Borowiec, 1984; Nilsson, 1996), [*Eriophorum* sp.] (Рейхардт, Оглоблин, 1940; Медведев, Рогинская, 1988; Nilsson, 1996), [*Eriophorum alpinum*] (Koch, 1992; Lays, 1997), [*Trichophorum* sp.] (Прокин и др., 2007). [[Sphagnaceae: *Sphagnum* sp.]] (Медведев, Рогинская, 1988). [[Sparganiaceae: *Sparganium* sp.; Poaceae: *Phragmites australis*]] (Kaltenbach, 1874). [[Poaceae: *Glyceria maxima*]] (Lays, 1997). Juncaceae: *Juncus* sp. (Прокин и др., 2007).

Примечание. Жуки питаются также пыльцой различных растений, на которых не развиваются личинки, например, *Taraxacum officinale* (Goecke, 1943 и собственные наблюдения), *Caltha palustris* (Kaltenbach, 1874; Koch, 1992).

Plateumaris roscida

И: Cyperaceae: *Carex* sp. (Borowiec, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Дубешко, 2009).

Plateumaris rustica

Л: Cyperaceae: *Carex nigra* (Böving, 1910), *Carex* sp. (Оглоблин, Медведев, 1971).

И: Cyperaceae: *Carex filiformis* (Kaltenbach, 1874), *C. nigra* – листья (Böving, 1910; Goecke, 1943), *C. rostrata* (Медведев, Рогинская, 1988), *Carex* sp. – листья (Kaltenbach, 1874; Koch, 1992), *Carex* sp. – листья и стебли (Lays, 2002); *Carex* sp. (Рейхардт, Оглоблин, 1940; Borowiec, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Lays, 1997), *Scirpus* sp. (Медведев, Рогинская, 1988; Дубешко, Медведев, 1989), [*Cladium mariscus*] (Koch, 1992). [[Poaceae: *Glyceria maxima*; Iridaceae: *Iris* sp.]] (Медведев, Рогинская, 1988; Lays, 1997). Ranunculaceae: *Caltha palustris* (Kaltenbach, 1874; Дубешко, Медведев, 1989; Lays, 1997). Butomaceae: *Butomus* sp. (Дубешко, Медведев, 1989).

Plateumaris sericea

Л: Iridaceae: ***Iris pseudacorus***. Cyperaceae: *Carex disparata* (Lee, 1991; Narita, 2003), *Scirpus fluviatilis* (Narita, 2003). Poaceae: *Oryza sativa* (Nishio et al., 1959).

И: Iridaceae: *Iris pseudacorus* (Goecke, 1935, 1943; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Lays, 1997; Андреева, 2014), *Iris pseudacorus* – цветки (Lays, 2002), *Iris setosa* (Lays, 2002), *Iris ensata* var. *spontanea* (Lays, 2002), *Iris* sp. (Borowiec, 1984; Hayashi et al., 2003). Cyperaceae: *Carex* sp. (Рейхардт, Оглоблин, 1940; Borowiec, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Koch, 1992; Nilsson, 1996; Lays, 1997; Hayashi, 1999; Hayashi et al., 2003), *Carex riparia* (Андреева, 2014), *Scirpus* sp. (Медведев, Рогинская, 1988; Дубешко, Медведев, 1989; Lays, 1997; Hayashi et al., 2003), [*Eriophorum* sp.] (Дубешко, Медведев, 1989; Nilsson, 1996), [*Eleocharis* sp.] (Hayashi, 1999), [*Cladium mariscus*] (Koch, 1992). [[Sparganiaceae:

Sparganium sp.]] (Klausnitzer, 1984; Дубешко, Медведев, 1989). [[Poaceae: *Glyceria* sp.]] (Lays, 1997). [[Typhaceae: Typha latifolia]] (Borowiec, 1984; Lays, 1997). [[Menyanthaceae: *Menyanthes trifoliata*]] (Hayashi, 1999; Hayashi et al., 2003). [[Alismataceae: *Alisma* sp.]] (Kaszab, 1962 цит. по: Warchałowski, 1985; Дубешко, Медведев, 1989). Ranunculaceae: *Caltha* sp. (Дубешко, Медведев, 1989).

Plateumaris shirahatai

Л: Cyperaceae: *Carex* sp. (Narita, 2003).

И: Cyperaceae: *Carex vesicaria* (Borowiec, 1984).

Plateumaris weisei

Л: Cyperaceae: *Carex middendorffii* (Narita, 2003), *Carex* sp.

И: Cyperaceae: *Carex vesicaria* (Borowiec, 1984), *Carex* sp. (Borowiec, 1984; Дубешко, Медведев, 1989; Дубешко, 2004), *Carex* sp. – пыльца (Дубешко, 2009).

Анализ кормовой специализации радужниц

Система кормовой специализации листоедов. –Комментарии к системе. – Анализ кормовых связей. – Основные и дополнительные кормовые растения личинок. – Радужницы на адвентивных растениях.

Собственные опыты и наблюдения позволили автору на примере видов, обитающих на территории европейской части России, разработать классификацию, которая отражает кормовую специализацию листоедов из всех подсемейств (Беньковский, 2011). Л.Н. Медведев и Е.Я. Рогинская (1988) выделяют: *основные кормовые растения какого-либо вида листоедов* и *дополнительные кормовые растения имаго*. Основные – это растения, на которых данный вид может полностью проходить свой жизненный цикл. Дополнительные кормовые растения имаго – это растения, на которых взрослые насекомые питаются в дополнение к своим основным кормовым растениям, но на которых вид не может завершить жизненный цикл. Некоторые виды подсемейства радужниц (Donaciinae) демонстрируют исключение из этого правила: имаго питаются пыльцой более широкого круга растений, чем кормовые растения личинок, причем для этих жуков пыльца служит основным кормом.

Система кормовой специализации листоедов

А. Фитофагия – питание живыми частями растений (листья, стебли, корни, цветки, плоды).

1. Монофагия – питание на растениях одного рода.

2. Олигофагия:

2а. Настоящая олигофагия – питание на растениях одного семейства.

2б. Широкая олигофагия – питание на растениях из разных, но не более трех семейств.

2в. Онтогенетическая олигофагия – обязательная смена кормового растения в процессе развития. Для радужниц этот вариант не отмечен.

3. Полифагия:

3а. Полифагия 1-й степени – питание на многочисленных растениях одного класса.

3б. Полифагия 2-й степени – питание на растениях разных классов.

Б. Фитосапрофагия и сапрофагия, то есть питание преимущественно или исключительно листовым опадом. Для радужниц этот вариант не отмечен.

Комментарии к предложенной системе кормовой специализации. Л.Н. Медведев и Е.Я. Рогинская (1988) выделяют три степени монофагии: 1) питание на одном виде растений, 2) питание на группе близких видов, 3) питание на любых растениях одного рода. По моим данным, эти степени у листоедов не выделяются. Представление о крайне узкой кормовой специализации (потребление растений только одного вида) могут быть следствием питания на растении из монотипического рода (т.е. содержащего один вид) или недостаточных сведений по кормовым растениям.

Я также не поддерживаю предложенное Л.Н. Медведевым и Е.Я. Рогинской (1988) деление настоящей олигофагии (эуолигофагии) на три степени: 1) питание на растениях, относящихся к группе, объемом близким к семейству, 2) питание на растениях разных, но близких семействах внутри одного порядка, 3) питание на растениях разных, но близких порядков. Такое деление сильно зависит от взглядов ботаников, которые не пришли еще к единому мнению о системе растений.

Я предлагаю выделить группу «широкая олигофагия», так как именно она отграничивает олигофагов от полифагов в фауне листоедов европейской части России. По моим наблюдениям, листоеды – широкие олигофаги питаются на очень ограниченном числе родов из разных семейств растений, а полифаги – на растениях из значительно

большего числа семейств. Промежуточных случаев в фауне листоедов европейской части России не найдено.

Л.Н. Медведев и Е.Я. Рогинская (1988) предложили еще ряд вариантов для описания специализации листоедов-олигофагов, которые я в своем анализе не использую. Так, "комбинированная олигофагия" описывает случаи, когда только одно из кормовых растений удалено в систематическом отношении от остальных, таксономически близких друг к другу. Случаев комбинированной олигофагии у листоедов европейской части России мною не найдено, хотя ряд полифагов развивается на ограниченном наборе родов из разных семейств растений. Термин "пространственная олигофагия" был предложен для случаев, когда в разных частях ареала листоеда наблюдаются разные кормовые растения (Медведев, Рогинская, 1988). Я не рассматриваю "пространственную олигофагию" как отдельный вариант олигофагии, поскольку смена кормовых растений по ареалу вида – это характеристика, дополняющая сведения по широте его кормовой специализации. В предложенную здесь систему кормовой специализации она не встраивается, так как основана на ином принципе классификации – географическом.

"Биотопическая олигофагия" (по Медведеву, Рогинской, 1988), относится к случаям, когда листоед выбирает подходящий ему биотоп и может в нем питаться на ограниченном числе родов растений из разных семейств или порядков. Биотопическая олигофагия распространена, по моим наблюдениям, у листоедов довольно широко. Однако на практике бывает трудно отделить просто широкую олигофагию от биотопической. Трудность здесь заключается в том, что обоснованный вывод о биотопической олигофагии требует продолжительных наблюдений, опытов в садках, которые не всегда возможны. В результате при недостатке данных биотопические олигофаги могут быть отнесены к монофагам, либо сделан вывод о разных кормовых растениях вида в разных биотопах.

С.В. Дедюхин (2012), анализируя пищевую специализацию долгоносикообразных жуков (Curculionoidea), пишет, что биотопических олигофагов («широкодизъюнктивных олигофагов» в предложенной им классификации) правильнее считать полифагами, так как расширению их кормовой базы в природе препятствует не потенциальные кормовые предпочтения, а приуроченность к определенному биотопу. Что касается листоедов-радужниц, то они, как отмечал П. Жоливе (Jolivet, 1995), выбирают для питания водные и околоводные растения из разных таксономических групп. Широкая олигофагия у этих насекомых одновременно является и биотопической в виду строгой приуроченности этих насекомых к водоемам (также болотам и сырым лугам), а биотопическая приуроченность

радужниц, в свою очередь, определяется не только биотопической приуроченностью кормовых растений, но и особенностями образа жизни личинок.

Анализ кормовых связей. В современной литературе преобладает мнение об узкой кормовой специализации радужниц. По Й. Ильес (Illies, 1967 цит. по: Solem, 1972), виды *Donacia* и *Macroplea* – более или менее монофаги. По Ю.М. Зайцеву и Л.Н. Медведеву (2009), «Как правило, личинки каждого вида развиваются на одном определенном виде растения, в отличие от имаго, живущих обычно на 2–3 кормовых растениях». Б. Кляйншмидт и Г. Кёльш (Kleinschmidt, Kölsch, 2011), а также Р. Лешен и А.С. Константинов (Leschen, Konstantinov, 2014) считают большинство видов радужниц моно- или олигофагами. Л.Н. Дубешко и Л.Н. Медведев (1989) приводят иные данные по кормовой специализации радужниц: по 26% моно- и олигофагов и 48% полифагов.

В моем анализе (Таблица 8, Рис. 58) я использую данные по достоверным кормовым растениям имаго и личинок палеарктических видов радужниц.

Среди имаго чуть больше трети видов формально попадают в группу монофагов. Но связано это, отчасти, с тем, что в Европе и палеарктической Азии многие семейства кормовых растений радужниц, а именно Typhaceae, Sparganiaceae, Butomaceae, Potamogetonaceae, Juncaceae представлены одним родом (в семействе Juncaceae есть еще род *Luzula*, но он целиком наземный и потому радужницами не потребляется). Настоящих олигофагов только три (одна пятнадцатая часть всех видов). Значительная доля широких олигофагов (немного менее половины видов) характерна для Donaciinae, для которых выбор подходящего, специфического биотопа, бедного по составу растительности, диктует выбор кормового растения. В таком случае широких олигофагов правильнее считать биотопическими олигофагами. Полифагов около одной шестой части всех видов.

Среди личинок к монофагам принадлежит чуть больше половины видов. Так же мало, как среди имаго, настоящих олигофагов (одна тринадцатая часть). Меньше, чем среди имаго, широких олигофагов – только четверть видов. Одна девятая часть видов – полифаги. Формально, к группе полифагов 2-й степени надо отнести личинок *Donacia sparganii* и *D. provostii*. Однако узкий круг кормовых растений (по три рода у каждого из названных видов), не свойственный полифагам вообще, позволяет рассматривать эти виды скорее как широких олигофагов.

Бóльшая часть палеарктических радужниц, у которых известны кормовые растения, питаются на однодольных. Немногие виды: *Donacia crassipes, D. lenzi, D. ozensis* и *Macroplea japana*, развиваются на двудольных из порядка Nymphaeales (Nymphaeaceae,

Cabombaceae). По мнению А.Л. Тахтаджяна (1954), именно этот порядок двудольных растений филогенетически наиболее близок к однодольным. Также немногие виды радужниц могут развиваться на однодольных и на урути (*Myriophyllum*), двудольном растении. Это *D. sparganii, M. appendiculata, M. huaxiensis, M. mutica, Neohaemonia voronovae*. Еще один вид, *D. provostii* развивается на однодольных (Menyanthaceae, Poaceae) и двудольном (Nelumbonaceae).

Основные и дополнительные кормовые растения личинок. Рассмотрим примеры. Кормовым растением *Donacia cinerea* по всей европейской части России служат виды рогоза (*Typha*). Однако личинки *D. cinerea* были найдены автором в разных местах Московской области на корнях осоки (*Carex*). На корнях растущего в тех же водоемах рогоза были также найдены личинки этого вида. С другой стороны, личинки *D. cinerea* ни разу не были найдены на корнях осоки в местах, где нет рогоза, заселенного этим видом. *Donacia dentata* на стадии имаго и личинки питается на частухе (*Alisma*) и стрелолисте (*Sagittaria*). В разных водоемах Московской области личинки были найдены также на корнях рогоза (*Typha latifolia*). В местах, где нет стрелолиста и частухи, но есть рогоз, этого вида радужниц не было найдено. Основное кормовое растение *Donacia tomentosa* на стадии личинки и имаго – сусак (*Butomus umbellatus*). Личинки чаще всего попадаются на корнях этого растения. Однако в Ярославской и Новгородской областях я находил личинок также на корнях растущей в тех же водоемах тростянки (*Scolochloa*).

В настоящее время невозможно ответить на вопрос, насколько пригодны для выживания популяций радужниц такие растения, «растущие по соседству» с основными кормовыми. Хотя на корнях этих растений встречаются личинки и коконы, они, вероятнее всего, слабо пригодны, и этим объясняется отсутствие названных видов радужниц в водоемах, где нет основных кормовых растений их личинок.

Радужницы на адвентивных растениях.

Аир болотный (*Acorus calamus*) – восточноазиатский вид, занесенный во многие регионы планеты (Майоров и др., 2012). Й. Дайбель (Deibel, 1911) указал это растение как кормовое для личинок не определенного им европейского вида рода *Donacia,* а П. Жоливе (Jolivet, 1977) – для неопределенного вида *Donacia* из Японии. Корни и подводные части листьев аира болотного я осматривал в разных водоемах. В Москва-реке близ г. Звенигород на корнях аира я нашел шесть личинок и один кокон с личинкой *Donacia semicuprea*. Вероятно, этот вид радужниц может использовать *A. calamus* как дополнительное кормовое растение, переходя на него с растущего неподалеку основного

кормового растения – манника (*Glyceria maxima*), на котором в этом местонахождении я наблюдал многочисленную популяцию *D. semicuprea*. В Псковской области (оз. Мотяж) на корне *A. calamus* я нашел один кокон с куколкой *Macroplea appendiculata*. Радужницы могут образовывать коконы на корнях растений, не служащих им кормовыми, причем *M. appendiculata* делает так особенно часто. Указание Я. Кжеминьского (Krzemiński, 1966, цит. по: Warchałowski, 1985) о питании *D. vulgaris* (очевидно, имаго) на *A. calamus* пока не подтверждено (его же, возможно, цитирует Lays, 2003). Питание взрослых радужниц на этом растении я не наблюдал. П. Лай (Lays, 2002, 2003) указывает также аир болотный как кормовое растение американских радужниц *Donacia tuberculifrons* и *Plateumaris shoemakeri*.

Болотоцветник щитолистный (*Nymphoides peltata*) – широко распространенный евразиатский вид, в южной части лесной зоны Восточной Европы является заносным растением (Майоров и др., 2012). В Нидерландах отмечен (Koch, 1992) как кормовое растение *Macroplea appendiculata*.

Гидрилла мутовчатая (*Hydrilla verticillata*) – южно- и восточноазиатский вид, расселившийся по всему миру (Майоров и др., 2012). Й. Чжан с соавт. (Zhang et al., 2010) изучали в Китае возможность использования азиатской радужницы *Macroplea huaxiensis* (ошибочно определена как *M. japana*) как агента биологической борьбы в С. Америке с адвентивным водным сорняком *H. verticillata*. Был получен отрицательный результат: *M. huaxiensis* питается и развивается на девяти видах растений (включая *H. verticillata*) из семи родов и пяти семейств и поэтому не может быть использована для биологического подавления *H. verticilla*.

Кубышка желтая (*Nuphar lutea*), родина которой – умеренные области Европы, С.-З. Африка и З. Азия, считается вредным сорняком в С. Америке (Germplasm Resources Information Network, 2012). Там на ней развиваются *Donacia piscatrix* и *D. proxima*, перешедшие на это растение с местных кувшинковых (Nymphaeaceae) (Harms, Grodowitz, 2009).

Кувшинка Марлиака (*Nymphaea* x *marliacea* hort.) – гибридогенный сорт кувшинок, интродуцированный в 1960 г. из ботанического сада Московского Государственного Университета в оз. Глубокое (Московская обл., Рузский р-н) (Решетникова, Купцов, 2002; Майоров и др., 2012). Кладки яиц *Donacia crassipes*, такие же, как на растущих в озере кубышке желтой (*Nuphar lutea*) и кувшинке чисто-белой (*Nymphaea candida*), были найдены на плавающих листьях кувшинки Марлиака. Возможно, личинки *D. crassipes*

способны развиваться на корнях этого растения. Проверить это у меня не было возможности в виду небольшой площади, занятой в озере этим красивым садовым сортом.

Тростник южный (*Phragmites australis*) происходит из Старого Света, распространился всесветно. Считается, что тростник был занесен в С. Америку людьми в доисторические времена (Tewksbury et al., 2002). В С. Америке на тростнике развивается *Donacia pubicollis* (Hoffman, 1940b). Таксономически этот вид радужниц наиболее близок к палеарктической *D. clavipes*, которая также развивается преимущественно на тростнике (Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2003).

Элодея канадская (*Elodea canadensis*) – вид североамериканского происхождения, распространившийся по всему миру (Майоров и др., 2012). В Бурятии на корнях этого растения Д.В. Матафоновым были найдены личинки и коконы *Macroplea appendiculata.* Интересно, что в С. Америке на элодее канадской не развивается ни один из видов радужниц (Harms, Grodowitz, 2009).

Способы питания жуков

Питание листьями

Как заметил Х. Гёкке (Goecke, 1935), присутствие некоторых видов радужниц в водоеме можно установить по характерным погрызам листьев (Рис. 54, 55). Конечно, это не относится к видам, питающимся на взрослой стадии исключительно пыльцой. Кроме того, у некоторых видов растений, как у манника большого (*Glyceria maxima*), побег сильно отрастает в длину и полегает в основании уже после окончания лёта питающейся на этом растении *Donacia semicuprea.* Поэтому в августе над водой видны только новые целые листья, а погрызенные и уже частично отмершие оказываются под водой.

Голова у имаго радужниц направлена ротовыми частями вперед и имеет подвижную шею. Есть мнение, что жуки с такой формой головы (прогнатической) могут откусывать лист исключительно с края, располагаясь при этом обычно на его кромке, поскольку такое положение челюстей не позволяет им освоить для питания плоскость листа (Медведев, Рогинская, 1988). Большинство видов листоедов с прогнатической головой, изученных мною (Беньковский, 2011), в том числе из подсемейств Donaciinae, Zeugophorinae и Criocerinae (кроме *Crioceris*, поедающих спаржу, у которой нет листовой пластинки), питаются на плоскости листа. По разработанной мною классификации способов питания листоедов (Беньковский, 2011), все имаго Donaciinae относятся к группе «планофагов», то есть питающихся на плоскости листа. Термин "планофаг", а также не встречающиеся у радужниц варианты поедания листа, такие как "маргинофаг" (насекомое

сидит на кромке листа и грызет ее) и "планомаргинофаг" (насекомое сидит на плоскости листа у его края и грызет кромку) предложены М.Я. Орловой-Беньковской.

Планофаги 1 типа

Жук сидит на плоскости листа, грызет его небольшими поперечными штрихами – это следы от сходящихся мандибул, симметрично погружаемых в его мякоть. Погрыз несквозной, жук выедает только мякоть.

Среди имаго радужниц встречается два варианта такого способа питания (Беньковский, 2009). **1.** Мелкие погрызы, разбросанные по поверхности листа характерны для *Donacia crassipes* на кувшинке (*Nymphaea*) и кубышке (*Nuphar*) (Рис. 55: 3*в*). Жук сидит на плоскости листа, наклоняет голову вперед и выгрызает в мякоти листа небольшие ямки длиной 0,5–0,75мм и шириной 1,5мм (Рис. 56: 4). При содержании жуков в садке через некоторое время весь лист покрывается этими мелкими погрызами без всякого порядка. **2.** Мелкие погрызы, сходные с таковыми у *D. crassipes*, но расположенные в виде волнистой «дорожки» на плоскости листа стрелолиста обыкновенного *Sagittaria sagittifolia* (Рис. 54: 2) или частухи подорожниковой *Alisma plantago-aquatica*. Такие следы оставляет единственный вид – *D. dentata* (Рис. 56: 1).

Планофаги 2 типа

Насекомое располагается на верхней или нижней (если лист не плавающий) плоскости листа. Во время питания погружает одну мандибулу в толщу листа, в то время как вторая мандибула остается на его поверхности; наклоняет голову в сагиттальной плоскости, поворачивает голову в одну сторону, например, влево и немного вращает ее влево относительно продольной оси (Рис. 56: 2, 5). Таким образом, мандибулы оказываются в вертикальной плоскости к поверхности листа. Жук начинает серию укусов, передвигая голову слева направо. Закончив серию, поворачивает голову направо в горизонтальной плоскости, вращает ее вправо относительно продольной оси и продолжает грызть лист, но уже в обратную сторону, немного продвинувшись вперед между сериями укусов (Рис. 56: 3). Сначала выгрызается небольшая ямка, которая потом расширяется в стороны и в длину. Питаясь таким способом, жук медленно продвигается по листу вперед, оставляя погрыз под собой.

На листьях кормовых растений получаются канавки разной длины (от нескольких миллиметров до 2 см) и шириной 1–3мм с неровными краями. По моим наблюдениям

(Беньковский, 2009), так питаются жуки *Donacia bicolora* и *D. marginata* на ежеголовнике прямом (*Sparganium erectum*), *D. aquatica, D. sparganii* (Рис. 54: 4) и *D. vulgaris* на ежеголовнике узколистном (*S. angustifolium*), *D. semicuprea* на маннике большом (*Glyceria maxima*), *D. cinerea* и *D. vulgaris* (Рис. 54: 3; 55: 2) на рогозе широколистном (*Typha latifolia*), *D. tomentosa* на сусаке зонтичном (*Butomus umbellatus*). По данным Г.В. Олсуфьева (1913), так же питаются жуки *D. malinovskyi* на плавающих листьях манника большого (*G. maxima*).

Жуки обычно прогрызают эпидермис и выгрызают паренхиму листа, оставляя эпидермис с противоположной стороны. Х. Гёкке (Goecke, 1935) сообщает об интересной особенности питания *Donacia semicuprea*: жук прорезает эпидермис между жилками листа и выедает паренхиму. По моим наблюдениям в Московской области, жуки *D. semicuprea* просто грызут лист с поверхности. Следы питания этой радужницы выглядят как белые продольные полосы подсохшего эпидермиса противоположной стороны листа.

В.Б. Шавров (1962) наблюдал, как жуки *D. clavipes* прогрызали верхний и нижний эпидермис и выедали паренхиму листа тростника *Phragmites australis*, оставляя только жилки, принимавшие вид решетки. У этого же автора мы находим описание питания жуков *D. versicolorea* на плавающих листьях рдеста *Potamogeton natans:* «Жуки проедают верхнюю кожуру и ткань листа, оставляя нижнюю сторону неповрежденной; делая укус за укусом, жук очень медленно продвигается вперед и выедает в листе пятна или сплошные полоски шириной по раствору своих верхних челюстей». О том же пишут Л.Н. Дубешко и Л.Н. Медведев (1989): «Жуки питаются на плавающих в воде листьях *Potamogeton*, выгрызая на них узкие полоски и не затрагивая эпидермис нижней стороны». По моим наблюдениям, этот вид прогрызает лист насквозь (см. следующий раздел).

Жуки *Donacia marginata* и *D. bicolora* в садке иногда прогрызали лист насквозь (при недостатке корма), в природе этого, видимо, не случается. Погрыз почти никогда не касается кромки листа, даже когда жук сидит близко к кромке, и голени ног одной стороны тела свешиваются на противоположную сторону листа. Погрыз обычно располагается вдоль оси листа и не пересекает жилок, но у *D. vulgaris* и *D. marginata* может отклоняться от продольного направления и пересекать жилки. По моим наблюдениям в Московской области (Глубокое озеро и пруд в пос. Чашниково), а также по наблюдениям Д.В. Власова в Ярославской области, следы питания жуков *D. cinerea* и *D. vulgaris*, часто встречающихся вместе на рогозе широколистном (*Typha latifolia*), различаются: первый вид прогрызает узкую канавку, шириной в один продольный ряд

клеток паренхимы (Рис. 54: 3*б*, 55: 2), второй – более широкую, затрагивающую два–три ряда клеток (Рис. 54: 3*а*).

Описанный тип погрыза наблюдал А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) у *D. clavipes* и *D. cinerea*. Этот автор отмечал, что повреждается только верхняя сторона листа. По моим наблюдениям, это справедливо только для плавающих листьев. Листья, приподнятые над водой, как у тростника (*Phragmites*) и рогоза (*Typha*), бывают погрызены с обеих сторон.

Планофаги 3 типа

Листоед располагается на плоскости листа на расстоянии от края. Начиная питаться, быстро прогрызает лист насквозь. Как только лист прогрызен, положение головы и работа мандибул в большинстве случаев становятся точно такими же, как описано выше для планофагов 2 типа, но мандибулы охватывают лист с двух сторон. Образуется сквозной замкнутый погрыз неправильной формы. Так питаются имаго *Donacia versicolorea* (Рис. 54: 1) на плавающих листьях рдеста плавающего (*Potamogeton natans*) (Беньковский, 2009) и *D. clavipes* (Рис. 54: 5) на тростнике южном (*Phragmites australis*). В местообитаниях *D. crassipes* на плавающих листьях кувшинки (*Nymphaea candida*) и кубышки (*Nuphar lutea*) часто встречаются крупные, округлые или неправильной формы погрызы (Рис. 55: 3*б*). На нижней стороне листа вблизи отверстия иногда располагается кладка яиц *D. crassipes* (Рис. 63), но погрызы, не использованные для яйцекладки, преобладают. В Глубоком озере (Московская обл.) в течение июня в период лёта *D. crassipes* я трижды осматривал по 10 листьев кувшинки *Nymphaea candida* и нашел: в одном случае 25 сквозных погрызов, все без яйцекладок, в другом – 218 отверстий и 3 кладки яиц, в третьем – 315 отверстий и 2 кладки яиц. Я полагаю, что такой тип повреждений листьев есть способ питания, а не только поиск подходящего места для яйцекладки. Такие же следы питания жуков *D. crassipes* на листьях кувшинки описал Х.Гёкке (Goecke, 1935). Этот же автор (Goecke, 1935) приводит фотографию листа рдеста плавающего (*Potamogeton natans*) с крупными неправильной формы сквозными погрызами от края листа к середине и сообщает, что они оставлены жуком *Macroplea appendiculata*. Л.Н. Дубешко и Л.Н. Медведев (1989) также сообщают, что жуки *M. appendiculata* объедают «с краев плавающие на воде или под водой листья, а иногда и стебли». По моим наблюдениям, такие повреждения листьев оставляют гусеницы бабочки водной огневки *Nymphula* sp. (Lepidoptera: Pyralidae) (Рис. 55: 5).

Особый случай планофагии – питание молодым листом, свернутым в трубку. Жук, симметрично работая челюстями, прогрызает узкую, глубокую ямку через несколько

слоев свернутого листа. Впоследствии, когда лист развернется, один погрыз будет выглядеть как ряд отверстий. Такие ряды отверстий иногда встречаются на листьях тростника южного (*Phragmites australis*) (Рис. 54: 6; 55: 1). Это следы питания жуков *Donacia clavipes* (мои наблюдения; а также Menzies, Cox, 1996) и *Plateumaris braccata* (Böving, 1910; Menzies, Cox, 1996). *D. clavipes* оставляет овальные отверстия, а *P. braccata* – круглые (Menzies, Cox, 1996). Бёвинг (Böving, 1910) отмечал этот тип питания и для *P. rustica* на *Carex vulgaris*.

Поперечные ряды отверстий в листьях рдеста плавающего (*Potamogeton natans*) и кувшинки белой (*Nymphaea alba*) А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) и К. Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1943) рассматривали как следы питания, соответственно, *Donacia versicolorea* и *D. crassipes* на неразвернувшихся листьях. Я находил в Московской обл. (Рузский р-н, Глубокое озеро) такие погрызы на листьях кувшинки чисто-белой (*N. candida*) и рдеста плавающего (Рис. 55: 3*a*, 4). Я заметил, что лист кувшинки разворачивается под водой, а на поверхности воды все листья плоские. При этом уже под водой, на глубине до полуметра листья несли ряды отверстий. Известно, что жуки *D. crassipes* в воду не заходят. Кроме того, описанные погрызы попадались на молодых листьях, отросших после окончания периода лёта этой радужницы. Я предположил, что такие следы могут оставлять моллюски прудовики (Gastropoda: Lymnaeidae). Для проверки я поместил в аквариум два экземпляра прудовиков *Lymnaea stagnalis* и *L. auricularia* и лист кувшинки чисто-белой с грузом (чтобы не всплывал) из Глубокого озера. Через некоторое время в листе появилось два отверстия: округлое и овальное. Лист рдеста плавающего также разворачивается под водой. Единственная радужница, питающаяся в Глубоком озере на этом растении, это *D. versicolorea*. Однако я находил ряды отверстий в листьях рдеста плавающего в конце июня, до начала периода лёта жуков этого вида. Поэтому я могу заключить, что ряды отверстий в листьях кувшинок и рдеста плавающего это следы питания других животных, вероятнее всего, моллюсков прудовиков.

Питание цветками

Литературные сведения. – Собственные эксперименты.

В литературе встречаются большей частью краткие указания о питании жуков *Donacia* и *Plateumaris* цветками, преимущественно пыльцой (Woodruff, 1913; Goecke, 1935; Hoffman, 1940b; Wesenberg-Lund, 1943; Хнзорян, 1954). Основаны они на наблюдениях в природе, когда жуков находили на цветках.

Самки американской *Donacia piscatrix* во время спаривания грызут лепестки и пыльники кубышки *Nuphar advena* (Robertson, 1889). Жуки *Donacia crassipes* обгрызают чашелистики кубышки (*Nuphar*) (Lippok, Renner, 1997). Б. Липпок с соавт. (Lippok et al., 2000) сообщают о результатах вскрытий имаго американских видов *Donacia piscatrix* и *D. texana*, часто посещающих цветки кубышки (*Nuphar advena*): пищеварительный тракт у этих жуков был заполнен пыльцой. Эти американские виды радужниц играют определенную роль в опылении кубышки, чего нельзя сказать о палеарктической *Donacia crassipes*: она встречается в цветках слишком редко, чтобы участвовать в перекрестном опылении, которое производят мухи, пчелы и осы (Lippok, Renner, 1997). Жуки *D. piscatrix* питаются в цветках *Nuphar lutea macrophylla* пыльцой, нектаром, тычинками и играют роль эффективного опылителя (Schneider, Moore, 1977; Lays, 2003).

Я наблюдал в лабораторных условиях питание пыльцой у пяти видов радужниц, собранных в Московской области на цветках (Беньковский, 2010).

Donacia bicolora. В природе жуки обычно грызут листья ежеголовника прямого (*Sparganium erectum*), на корнях которого развиваются личинки этого вида (Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004). Помимо этого жуки встречаются в соцветиях камыша лесного (*Scirpus sylvaticus*). В садке насекомые забираются на колоски камыша, ориентируются головой к вершине, объедают чешуи и лежащие под ними пыльники.

Donacia brevitarsis. Жуки собраны на колосках осоки пузырчатой (*Carex vesicaria*), на корнях которой развиваются личинки этого вида (Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004). В садке жуки обгрызают нераскрывшиеся пыльники мужских колосков.

Donacia obscura. Жуки собраны на колосках осоки вздутой (*Carex rostrata*), на корнях которой развиваются личинки этого вида (Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004). В садке жуки питаются на мужских колосках: располагаются вдоль оси колоска головой к его вершине, захватывают мандибулами и отгибают цветковые чешуи, когда находят нераскрывшийся пыльник, начинают обгрызать его, двигая головой от вершины пыльника к основанию.

Donacia thalassina. Жуки в большом числе найдены на колосках ситняга болотного (*Eleocharis palustris*) на корнях которого развиваются личинки этого вида (Bieńkowski, 1993, 1996). В садках жуки заползают на обоеполые колоски, ориентируются вдоль продольной оси головой к вершине колоска, глубоко погружают голову под чешуйку цветка, двигают головой вверх-вниз и иногда приподнимаются на задних ногах. Жуки съедают нераскрывшиеся пыльники с пыльцой, обгрызают с края цветковую чешую, а

также объедают пыльцу, прилипшую к рыльцам пестика, пропуская эти волосовидные рыльца между своими верхними челюстями, но не перегрызая их.

Plateumaris discolor. Жуки собраны на колосках ситняга болотного (*Eleocharis palustris*). В садке питаются на колосках этого растения способом, описанным выше для *D. thalassina*. Жуков этого вида я находил также на соцветиях одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*). В садке удалось наблюдать питание одуванчиком. Во время спаривания самка располагалась на соцветии, головой к центру, в глубину, обхватывала челюстями длинное рыльце пестика язычкового цветка, облепленное приставшей пыльцой, вела головой вверх, счищала пыльцу с рыльца, но не перегрызала его. Челюсти при этом смыкались попеременно: то верхние, то нижние. Жуков *P. discolor* я находил также на цветках осоки (*Carex*), вахты трехлистной (*Menyanthes trifoliata*), но наблюдать процесс питания не удалось. Личинки этого вида развиваются на корнях осоки (*Carex*) (Bieńkowski, 1993).

Упомянутые выше виды (кроме *D. bicolora*) питаются исключительно пыльцой. Даже при высокой численности жуков я не находил повреждений вегетативных органов кормовых растений. *Donacia impressa*, живущая на камыше озерном (*Scirpus lacustris*), часто встречается на колосках и, очевидно, тоже питается пыльцой: погрызы стеблей отсутствуют, а настоящих листьев этот вид камыша не имеет. Некоторые другие виды радужниц, видимо, в дополнение к основному рациону – листьям, питаются пыльцой как своих основных кормовых растений, так и других. Я находил неоднократно жуков *D. sparganii* и *D. vulgaris* на цветках кувшинки чисто-белой (*Nymphaea candida*) и кубышки желтой (*Nuphar lutea*), а *D. aquatica* на цветках камыша лесного (*Scirpus sylvaticus*), но наблюдать питание мне не удавалось. Возможно, часть литературных указаний кормовых растений имаго радужниц, отмеченных мною как «сомнительные», относятся к поеданию цветков.

Ротовой аппарат жуков, питающихся пыльцой

Приспособления для поедания пыльцы. – Ротовой аппарат имаго радужниц.

Специальные приспособления для поедания пыльцы – густые щеточки из длинных щетинок на лопасти, примыкающей к внутренней стороне мандибулы, и такие же щеточки на максиллах описаны в разных семействах жуков (горбатки – Mordellidae, усачи – Cerambycidae, узконадкрылки – Oedemeridae, пыльцееды – Alleculidae, божьи коровки – Coccinellidae) (Гринфельд, 1978). Среди листоедов подобные структуры были найдены только у видов из эволюционно примитивных подсемейств: Orsodacninae, Palophaginae,

Aulacoscelidinae, Sagrinae (Зайцев, 1988; Kuschel, May, 1996 и мои данные). Экспериментально было изучено питание пыльцой только у одного вида листоедов – *Orsodacne cerasi* (Зайцев, 1988).

Б. Липпок и С. Реннер (Lippok, Renner, 1997) со ссылкой на работы И. Аскевольда (Askevold, 1988, 1990b, 1991b) утверждают: «Ротовые части видов *Donacia*, связанных с *Nuphar* и *Nymphaea* <...>, специализированы к поеданию листьев и не подходят для потребления пыльцы или нектара» (я не нашел в цитированных статьях И. Аскевольда такого категоричного утверждения).

Мною был исследован ротовой аппарат имаго листоедов из подсемейства Donaciinae, питающихся только пыльцой (*Donacia thalassina, Plateumaris discolor*), пыльцой и листьями (*D. bicolora*), потребляющих только листья (*D. clavipes*) и для сравнения – *Orsodacne cerasi* (Беньковский, 2010). У всех этих видов были найдены приспособления для поедания пыльцы (Рис. 57), аналогичные описанным Э.К. Гринфельдом (1978) у поедающих пыльцу жуков из других семейств. От нижнего края мандибулы отходит хитиновая лопасть, усаженная по краю густыми длинными щетинками (служит для сбора пыльцы). Подобную лопасть в литературе иногда называют «простекой». Но словом «простека» обозначают также разные другие структуры: перепончатое или сочленовное образование у внутреннего края мандибулы, которое может быть представлено даже просто пучком щетинок или одной щетинкой, не говоря уже о том, что так протистологи называют выступ тела корненожки (Rhizopoda). По этой причине я избегаю такого многозначного слова. У основания нижнего края мандибулы имеется шероховатая площадка, служащая для перетирания пыльцевых зерен; а лопасти максиллы (галея и лациния) несут на концах густые кисточки из длинных щетинок, которые принимают участие в сборе пыльцы.

Жуки *Donacia brevitarsis, D. obscura* и *D. thalassina* питаются исключительно пыльцой растений, на корнях которых развиваются их личинки (Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004). Многолетние наблюдения автора в Московской обл. показали, что период лёта жуков у этих видов совпадает с периодом цветения кормовых растений (Табл. 19). Такую же синхронность отметил К. Гофман (Hoffman, 1940b) для североамериканских *D. piscatrix* и *D. pubescens,* тоже питающихся пыльцой. Этой синхронности, естественно, не наблюдается у видов, потребляющих листья, например *D. clavipes* (Табл. 19).

Питание тлями и падью

К. Морли (Morley, 1918) описал единственное, до сих пор не подтвержденное никем наблюдение, как в Восточной Англии жуки *Donacia clavipes* поедали тлей *Hyalopterus pruni* (= *arundinis*) (Homoptera, Aphididae) и их падь в пазухах свернутых листьев тростника южного (*Phragmites australis*). Потребление животной пищи крайне нехарактерно для листоедов. Известны отдельные случаи каннибализма, когда жуки или личинки едят яйца, личинок и куколок своего вида (например, Richardson et al., 2010; Кучеров, Кипятков, 2010 и собственные наблюдения). Личинки некоторых Clytrinae, в частности, *Clytra quadripunctata*, обитающие в муравейниках, питаются различными насекомыми, попавшими в муравейник, яйцами, личинками и куколками хозяев-муравьев (Медведев, 1962). В Бразилии жуки *Aristobrotica angulicollis* (Galerucinae) нападали на жуков *Epicauta aterrima* (Meloidae) и выедали брюшко, а в Индонезии жуки *Aplosonyx nigripennis* (Galerucinae), обычно растительноядные, питались в ранах на теле живых змей *Ptyas dispas* (Squamata: Colubridae) (Mafra-Neto, Jolivet, 1994).

Эволюция способов питания жуков

Семейство листоедов известно, предположительно, с триаса (один род с одним видом), а более достоверно – с начала юрского периода (190–195 ± 5 млн лет назад) (Родендорф, Пономаренко, 1962; Santiago-Blay, 1994).

Можно предположить, что наиболее древние листоеды питались пыльцой и имели на мандибулах и максиллах специальные приспособления для ее сбора, как у современных представителей эволюционно примитивных (по: Reid, 1995) подсемейств листоедов: Aulacoscelidinae, Donaciinae, Orsodacninae, Palophaginae, Sagrinae (литературные ссылки см. в разделе «Способы питания жуков»: Ротовой аппарат жуков, питающихся пыльцой). Факт первичности антофагии (питания цветками) у листоедов недооценивается в литературе (Бровдий, 1985). С другой стороны, такое специализированное строение ротового аппарата не препятствует поеданию растительных тканей. Взрослые особи большинства современных радужниц могут есть листья (см., например, Goecke, 1935; Hoffman, 1940b; Беньковский, 2010, 2011).

Эволюционный переход от поедания пыльцы к питанию листьями открыт А.Г. Кирейчуком (1989, 1992) в надсемействах жуков Chrysomeloidea, Cucujoidea и Curculionoidea. Он позволил радужницам стать менее зависимыми от периода цветения кормового растения.

Переход к питанию листьями покрытосеменных растений привел к специализации листоедов по кормовым растениям, поскольку механические и биохимические свойства у листьев разных растений намного более разнообразны, чем у пыльцы. Впоследствии это привело к генетической изоляции и эволюции семейства листоедов (Reid, 1995).

Способы питания личинок

При осмотре толстых корней и корневищ тростника южного (*Phragmites australis*), урути колосистой (*Myriophyllum spicatum*), ежеголовника прямого (*Sparganium erectum*), кубышки желтой (*Nuphar lutea*) и других водных растений часто можно встретить круглые глубокие ямки диаметром до 2мм – следы питания личинок радужниц. Попадаются и сами личинки, глубоко вгрызшиеся в корень или корневище. Маленькая голова и массивная переднегрудь погружены при этом в глубокий погрыз. Переднегрудь плотно затыкает собой отверстие и не позволяет воде и илу попадать в место питания личинки. Личинка держится настолько крепко, что часто не отваливается даже при извлечении растения из воды.

Наблюдать сам процесс питания личинок невозможно из-за скрытного образа жизни. К. Зибольд (Siebold, 1859) и А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) анатомировали пищеварительную систему свежеумерщвленных личинок. При исследовании содержимого кишечника этих личинок под микроскопом не было найдено никаких остатков растительных тканей, а только гомогенная жидкость желтого цвета. На продольных срезах тела личинок, выполненных Бёвингом на микротоме, было видно только прозрачное коричневое вещество. Поэтому Бёвинг пришел к выводу, что личинки радужниц питаются растительным соком. Специализированные лопасти нижних челюстей – максилл (галея и лациния), по мнению этого автора, участвуют в процессе высасывания сока. Поскольку в пищеварительном канале не были найдены даже остатки клеточных стенок, Бёвинг предполагал, что последние растворяются пищеварительными ферментами в процессе жевания.

Растительноядные личинки жуков-щелкунов (Elateridae) и мягкотелок (Cantharidae) разрезают растительные ткани мандибулами и сжимают их, выдавливая сок, которым питаются (Стриганова, 1964, 1966). Предками этих групп были хищники, поэтому их ротовые части устроены иначе, чем у радужниц, и сам способ добывания растительного сока у них иной.

По Э. Хигеру (Heeger, 1855), отродившиеся из яиц личинки радужниц начинают питаться тонкими корешками, переходя по мере роста на более толстые подземные побеги.

Наблюдения А.Г. Бёвинга (Böving, 1910) и мои сборы не подтверждают такой строгой приуроченности: я находил личинок младших возрастов, вгрызшихся в толстые корни, а среди тонких корней – личинок всех возрастов.

По моим наблюдениям, личинки *Donacia bicolora* и *D. marginata* (на ежеголовнике прямом *Sparganium erectum*), *D. impressa* (на камыше озерном *Scirpus lacustris*), *D. dentata* (на стрелолисте обыкновенном *Sagittaria sagittifolia*), *D. cinerea* и *D. vulgaris* (на рогозе широколистном *Typha latifolia*), *D. aquatica* (на ежеголовнике и стрелолисте), *D. tomentosa* (на сусаке зонтичном *Butomus umbellatus*), *Macroplea appendiculata* (на тростнике южном *Phragmites australis*) в значительных количествах скапливаются также в пазухах листьев под водой, причем, там вместе встречаются личинки, сильно различающиеся по размеру. Они прогрызают ямки, как на корнях, или выгрызают в листьях большие полости, в которых помещаются целиком.

Эволюция кормовых связей радужниц

Схема трофических связей радужниц. – Смена кормовых растений в эволюции листоедов.

Адаптация к кормовым растениям играет одну из главных ролей в эволюции семейства листоедов (например, Borowiec, 1984, Бровдий, 1985). Взяв за основу данные о кормовых растениях личинок – монофагов и олигофагов, я построил схему трофических связей, где линиями соединил семейства, к которым относятся кормовые растения одного вида радужниц (Рис. 59). Кувшинковые (Nymphaeaceae) занимают в этой схеме изолированное положение, поскольку на растениях из этого семейства в палеарктической фауне развиваются только настоящий олигофаг *Donacia crassipes* и монофаг *D. ozensis*. Североамериканские родственники этих видов (подрод *Donacia* s.str., по: Askevold, 1991a) связаны с кувшинковыми (Hoffmann. 1940b), но один из них, *D. cincticornis*, отмечен также на урути *Myriophyllum* (Haloragaceae) и пяти видах рдеста *Potamogeton* (Potamogetonaceae) (Berg, 1949, цит. по: Гаевская, 1966; McGaha, 1952; Lays, 2003). Также изолированное положение занимают растения из семейств Hydrocharitaceae и Hippuridaceae. На растениях из первого семейства развивается полифаг *Macroplea huaxiensis*.

Родственными группами листоедов-радужниц (Donaciinae) считают листоедов-трещалок (Criocerinae), листоедов-сагрин (Sagrinae) и жуков-зерновок (Bruchidae). Считается, что радужницы обособились от сагрин в середине мелового периода (Chen, 1941; Borowiec, 1984). Эволюция листоедов пошла по двум направлениям в связи с кормовой специализацией: 1) на древесных двудольных; 2) на водных однодольных и

примитивных водных двудольных; в последнюю группу попадают радужницы. Наземные однодольные растения появились позднее (Borowiec, 1984).

Возраст наиболее древнего ископаемого представителя Sagrinae – 79 млн лет (меловой период) (Poniar, 1999). У видов из подсемейств сагрин и радужниц очень сходные бактериальные симбионты, каких нет у других родственных групп, трещалок и зерновок (Kölsch, Synefiaridou, 2012). Имеется и другая точка зрения: радужницы наиболее близки к трещалкам, а сагрины – к зерновкам (Reid, 1995). Захваткин (1968) указывал на сходный тип эмбриогенеза у радужниц и трещалок, противопоставляя их подсемействам Chrysomelinae, Clytrinae, Galerucinae и Alticinae (Sagrinae не были изучены). Г. Кёльш и Б.В. Педерсен (Kölsch, Pedersen, 2008) на основании анализа митохондриальной и ядерной ДНК вычисляют время отделения подсемейства радужниц: 75–100 млн лет назад. Подсемейство радужниц обособилось в связи с приспособлением к обитанию в водоемах и питанию травянистыми покрытосеменными водными и околоводными растениями. Кормовые растения современных радужниц, такие как Typhaceae, Sparganiaceae, Cyperaceae, Juncaceae, существовали уже 90–100 млн лет назад, а Nymphaeaceae – 120 млн лет назад. Вычисленное время появления радужниц в меловом периоде совпадает по времени с появлением гадрозавров (Ornithischia: Hadrosauridae), питавшихся, вероятно, теми же водными растениями. Зубы у этих динозавров были приспособлены к пережевыванию растительной пищи с примесью песка; песок неминуемо попадал в рот к этим динозаврам, когда они выдергивали травянистые водные растения (Пономаренко, 2006; Пономаренко, Прокин, 2013, 2014). Наиболее древние ископаемые остатки радужницы описаны из нижнего палеоцена Амурской области и имеют возраст 65,5 млн лет (Беньковский, 2015). В местности, откуда происходит эта ископаемая *Donacia,* в нижнем палеоцене по берегам встречались хвощи и папоротники, а также покрытосеменное однодольное *Zingiberopsis attenuata* из семейства Zingiberaceae, а в водоемах – покрытосеменные двудольные с плавающими листьями: *Paranymphaea crassifolia* (разные авторы относят его к Nymphaeaceae или Polygonaceae) и *Quereuxia angulata* неопределенного таксономического положения, а также однодольные *Haemanthophyllum cordatum* (семейство Aponogetonaceae) с погруженными листьями и *Phragmites* sp. (Poaceae) (Красилов, 1976; Golovneva, 2000; Беньковский, 2015, по персональному сообщению Т.М. Кодрул). На плавающих листьях *Quereuxia* sp. из верхнего мела Амурской области описана кладка яиц (*Paleoovoidus multus*) (Vasilenko, 2008), возможно, принадлежавшая какой-то радужнице. Еще более древние, неописанные

до сих пор радужницы известны по изолированным надкрыльям из верхнего мела Монголии (Пономаренко, Прокин, 2013, 2014).

Как было сказано выше (см. раздел «Эволюция способов питания жуков»), взрослые радужницы, по-видимому, исходно питались пыльцой, а впоследствии многие виды перешли частично или полностью к питанию листьями. Личинки листоедов-сагрин, подобно радужницам, строят коконы для окукливания (Зайцев, Данг Тхи Дап, 1982; Lawrence, Reid, 2014.). Личинки радужниц, вероятно, перешли от внутристеблевого обитания (как у сагрин) к жизни на корнях и в пазухах листьев водных растений (Bieńkowski, Orlova-Bienkowskaja, 2004).

По мнению Г. Кёльша и Б. Педерсена (Kölsch, Pedersen, 2008), основанному на результатах исследований ДНК, эволюция радужниц происходила следующим образом. Род *Donacia* исходно был связан с растениями из семейств Sparganiaceae и Nymphaeaceae. На растениях из этих семейств питаются представители наиболее рано обособившихся групп видов. Род *Plateumaris* отделился в связи со специализацией на Cyperaceae, а роды *Macroplea* и *Neohaemonia* в связи с освоением Nymphaeaceae и погруженных высших водных растений. Впоследствии отдельная группа видов рода *Donacia* освоила в качестве корма Cyperaceae.

Я предполагаю, что радужницы исходно питались осоковыми (Cyperaceae) – обычными растениями по берегам водоемов. В настоящее время растения из этого семейства присутствуют в рационе личинок большинства видов радужниц, к нему же приурочена наибольшая доля монофагов и настоящих олигофагов. Также личинки многих современных радужниц питаются на злаках (Poaceae), но злаки появились позже обособления радужниц, в конце мелового периода. П. Жоливе и Т. Хокесвуд (Jolivet, Hawkeswood, 1995) ошибочно относили осоковые и злаки к дополнительным кормовым растениям взрослых радужниц и считали, что личинки радужниц не могут развиваться на растениях из этих семейств, поскольку «только полностью водные растения подходят для развития личинок и куколок». Эволюция радужниц была связана с заселением однодольных растений, произрастающих в прибрежье, на небольших глубинах, которые, по мнению А.Л. Тахтаджяна (1970), были одним из нескольких первичных экологических типов покрытосеменных. В моей схеме (Рис. 59) это Alismataceae, Typhaceae, Sparganiaceae, Butomaceae, Iridaceae, Juncaceae. Личинки, живущие на растениях из пяти последних семейств, сохранили способность питаться также осоковыми и злаками. Наконец, некоторые виды радужниц освоили произрастающие на больших глубинах растения (Potamogetonaceae, Nymphaeaceae, Haloragaceae, Zosteraceae), но утратили

кормовую связь с осоковыми (Cyperaceae). Личинки радужниц из подрода *Donacia* s.str.: *D. crassipes, D. piscatrix, D. proxima, D. cincticornis, D. ozensis*, приспособившиеся к питанию и дыханию на толстых корневищах кувшинковых (Nymphaeaceae), характеризуются наибольшей длиной отростков максилл и брюшных дыхательных крючков. Если принять допущение, что это состояние названных признаков – эволюционно примитивное (что следует из работы Kölsch, Pedersen, 2008), тогда непонятен фактор эволюции, вызвавший укорочение названных частей у прочих *Donacia* и такое же его состояние у представителей других родов Donaciinae. И. Аскевольд (Askevold, 1990a) в кладистическом анализе родственных отношений Donaciinae длинные брюшные крючки личинок из подродов *Donacia* s.str. и *Cyphogaster* считает наиболее эволюционно продвинутым состоянием данного признака.

И. Аскевольд (Askevold, 1990b), описавший из верхнего палеоцена (58 млн лет назад) вымерший вид *Donacia wightoni*, относил его к подроду *Donacia* s.str. И. Аскевольд полагал, что кормовыми растениями этой древней радужницы могли быть Nymphaeales (*Nuphar, Nymphaea, Brasenia*), на которых развиваются все современные представители этого подрода. Ископаемые остатки Nymphaeaceae известны из того же местонахождения.

Более древняя ископаемая радужница, описанная мною из нижнего палеоцена у верхней границы мелового периода (Беньковский, 2015), по своему строению занимает промежуточное положение между подродами *Donacia* s.str. и *Donaciomima*. Кормовые растения современных представителей подрода *Donaciomima* разнообразны, многие питаются на осоковых и злаках.

Современные виды рода *Plateumaris*, обитающие в прибрежных зарослях и на болотах, сохранили примитивное состояние большинства морфологических признаков на стадии имаго по сравнению с другими родами радужниц (Askevold, 1990a). Максиллы личинок рода *Plateumaris* с короткими отростками галеи и лацинии, по-видимому, представляют более примитивное состояние по сравнению с длинными и тонкими у остальных радужниц. Г. Кёльш и Б. Педерсен (Kölsch, Pedersen, 2008) определили время обособления рода *Plateumaris* от эволюционного ствола, ведущего к *Donacia, Macroplea, Neohaemonia* – около 58 млн лет назад. Наиболее древний, вымерший вид *Plateumaris primaeva* найден в нижнем олигоцене (около 30 млн лет назад) (Askevold, 1990b).

Параллельно с заселением новых кормовых растений взрослые насекомые осваивали водную среду. Самки *Plateumaris* откладывают яйца в ткани кормового растения над водой с помощью специального яйцеклада (Hoffman, 1940b; Sota et al., 2007). В пределах рода *Donacia* встречаются переходные варианты поведения: 1) жуки, вообще

не заходящие в воду, 2) заходящие в воду только для яйцекладки, 3) прячущиеся под воду. Наконец, жуки *Macroplea* и *Neohaemonia* ведут полностью подводный образ жизни.

Вред, причиняемый радужницами кормовым растениям

По моим наблюдениям, радужницы в европейской части России не причиняют заметного вреда растениям, даже при высокой численности. Личинки развиваются очень медленно, в течение двух или трех лет, а корни и корневища кормового растения значительно отрастают летом и полностью обновляются за год. Жуки потребляют пыльцу, которая имеется в избытке, или листья, потеря которых компенсируется растением.

В Японии рису (*Oryza sativa*) вредит *Donacia provostii*, и для борьбы с этим видом радужниц приходится применять химические средства (Kobayashi, Koonuma, 1984). На острове Хоккайдо на корнях риса питаются также личинки радужницы *Platreumaris sericea*, вызывая недоразвитие растений, но случаи повреждения риса этим вредителем редки (Nishio et al., 1959) (в оригинале радужница названа «*Donacia simplex*», но это ошибка; по последним данным (Hayashi, 2004), этот вид в Японии не водится).

В Китае радужницы *D. lenzi, D. provostii* и *D. simplex* вредят рису: жуки объедают листья, но бóльший вред причиняют личинки: повреждают корни и корневища, отчего растения увядают и в конце концов гибнут (Chen, 1941). Личинки *D. lenzi* повреждают корни риса в Ю. Корее (Дубешко, Медведев, 1989). Сообщается также о некотором снижении урожая риса вследствие повреждения радужницей *D. provostii* в Китае (Yang, Jing, 1989); личинки этого же вида вредят в Китае корням лотоса (*Nelumbo nucifera*) (Zhu et al., 2013). *D. provostii* вредит рису и в Японии (Kobayashi, Koonuma, 1984). Личинки *D. tuberfrons* вредят рису в Сычуани (Changchi, 1985). П. Жоливе (Jolivet, 1972a) сообщает, что виды рода *Donacia* сильно вредят на рисовых полях в Японии, на Тайване и в Индонезии. В Италии *D. dentata* относится к наиболее серьезным вредителям риса (Ugolini, 1991; Lupi et al., 2012), что довольно странно, поскольку питание этого вида злаками более никем не подтверждено.

В Индонезии радужницы из рода *Donacia* повреждают культивируемый там лотос (*Nelumbo nucifera*) (Jolivet, 1972b).

В Канаде (пров. Манитоба) *Donacia caerulea* и *D. magnifica* развиваются на диком (или черном) рисе (*Zizania aquatica*), но личинки повреждают корни очень незначительно (Melvin, 1966).

На юге Франции в болотистой местности Камарг *Macroplea appendiculata* достигает высокой численности (до 129 экз. на 0,25 м²) и заметно повреждает заросли

водных сорняков: рдеста (*Potamogeton pectinatus*) и урути (*Myriophyllum spicatum*) (Grillas, 1988).

***

В настоящее время накоплен большой материал по кормовым растениям радужниц. В то же время, некоторые из растений, обозначенных мною как "сомнительные", кормовыми не являются. Такие литературные ошибки очень трудно исправить, то есть доказать, что данный вид радужниц нигде по своему ареалу не развивается на данном растении. Питание взрослых радужниц пыльцой цветков, вероятно, распространено шире, чем описано выше. Однако простое нахождение жуков на цветках не может служить доказательством питания пыльцой. Только лабораторные наблюдения, а также результаты вскрытия пищеварительной системы жуков могут служить надежным подтверждением.

Растение как место постройки кокона

Обычно коконы, которые строят личинки радужниц для окукливания, прикрепляются к корням и корневищам своих кормовых растений.

Однако в литературе встречаются указания о нахождении коконов на растениях, не служащих кормовыми соответствующим видам радужниц. Еще А. Аренс (Ahrens, 1810) находил на корнях тростника (*Phragmites australis*) коконы *Donacia simplex*. Этот вид радужниц не развивается на тростнике. Дж. Вествуд (Westwood, 1839) сообщал о находке коконов с жуками «кувшинковой» *Donacia crassipes* зимой на тростнике (*Phragmites australis*) близко к корням. Й. Кальтенбах (Kaltenbach, 1874) отметил несколько случаев нахождения коконов на растениях, на которых не питаются личинки соответствующих видов радужниц: коконы *Plateumaris discolor* на корнях калужницы болотной (*Caltha palustris*), коконы *Macroplea appendiculata* на корнях камыша (*Scirpus*) и хвоща (*Equisetum*), коконы *Donacia fennica* на погруженных в воду частях стеблей тростника южного (*Phragmites australis*). А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) описал редкий случай, когда кокон *Donacia marginata* был прикреплен к листу *Glyceria maxima*, растения, не являющегося кормовым для данной радужницы. Коконы *Macroplea appendiculata* находили в небольшом количестве на корнях *Zannichellia peduncalata* (Grillas, 1988). Лай (Lays, 2003) находил коконы *Donacia marginata* на камыше озерном (*Scirpus lacustris*), на котором эта радужница не развивается. К. Гофман (Hoffman, 1940b) отметил два североамериканских вида, а именно *Donacia hirticollis* и *Neohaemonia nigricornis,* которые прикрепляют коконы к корням разных растений, помимо тех, на которых они питаются. Среди европейских видов «наименее разборчива» в выборе растения для постройки

кокона *Macroplea appendiculata* (см. ниже). Интересно, что два упомянутых американских вида, *D. hirticollis* и *N. nigricornis,* подобно нашей *Macroplea*, проводят большую часть своей взрослой жизни под водой (Hoffman, 1940b). В Нидерландах коконы *Macroplea mutica* были найдены на корнях *Phragmites australis* и *Phalaroides arundinacea*, которыми эта радужница не питается (Koch, 1992).

У меня накопился ряд собственных примеров, большей частью единичных, когда коконы радужниц были прикреплены к корням растений, на которых я никогда не встречал личинок этих видов. Во многих из этих коконов были найдены куколки или даже жуки.

Donacia bicolora. Два кокона с личинками и два – с жуками на корнях *Naumburgia thyrsiflora* (Московская обл., г. Зеленоград).

Donacia clavipes. Один кокон с куколкой на стебле *Equisetum fluviatile* (Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое).

Donacia dentata. Коконы часто попадались на корнях *Carex riparia* в начале летнего сезона, когда еще не отросли корни кормового растения, *Sagittaria sagittifolia* (Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое); один раз в июле – на корне *Glyceria* sp. (Брянская обл., Селечня, р. Сев).

Donacia semicuprea. Коконы с личинками, куколками и жуками на корнях разных видов рода *Carex* (Московская обл., г. Звенигород и пос. Менделеево); 1 кокон с погибшей личинкой и 1 кокон с остатками жука на корнях *Calla palustris* (Ленинградская область: г. Новая Ладога).

Donacia simplex. Один кокон с жуком на корне *Scolochloa festucacea* (Новгородская обл., Едровское оз.).

Donacia vulgaris. Коконы с личинками, куколками и жуками на корнях *Phragmites australis* (Московская обл., Рузский р-н, оз. Глубокое), *Alisma plantago-aquatica* (Московская обл., Одинцовский р-н, пос. Дубки), *Sparganium erectum* (Московская обл., Зеленоград).

Macroplea appendiculata. У этого вида отсутствует приуроченность к определенным растениям для постройки кокона. Коконы встречаются на корнях *Alisma plantago-aquatica, Eleocharis palustris, Glyceria* sp*., Phragmites australis*, *Sagittaria sagittifolia, Sparganium angustifolium, S. erectum, Typha latifolia,* (Московская обл, г. Зеленоград; Рузский р-н, оз. Глубокое; Черниговская обл., г. Батурин).

Macroplea mutica. Один кокон с жуком на корневище *Phragmites australis* (оз. Байкал, Чивыркуйский залив).

Из этого можно заключить, что для нормального завершения развития и превращения личинкам не обязательно требуется корень своего кормового растения; пригодны корни других растений, растущих поблизости.

ГЛАВА 12. РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Изучение репродуктивного поведения насекомых представляет большой научный интерес и интенсивно изучается. Знание особенностей размножения дает ценный материал для изучения филогении, как показано, например, для прямокрылых (Orthoptera) (Alexander, 1964), жуков-навозников (Scarabaeinae) (Hallfter, Edmonds, 1982), жуков-листоедов (Chaboo et al., 2014).

У листоедов репродуктивное поведение отличается большим разнообразием (de Kerville, 1900; Michelsen, 1963, 1966; Jolivet, Petitpierre, 1981; Медведев, Павлов, 1985, 1987; Windsor, 1987; Jolivet, 1988; Choe, 1989; Eberhard, 1991, 1994; Kudo, Ishibashi, 1995; Kudo et. al, 1995; Schulze, 1996; Jolivet, 1999; Константинов, 2002; Konstantinov, 2004; Chaboo et al., 2014). Репродуктивное поведение листоедов представляет собой ряд последовательных этапов (Медведев, Павлов, 1985, 1987; Bieńkowski, 1999; Беньковский, 2011).

А. Брачное поведение

1. Прекопуляционное поведение

а) поиск и привлечение партнера

б) "драки" самцов

2. Спаривание

а) выбор самцом позы для копуляции

б) подготовительный этап + подготовительное ухаживание

в) копуляция (+ копуляционное ухаживание)

г) окончание спаривания

Б. Яйцекладка

В. Забота о потомстве

Одним из первых репродуктивное поведение радужниц описал Г.В. Олсуфьев (Olsoufieff, 1903): у *Donacia fennica* рядом с копулирующей парой обычно сидят два–три самца, терпеливо ожидающих свою очередь. Тот же автор (Олсуфьев, 1913) наблюдал, как при приближении человека пары жуков *D. malinovskyi,* не прекращая копуляции, заползают на нижнюю сторону плавающих по воде листьев манника (*Glyceria*).

Й. Дайбель (Deibel, 1911) наблюдал, как радужницы во время копуляции (около получаса) активно двигали усиками вверх-вниз, после окончания этого процесса оставались какое-то время вместе, а затем копулировали заново.

К. Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1943) отмечал, что самцы *D. crassipes* и *D. cinerea* активно преследуют самок. А. Михельсен (Michelsen, 1963, 1966) в статьях, посвященных поведению жуков-усачей (Cerambycidae), кратко остановился на отдельных моментах спаривания у радужницы *D. aquatica*, в частности, отметил, что во время копуляции самец постукивает усиками по телу самки. Л.Н. Медведев и С.И. Павлов (1985) описали поисковое поведение самцов *D. crassipes*: жуки бегают по плавающим листьям кувшинок (*Nymphaea*), приподнимаются на передних и средних ногах, их усики подняты вертикально и постоянно покачиваются вперед-назад; ориентируются головой навстречу ветру, часто взлетают без видимой причины на высоту до 60 см. Те же авторы (Медведев, Павлов, 1987) описали положение ног самца *D. marginata* во время спаривания: самец ставит свои передние лапки на основной край надкрылий самки, чуть снаружи от переднеспинки, его средние ноги могут располагаться на задних бедрах самки в их центральной или вершинной части. В этой же работе мы находим описание поведения пары радужниц при опасности (приближение тени, сотрясение субстрата): потревоженные жуки *D. marginata* расцепляются и стремятся убежать или улететь, а жуки *D. dentata*, не прекращая спаривания, заползают под воду, под плавающий лист кубышки (*Nuphar*) или стрелолиста (*Sagittaria*). Л.Н. Медведев и С.И. Павлов (1987) наблюдали, как во время спаривания самец *D. marginata* периодически разводит усики в стороны кверху, а затем, сводя их впереди себя, касается их внутренней стороной наружной стороны усиков самки. Б. Липпок и С. Реннер (Lippok, Renner, 1997) утверждают, что спаривание видов *Donacia*, развивающихся на кувшинковых (Nymphaeaceae), происходит под водой. К такому выводу (неверному, по крайней мере, для *D. crassipes*), авторы пришли вследствие того, что эти радужницы откладывают яйца на нижнюю сторону плавающих листьев.

П. Жоливе и Э. Петитпьерре (Jolivet, Petitpierre, 1981) и П. Жоливе (Jolivet, 1999) утверждают, что жуки из родов *Macroplea* и *Neohaemonia,* ведущие подводный образ жизни, спариваются всё же над водой. Й. Чжан с соавт. (Zhang et al., 2010) в лабораторных условиях наблюдали и сфотографировали спаривание *M. huaxiensis* (ошибочно определенной как *M. japana*) под водой. А.Ю. Синёв (персональное сообщение) наблюдал в Глубоком озере (Московская область) спаривание *M. appendiculata* под водой на глубине 2,5 метра.

Недавно было открыто противоборство самцов у одного вида радужниц – *Donacia crassipes* (Константинов, 2002; Konstantinov, 2004). Когда к копулирующей паре приближается одинокий самец, самец из пары начинает быстро двигать надкрыльями и задними ногами, отпугивая пришельца, что иногда имеет успех. Если пришелец

продолжает приближаться и даже переползает через пару, тогда самец из пары покидает самку. Последующая конфронтация самцов заключается в том, что они поворачиваются друг к другу задом и начинают размахивать вверх-вниз задними ногами, ударяя ими друг друга. Иногда самцы принимают еще более необычное положение: отпихивая друг друга вершинами брюшка, забрасывают задние ноги вперед и упираются ими в поверхность листа (Рис. 60: 3). Поединки происходят быстро и не приносят жукам видимых повреждений. Самка при этом отползает в сторону. Когда один из самцов уползает, другой восстанавливает пару. Как видно, задние ноги – основное орудие в поединках самцов *D. crassipes*. Возможно, этим объясняется бóльшая величина задних ног у самцов по сравнению с самками. А.С. Константинов (2002) пишет, что агрессивное поведение – редкость для жуков-радужниц. Этот исследователь наблюдал поведение разных видов радужниц, в том числе и *D. crassipes*, в разных местах: в Беларуси, России, Средней Азии на протяжении более, чем 10 лет, но противоборство самцов отмечал только в одной популяции, на р. Унеча (окр. г. Унеча, Брянская обл.).

Французский автор Г. де Кервиль (Kerville, 1900) описал случай нетрадиционной сексуальной ориентации жуков: радужница *Donacia vulgaris* спаривалась с трубковертом *Apoderus coryli* (Attelabidae). В.Б. Шавров (1962) наблюдал случаи спаривания самцов *D. simplex* и *D. impressa* с самками *Plateumaris sericea*, самца *D. dentata* с самкой *D. marginata*, самца *D. marginata* с самкой *D. versicolorea*.

Подробно описана яйцекладка у ряда европейских видов (Ламперт, 1900; Xambeu, 1909; Олсуфьев, 1913; Goecke, 1935), у североамериканских видов (MacGillivray, 1903; Hoffman, 1940a), у африканского *Donaciasta goeckei* (Grobbelaar, 2009) и азиатского *Macroplea huaxiensis* (Zhang et al., 2010, как «*M. japana*»).

Прекопуляционное поведение

Жуки-радужницы обычно образуют большие скопления на своих кормовых растениях, что облегчает встречу полов. Мне не удалось наблюдать поискового поведения самцов, описанного Л.Н. Медведевым и С.И. Павловым (1985). Названные авторы полагают, что это поведение (описано в предыдущем разделе) связано со сбором запаховой информации о местонахождении самки (феромоны радужниц пока не открыты). Однако я наблюдал в Глубоком озере (Московская обл.) такое поведение у жуков обоих полов.

Спаривание

Подготовительное и копуляционное ухаживание. – Положение и поведение самца во время спаривания. – Питание самок во время спаривания. – Избегание опасности. – Окончание спаривания.

Жуки большинства видов радужниц спариваются открыто на листьях и цветках кормовых растений. Пары *Donacia clavipes* часто располагаются в пазухах листьев тростника южного (*Phragmites australis*). Спаривание продолжается около получаса у разных видов (Deibel, 1911), у *D. marginata* 12–25 минут (Медведев, Павлов, 1987).

Встретив самку, самец забирается на ее надкрылья сзади. «Предбрачного танца», связанного с выбором нужного для копуляции положения, как это имеет место у других листоедов, например, у *Plagiodera versicolora* (Chrysomelinae) и ряда видов *Cryptocephalus* (Cryptocephalinae) (Медведев, Павлов, 1987), я не наблюдал. Самец сразу правильно ориентируется. Усики обоих партнеров направлены вперед и немного разведены в стороны. Самцы *D. bicolora* и *D. brevitarsis* касаются своими усиками по очереди наружной стороны правого и левого усика самки во время подготовительного этапа спаривания. Аналогичное движение наблюдается во время копуляции у *D. sparganii*, а также у других видов, если самка пытается прогнать самца. Эдеагус у радужниц снабжен тегменом, вершина которого в виде узкой лопасти продолжается над эдеагусом (строение этого органа см.: Warchałowski, 1985; Лопатин, Куленова, 1986). Во время копуляции тегмен остается снаружи и прижимается к последнему стерниту брюшка самки.

Самцы всех 16-и изученных мной видов не приступают к копуляции сразу же, как только они займут правильную позицию на надкрыльях самки, эдеагус в течение этого этапа спаривания остается убранным. Самцы 11-и из этих видов осуществляют подготовительное ухаживание: чешут усиковые или теменные бугорки на голове самки своими передними лапками попеременно (Таблица 10). Самцы *Donacia bicolora, D. sparganii, D. thalassina* и *D. vulgaris* осуществляют это движение непрерывно, а самцы *D. aquatica, D. brevitarsis, D. cinerea, D. crassipes, D. dentata, D. obscura* и *D. simplex* – время от времени. Важность этого этапа для успешной копуляции подтверждает наблюдение: когда самец *D. brevitarsis* пытался копулировать сразу, без периода подготовки, самка сопротивлялась, пыталась столкнуть самца назад, обхватив его за бока задними лапками и отогнув конец брюшка вниз. Самец не мог занять нужную позицию, поскольку не мог полностью обхватить средними ногами тело самки. Всё это делало копуляцию невозможной. Жуки *D. cinerea* и *D. crassipes* иногда копулируют сразу, без подготовительного этапа.

Во время копуляции самцы большинства видов продолжают почесывать голову самки или начинают почесывать боковые бугры ее переднеспинки (Рис. 60: 1, Таблица 10). Самцы *D. bicolora, D. cinerea* и *D. vulgaris* чешут теменные бугорки самки непрерывно, у других видов – время от времени. У *D. dentata* ухаживание прекращается с началом копуляции. Только у *D. clavipes, D. versicolorea, Plateumaris braccata, P. discolor* и *P. sericea* не отмечено ни подготовительного, ни копуляционного ухаживания.

Ухаживание путем почесывания теменных бугорков отмечена мной у десяти видов. У самок семи из них эти бугорки очень выпуклые (Таблица 9). У самцов рельеф темени такой же, как у самок, или более сглаженный. Среди изученных мной радужниц выпуклых бугорков нет у видов, у которых отсутствует описанное поведение ухаживания. Интересно, что выпуклость теменных бугорков используется в систематике для диагностики близких видов радужниц, например, чтобы отличить *D. impressa, D. kirgizkaisaka* и *D. bactriana* от *D. thalassina* (Лопатин, Куленова, 1986). Однако функция этих образований до сих пор не была известна. А она, как оказалось, может играть роль прекопуляционого барьера межвидовых спариваний.

Подготовительное и копуляционное ухаживание широко распространены у насекомых. В литературе описано, как в разных семействах жуков самцы почесывают или постукивают передними лапками грудь, надкрылья, вторую пару ног или пигидий самки (Eberhard, 1994). Способ ухаживания, найденный мною у радужниц (самец почесывает голову самки своими передними лапками), не был известен науке для отряда жуков (Coleoptera).

У всех изученных мною радужниц самец использует средние и задние ноги для удержания самки во время спаривания, или задняя пара ног служит дополнительной опорой о лист, на котором сидят жуки. Положение средних и задних ног самца различается у разных видов и связано с пропорциями тела, относительными размерами самцов и самок.

Самец *D. bicolora* во время подготовительного этапа спаривания иногда принимается очень быстро двигать передними лапками и качать головой с вытянутыми вперед и в стороны усиками. Подобные движения усиков я наблюдал у самцов *D. obscura, P. discolor* в начале акта копуляции. Такое поведение описывал А. Михельсен (Michelsen, 1966), назвая его "спонтанной активностью", свидетельствующей о сильном возбуждении.

По моим наблюдениям, подготовительный этап спаривания и копуляция могут чередоваться. Копуляция обычно продолжается недолго (например, у *Donacia cinerea* около 15 минут), а подготовительный этап может растягиваться до нескольких часов.

У разных видов радужниц мне приходилось наблюдать, как одинокий самец, встретив копулирующую пару, пытается забраться наверх, чем тревожит спаривающихся жуков. В результате спаривание обычно прерывается.

Когда у *Plateumaris braccata* встречаются две пары или к паре приближается одинокий жук, самец начинает быстро шевелить расставленными в стороны усиками в вертикальной плоскости поочередно вверх–вниз, поворачивает голову, раскрывает челюсти. Однажды я наблюдал, как самец, находящийся в паре, ухватил другого, приблизившегося самца за переднюю голень и держал его в воздухе, а тот не мог вырваться и висел, расставив в стороны ноги.

Я наблюдал у разных видов радужниц, как сверху на копулирующую пару забирался еще один самец (или даже два). Пришелец занимал положение как во время спаривания, однако не пытался копулировать с самцом, на котором он сидел. Пара при этом не распадалась.

Положение и поведение самца во время спаривания

Donacia aquatica (наблюдал две пары, Московская обл.: Рузский р-н, Глубокое оз.). Самец осуществляет одинаковое ухаживание во время подготовительного этапа и акта копуляции: время от времени он почесывает теменные бугорки самки передними лапками. Его средние ноги обхватывают ее тело с боков, лапки располагаются между средними и задними тазиками или перед средними тазиками; задние ноги опираются о субстрат.

Donacia bicolora (Московская обл.: Рузский р-н, Глубокое оз.; Солнечногорский р-н, Зеленоград). Посадка самца во время подготовительного этапа (наблюдал 10 пар) и акта копуляции (наблюдал четыре пары) не различается. Передними лапками самец почесывает теменные бугорки самки. Средними ногами самец обхватывает самку за плечевые бугорки спереди, средние лапки располагаются между ее передними и средними тазиками или позади средних тазиков. Задние ноги самца опираются о субстрат позади самки, когда она сидит неподвижно, или обхватывают за брюшко, когда она ползет. Во время подготовительного этапа самка иногда выделяет экскременты.

Donacia brevitarsis (Московская обл.: Рузский р-н, Глубокое оз.) (Рис. 62). Во время подготовительного этапа (наблюдал 12 пар) самец располагает второй–четвертый (или третий–четвертый) членики передних лапок на голове самки между глазами и иногда почесывает ими ее теменные бугорки, при этом первый (иногда также второй) членик его передней лапки – на переднеспинке самки внутри от боковых бугров. Средние ноги самца обхватывают спереди плечевые бугры самки, его лапки сходятся или перекрещиваются на

ее заднегруди. Задние ноги самца сходятся под брюшком самки, лапки направлены вперед или скрещены. Поза самца при копуляции аналогична (наблюдал 8 пар).

Donacia cinerea (Московская обл.: Рузский р-н, Глубокое оз. – 12 пар; Солнечногорский р-н, Зеленоград – пять пар). Подготовительный этап отмечен только у пар из Зеленограда: самец изредка почесывает передними лапками бока переднеспинки самки или ее теменные бугорки, его средние лапки обнимают ее тело с боков сразу за ее средними тазиками, задние ноги сведены вместе на ее брюшных стернитах. Во время копуляции (наблюдал 17 пар) самец располагает передние лапки на боках переднеспинки самки с наклоном вперед и вниз или на ее переднеспинке сверху внутри от боковых бугров. Иногда передние лапки самца располагаются несимметрично: одна – на боку, другая – сверху на переднеспинке или на голове самки. Самец время от времени чешет передние боковые бугры переднеспинки, теменные бугорки или голову самки под глазами. Его средние ноги обнимают тело самки с боков, лапки располагаются между ее средними и задними тазиками или на эпиплеврах надкрылий над задними тазиками. Задние ноги самца опираются о субстрат позади вершин надкрылий самки или сходятся вместе на ее брюшных стернитах.

Donacia clavipes (Московская обл.: Рузский р-н, Глубокое оз.). Во время подготовительного этапа (наблюдал три пары) первый членик передних лапок самца находится на переднем крае переднеспинки самки, прочие членики лапки – на ее голове между глазами. Средними ногами самец обхватывает корпус самки позади средних тазиков. Его задние ноги скрещены за ее концом брюшка или свободно вытянуты назад. Во время акта копуляции (наблюдал две пары) передние лапки самца располагаются продольно на переднеспинке самки внутри от боковых бугров или под передними боковыми буграми с наклоном вперед, коготки цепляются за передний край переднеспинки. Положение средних и задних ног самца во время копуляции такое же, как во время подготовительного этапа.

Donacia crassipes (наблюдал четыре пары, Московская обл.: Рузский р-н, Глубокое оз.). Самец осуществляет одинаковое ухаживание во время подготовительного этапа и акта копуляции. Он располагает свои передние лапки на теменных бугорках самки (иногда почесывает), на ее переднеспинке внутри от боковых бугров или на основании надкрылий. Средними ногами самец обхватывает тело самки с боков, его лапки располагаются на эпиплеврах надкрылий самки над средними тазиками или на стерните заднегруди; его задние ноги широко разведены и опираются о субстрат.

Donacia dentata (Московская обл., Рузский р-н, Глубокое оз.). Во время подготовительного этапа (наблюдал четыре пары) самец располагает свои передние лапки на голове самки: первый членик на лобном бугорке, второй и третий – на основании усика или между усиками. Иногда первый членик одной из лапок находится на глазу самки. Время от времени самец почесывает лобные бугорки самки. Его средние ноги обхватывают спереди плечи надкрылий самки, лапки сходятся перед средними тазиками и направлены назад между ними. Задние голени самца сведены вместе под брюшком самки, лапки отведены назад и опираются о субстрат. Самка может ползти или сидеть на месте. Во время акта копуляции самец располагает свои передние лапки несимметрично: первый членик одной лапки – на лобном бугорке самки, другой – на ее глазу. Положение средних ног самца – как во время подготовительного этапа. Его задние лапки опираются о субстрат, когда самка неподвижна, или волочатся сзади, когда она ползет.

Donacia obscura (Московская обл.: Рузский р-н, Глубокое оз.; Солнечногорский р-н, Зеленоград). Во время подготовительного этапа (наблюдал одну пару) самец располагает передние лапки на голове самки несимметрично: левую между усиками, правую справа от правого усика, чуть-чуть почесывает голову самки, но большей частью держит лапки неподвижно. Средними ногами самец обхватывает спереди плечевые бугры самки, а его средние лапки сходятся к середине ее груди. Задние ноги самца обхватывают корпус самки с боков и сходятся на ее втором стерните брюшка почти перпендикулярно к продольной оси тела. Во время акта копуляции (наблюдал шесть пар) первый–третий членики передних лапок самца располагаются продольно на переднеспинке самки внутри от передних боковых бугров, четвертый членик – на голове, коготки – позади теменных бугорков (или за глазами), или вся лапка на переднеспинке самки, или третий–четвертый членики – на голове, а коготки – на теменных бугорках, или вся лапка самца на теменных бугорках самки. Самец иногда почесывает голову самки. Средние ноги самца обхватывают корпус самки с боков, коготки цепляются позади ее средних тазиков или перед ними. Задние голени самца сходятся вместе под брюшком самки, а лапки отведены назад и касаются субстрата или направлены вперед и располагаются на первом–третьем стернитах брюшка самки.

Donacia simplex (Московская обл.: Рузский р-н, Глубокое оз.). Во время подготовительного этапа (наблюдал три пары) передние лапки самца располагаются на теменных бугорках самки или за ее глазами, самец иногда слабо почесывает лапками голову самки. Средними ногами самец обхватывает самку за плечевые бугорки впереди или позади них. Задние ноги самца скрещены под брюшком самки или держатся за

боковые края ее надкрылий. Во время копуляции (наблюдал одну пару) первый и второй членики передних лапок самца располагаются продольно на переднеспинке самки внутри от передних боковых бугров. Третий и четвертый (или только четвертый) членики передних лапок самца находятся на голове самки, ими самец иногда медленно почесывает за глазами самки. Средними ногами самец обхватывает корпус самки в районе заднегруди, средние лапки самца располагаются перед задними тазиками самки или сразу за ними.

Donacia sparganii (наблюдал две пары, Московская обл.: Рузский р-н, Глубокое оз.). Во время подготовительного этапа передние лапки самца располагаются на голове самки, причем, первый членик – на теменном бугорке. Самец почесывает теменные бугорки самки своими передними лапками. Средними ногами самец обхватывает надкрылья самки впереди или, реже, позади ее плечевых бугорков. Задние ноги самца сведены под брюшком самки. Во время акта копуляции первый и второй членики передних лапок самца располагаются продольно у середины переднеспинки самки, третий и четвертый – на ее голове позади глаз или одна лапка – между усиками, а другая – между усиком и глазом; самец почесывает голову самки передними лапками. Положение средних и задних ног самца – как во время подготовительного этапа или задние ноги опираются о субстрат позади самки.

Donacia thalassina (наблюдал семь пар, Московская обл.: Рузский р-н, с. Новогорбово) (Рис. 60: 1). Во время подготовительного этапа самец своими первым и вторым члениками передних лапок почесывает теменные бугорки самки, своими средними ногами обхватывает с боков ее корпус между передними и средними или между средними и задними ногами. Задние ноги самца скрещены под брюшком самки. Во время акта копуляции самец держит передние лапки продольно на переднеспинке самки или второй–четвертый членики – на голове самки за глазами и иногда почесывает ими голову самки. Положение средних ног самца – как во время подготовительного этапа, а задние опираются о субстрат, когда самка неподвижна, или волочатся сзади (редко – скрещены под ее брюшком), когда она ползет.

Donacia versicolorea (Московская обл.: Рузский р-н, Глубокое оз.). Во время подготовительного этапа (наблюдал одну пару) передние лапки самца располагаются продольно на переднеспинке самки внутри от боковых бугров, коготки цепляются за передний край ее переднеспинки, или четвертый членик лапок находится на голове самки над глазом. Средними ногами самец обхватывает самку за бока между средними и задними ногами. Задние лапки самца опираются о субстрат непосредственно позади

задних лапок самки. При копуляции (наблюдал две пары) передние лапки самца занимают положение, как во время подготовительного этапа, а его задние лапки висят в воздухе.

Donacia vulgaris (Московская обл.: Рузский р-н, Глубокое оз.; Солнечногорский р-н, Зеленоград). Во время подготовительного этапа (наблюдал одну пару) самец обхватывает самку задними лапками за второй–третий стерниты брюшка, средними – позади ее средних тазиков, а передними почесывает ее теменные и лобные бугорки. Во время копуляции (наблюдал четыре пары) самец располагает свои передние лапки на боках переднеспинки самки с наклоном вперед и вниз, или сверху на ее переднеспинке внутри от боковых бугров, или сверху на боковых буграх, или на основании ее надкрылий внутри от плечевых бугорков. Самец время от времени почесывает боковые бугры переднеспинки самки. Его средние ноги обхватывают тело самки с боков, лапки располагаются между ее средними и задними тазиками. Задние лапки самца опираются о субстрат.

Plateumaris braccata (наблюдал шесть пар, Саратовская обл.: Хвалынск). Положение ног самца одинаково во время подготовительного этапа и во время копуляции: его передние лапки на плечевых бугорках самки сверху наискосок наружу, средние – обхватывают надкрылья самки с боков перпендикулярно продольной оси тела в районе ее задних тазиков, задние – сходятся под ее брюшком.

Plateumaris discolor (Московская обл.: Рузский р-н: одна пара; Солнечногорский р-н, Зеленоград: три пары) (Рис. 61). Поза самца во время подготовительного этапа и акта копуляции не различается. Его передние лапки располагаются под передними боковыми буграми переднеспинки самки, коготки цепляются за передний край ее переднеспинки или за бока переднеспинки перед передними тазиками. Средними ногами самец обхватывает корпус самки между средними и задними ногами, его задние лапки скрещены под ее брюшком. Ухаживания не наблюдается.

Plateumaris sericea sericea (наблюдал шесть пар, Краснодарский кр.: окр. г. Сочи). Во время подготовительного этапа спаривания самец располагает свои передние лапки на боках переднеспинки самки, 3-й и 4-й членики на передних буграх ее переднеспинки или на ее голове позади глаз. Приступая к копуляции, самец немного сползает назад, шевелит выставленными вперед и расставленными в стороны усиками синхронно: оба влево – оба вправо. Во время копуляции самец располагает свои передние лапки продольно на боках переднеспинки самки, средние – на боках ее тела между средними и задними ногами, задние – сведены под ее брюшком. Ухаживания не наблюдается.

Питание самок во время спаривания. Жуки американской *Donacia piscatrix* спариваются на цветках своего кормового растения, *Nuphar advena*, самки во время спаривания грызут лепестки и пыльники (Robertson, 1889). Л.Н. Медведев и С.И. Павлов (1987) отмечали питание во время спаривания у самок *Donacia dentata* и *D. crassipes*. Я наблюдал, как самки некоторых видов питаются во время подготовительного этапа и акта копуляции: *D. bicolora* – листьями ежеголовника прямого (*Sparganium erectum*), *D. versicolorea* – листьями рдеста плавающего (*Potamogeton natans*), *Plateumaris discolor* – пыльцой ситняга болотного (*Eleocharis palustris*).

Избегание опасности во время спаривания. По моим наблюдениям в природе, при приближении человека, пары радужниц *Donacia aquatica, D. bicolora, D. brevitarsis, D. cinerea, D. crassipes* и *D. thalassina* расцепляются, самец и самка независимо пытаются скрыться: падают с растения или взлетают; или пара жуков падает на землю или на воду вместе, и уже там жуки расцепляются. Спаривающиеся жуки *D. dentata* иногда вместе, не расцепляясь, заползают под плавающий лист кувшинки (*Nymphaea*) (Павлов, 1984).

Окончание спаривания. По моим наблюдениям, в конце спаривания самец оставляет самку обычно без попыток с ее стороны прогнать его. В одном случае самка *Donacia sparganii* сдвинула самца со своих надкрылий правой задней ногой. У *D. aquatica* и *D. vulgaris* самка иногда обхватывает самца задними лапками с боков за надкрылья и пытается стащить его назад. А. Михельсен (Michelsen, 1966) описывает, как самка *D. aquatica* , желая освободиться после окончания спаривания, поднимает задние ноги и быстро поворачивает тело из стороны в сторону, как маятник с точкой качания вблизи середины переднеспинки (Рис. 60: 2). Я наблюдал спаривание только у двух пар этого вида, и таких действий самки увидеть не удалось.

Яйцекладка и яйца

Описание яйцекладок в литературе. – Собственные данные.

Большая часть литературных данных относится к роду *Donacia*. А. Кёликер (Kölliker, 1843) был первым, кто описал форму яиц и яйцекладки у одного вида радужниц, *Donacia crassipes*: яйца овальные, покрыты толстым прозрачным хорионом (оболочкой), окружены губчатой клейкой массой, длиной 0,9мм, шириной 0,2мм. Яйца прикрепляются одним или двумя кругами к нижней стороне листа кувшинки белой (*Nymphaea alba*) вокруг отверстия в листе диаметром 2–4мм. Кёликер справедливо полагал, что самки радужницы не могут опускаться под воду и поэтому проделывают отверстие в листе с

верхней стороны, вставляют в него брюшко и прикрепляют яйца на нижнюю сторону листа. По А.Г. Бёвингу (Böving, 1910), кладки *D. crassipes*, состоящие из 30–40 яиц, расположенных в 3–4 ряда, встречаются иногда также на краях листьев. Г. Ульмер (1918) ошибочно распространяет этот способ яйцекладки на другие виды радужниц и другие растения (рдест – *Potamogeton*).

Э. Перри (Perris, 1848) описал и зарисовал яйца какого-то другого животного, предположительно приписав их радужнице *Donacia bicolora*: «На листьях *Sparganium* яйца желтовато-белые, круглые и немного сплюснутые, твердые, 1мм в диаметре».

Э. Хигер (Heeger, 1854) следующим образом описал яйца и яйцекладку у *Macroplea appendiculata*: «Самки кладут <...> яйца поодиночке на те корневые части, где вырастают густые корневые волоски»; яйца «блестящие, жемчужно-белые, кожистые, почти цилиндрические, едва 0,5мм в длину, вдвое длиннее своей ширины». У этого же автора (Heeger, 1855) находим описание яиц и процесса яйцекладки у *Donacia clavipes*: «Оплодотворенные самки спустя 6–8 дней идут под воду и откладывают днем свои яйца по отдельности на толстые корни (побеги) кормового растения (*Alisma plantago*). Одна самка несет большей частью 40–50 яиц, редко больше, и откладывает их за 14–18 дней, <...>» Это, по-видимому, умозрительное заключение цитировалось в дальнейшем (например, Брэм, 1895, Ламперт, 1900), хотя сразу настораживает неправильно указанное кормовое растение и слишком продолжительное нахождение под водой жука, не приспособленного к подводному обитанию. Яйцо *Donacia clavipes,* по Хигеру, «белое, кожистое, цилиндрическое, гладкое, 1,9мм в длину, вдвое длиннее своей ширины, на концах закругленное».

А.Д. МакЖилливрэй (MacGillivray, 1903) и К. Гофман (Hoffman, 1940a) описали яйца и яйцекладки нескольких североамериканских видов радужниц. К. Гофман (Hoffman, 1940b) наблюдал процесс откладки яиц у ряда североамериканских видов в лаборатории.

В. Ксамбо (Xambeu, 1909) указал размеры яиц, свойственные, по его мнению, всем видам *Donacia* – 1,5–2мм в длину и 1мм в диаметре и видам *Macroplea* – 1мм в длину и 0,5мм в диаметре.

А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) обследовал местообитания, где встречалось по одному виду радужниц на своих кормовых растениях, и нашел яйцекладки *Donacia clavipes, D. marginata, D. semicuprea* и *D. versicolorea*. Я процитирую здесь описание кладки только для *D. marginata*, поскольку я сам не находил яиц этого вида: «Длинные кладки *D. marginata* (около 25 яиц в три ряда) находятся между погруженными частями наружных

листьев *Sparganium ramosum*, они прилеплены к выпуклой стороне листа и покрыты тонкой мембраной края следующего, более наружного листа».

Й. Дайбель (Deibel, 1911) описал яйцекладки *Donacia crassipes* и *D. versicolorea*.

Г.В. Олсуфьев (1913) наблюдал процесс яйцекладки у *Donacia malinovskyi*. Самка начинает кладку в том месте листа манника большого (*Glyceria maxima*), где он еще сложен по средней жилке, то есть в 2–4 см под водой. Самка садится на нижнюю сторону листа, голенями задних ног сжимает его края, просовывает между краями листа яйцеклад и откладывает яичко. Самка в процессе яйцекладки перемещается по листу вверх и откладывает 25–50 яиц ровным рядом почти перпендикулярно к краю листа. Часто самка не опускается под воду, а находит и продолжает другую кладку, поэтому получаются ряды, содержащие до 150 яиц. Листья с кладками хорошо заметны, так как склеенные края поднимаются над водой, а свободный конец листа лежит на воде.

Х. Гёкке (Goecke, 1935) описал яйцекладку *Donacia tomentosa* и *Macroplea appendiculata. D. tomentosa* откладывает яйца одним–двумя продольными рядами на стебли сусака зонтичного (*Butomus umbellatus*); кладка имеет вид цепочки примерно из 25 яиц, уложенных вплотную одно за другим. Кладки яиц *M. appendiculata* были найдены на рдесте плавающем (*Potamogeton natans*), листья которого имеют очень длинные прозрачные листовые пазухи, окружающие тонкие стебли. Самка *M. appendiculata* вставляет яйцеклад в пазуху листа и откладывает яйцо к яйцу в косом направлении, прикрепляя их к внутренней стороне пазухи вдоль средней жилки.

К. Гофман (Hoffman, 1940b) описал яйца 11 североамериканских видов и предложил определитель яйцекладок.

По В.Б. Шаврову (1962), *Donacia bicolora* откладывает яйца рядами в пазухи кормового растения, где и начинают свое развитие личинки.

К. Отто (Otto, 1985) пишет, что самки *Donacia cinerea* откладывают яйца одно к одному в ткани кормового растения (*Typha* sp.) под водой.

Самки *Macroplea japana* откладывают ряд из 3–7 яиц между листьями на конце веточки кормового растения, *Hydrilla verticillata* (Zhang et al., 2010), а у другого вида того же рода, *M. mutica*, ряд из 3–20 яиц помещается на стебле рдеста (*Potamogeton*), прикрытом листом (Laux, Kölsch, 2014).

Мало известно в отношении яиц и яйцекладки у радужниц из рода *Plateumaris*. Э.Шварц (Schwarz, 1893) был первым, кто заметил разницу в строении яйцеклада у *Donacia* и *Plateumaris*: у самок *Donacia* яйцеклад спрятан в брюшко, а у самок *Plateumaris* нижняя створка яйцеклада выступает наружу, сильно склеротизована и по краю зазубрена.

Шварц предполагал, что яйцеклад у *Plateumaris* – это орудие для откладывания яиц в ткани стебля или корня растения и связывал это с образом жизни имаго: в то время, как *Donacia* обитают на водоемах, *Plateumaris* – на болотах. А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) получил в лаборатории яйца *P. braccata*. Они были отложены ночью по отдельности на основания листьев тростника южного (*Phragmites australis*) над водой. Остался открытым вопрос, насколько естественным было это поведение жуков или оно было обусловлено нахождением в садке. Яйца внешне отличались от яиц *Donacia*: они были крупнее, 1мм в длину, имели белый желток вместо желтого, тонкую гладкую оболочку вместо обильной беловатой желевидной массы.

К. Гофман (Hoffman, 1940b) наблюдал процесс яйцекладки у *Plateumaris flavipes*: самка ползет вниз по стеблю камыша (*Scirpus americanus*) или рогоза широколистного (*Typha latifolia*), но, не доходя до воды, поворачивается, проползает немного вверх, выходит на край стебля или листа и вставляет яйцеклад в ткань растения. В каждое углубление самка откладывает по одному яйцу. Длинная ось кладки – проколов параллельна краю листа. Яйцо, так же, как у *P. braccata*, лишено желевидной оболочки и имеет белый желток, а не желтый, как у *Donacia*.

Самки палеарктических видов *Plateumaris*, в отличие от *Donacia*, имеют сильно склеротизованный плоский треугольный яйцеклад, как у американских видов. Возможно, все они откладывают яйца в ткани растений, хотя К. Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1943) предполагал, что *Plateumaris* откладывают яйца на злаки и корни осок.

Самки дальневосточного *Plateumaris constricticollis* откладывают яйца в стебли кормовых растений, причем длина яйцеклада разная у разных подвидов и связана с видом кормового растения (Sota et al., 2007). *P. constricticollis toyamemsis* имеет короткий яйцеклад и откладывает яйца в тонкие стебли *Carex* и *Eleocharis*. Самки *P. constricticollis babai* имеют длинный яйцеклад и откладывают яйца в толстые стебли *Phragmites*, а когда им в эксперименте был предложен *Eleocharis*, нормальной яйцекладки не получилось, так как яйцеклад насквозь протыкал тонкие стебли.

Кладки *Donaciasta goeckei* (5–32 яйца в кладке) были найдены между частично перекрывающимися плавающими листьями кормового растения *Nymphaea nouchali* var. *ovalifolia* (Grobbelaar, 2009).

Описание найденных яйцекладок (определение видовой принадлежности см. в главе 2 «Материал и методы» в разделе "Нахождение и сохранение яйцекладок").

Яйца разных видов *Donacia* выглядят сходно. Они продолговатые, ориентированы своей длинной осью всегда параллельно поверхности листа или стебля, на который

отложены, белого цвета, полупрозрачные, окружены беловатой желеобразной массой, благодаря которой они приклеиваются к растению. Перед головным концом эмбриона в этой желеобразной массе виден белый сгусток – скопление симбиотических бактерий, оставленных самкой при яйцекладке. Вылупляющаяся личинка проглатывает бактерий, которые в дальнейшем попадают в особые выпячивания кишки (о роли бактериальных симбионтов см. в Главе 14).

Donacia clavipes (Рис. 64: 7). Кладки найдены в середине июля в оз. Глубокое (Московская обл.: Рузский р-н) на тростнике южном (*Phragmites australis*). Яйца прикреплены под водой к внутренней стороне нижних листьев, окружающих стебель, или к стеблю под этими листьями. Кладка ориентирована вдоль стебля, яйца располагаются в один ряд, немного наискосок относительно продольной оси кладки. Эмбрионы ориентировны головами к поверхности воды. На одном стебле я находил до трех кладок в пазухах разных кроющих листьев. В кладках было от пяти до 16 яиц (изучено четыре кладки). Были найдены еще две кладки, содержавшие 33 и 48 яиц. Яйца в них располагались не строго в один ряд, а кое-где в два ряда. Возможно, они принадлежали не одной, а нескольким самкам. Расстояние от верхнего яйца в кладке до поверхности воды составляло 17–33,5 см. Это та глубина, на которую опускается под воду самка для откладки яиц. Таким образом, можно видеть, что данные Э. Хигера (Heeger, 1855) (см. выше) неверны не только в отношении кормового растения, но также места и формы яйцекладки.

Donacia crassipes (Рис. 63). Кладки найдены в мае, июле и августе в оз. Глубокое (Московская обл.: Рузский р-н) на нижней стороне листьев кувшинки чисто-белой (*Nymphaea candida*), кувшинки Марлиака (*Nymphaea* x *marliacea* hort.) и кубышки желтой (*Nuphar lutea*). Яйца располагаются в два ряда по дуге вблизи отверстия в листе, прилегают одно к другому длинной стороной, ориентированы своей продольной осью перпендикулярно краю отверстия. В кладке 11–35 яиц (изучено 11 кладок). Эмбрионы направлены головой к краю отверстия. Отверстие в листе округлое или овальное, обычно с неровными краями, шириной 1,2–3,5мм. Около отверстия обычно находится одна кладка, в одном случае было две кладки по разные стороны отверстия. Известные из литературы кладки яиц североамериканских радужниц, живущих на кувшинковых, *Donacia cincticornis, D. palmata* и *D. proxima* имеют точно такой же внешний вид (Hoffman, 1940a).

Donacia dentata (Рис. 64: 6). Кладки яиц встречаются с середины августа до начала сентября в оз. Глубокое (Московская обл.: Рузский р-н) на нижней стороне плавающих листьев стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia*) и иногда между двумя

частично перекрывающимися листьями. Я осматривал также стебли, пазухи листовых черешков, но нигде больше яиц не нашел. Кладки располагаются на расстоянии 1–1,5мм от края листа, содержат 18–34 яйца (изучено шесть кладок). Продольная ось яйца обычно направлена параллельно краю листа или под небольшим углом к нему, хотя встречаются яйца, ориентированные в разных направлениях, вплоть до перпендикулярного к краю листа, большей частью, на краю кладки. Только в одной из найденных кладок все яйца располагались перпендикулярно краю листа.

Donacia semicuprea. Яйца найдены в середине июля в Москве-реке в окрестностях г. Звенигород (Московская обл.) на маннике большом (*Glyceria maxima*). Они прикреплены к стеблю, внутренней или наружной стороне листьев, окружающих стебель, под водой. Кладки состоят из большого числа яиц и, возможно, принадлежат нескольким самкам. Некоторые кладки помещались не в пазухе, а открыто на наружной стороне листа, вероятно, из-за отмирания листа, покрывавшего их.

Donacia thalassina. Кладки яиц найдены в середине июня – начале июля в канавах (Московская обл.: Солнечногорский р-н, г. Зеленоград; Рузский р-н, с. Новогорбово) на ситняге болотном (*Eleocharis palustris*) под водой. Яйца прикреплены к внутренней стороне нижнего чешуевидного листа, окружающего стебель. В кладке 11–35 яиц (изучено 9 кладок). Яйца располагаются в два ряда в верхней части кладки и в один ряд внизу, или всюду в два ряда, или образуют группу из трех неправильных рядов. Кладка параллельна краю листа, а яйца немного наклонены наружу верхним концом. Эмбрионы ориентированы головой вверх. На листе обычно одна, реже две кладки, в последнем случае они располагаются на одном краю листа одна над другой или на разных краях листа.

Donacia versicolorea. Кладки найдены в августе в оз. Глубокое (Московская обл.: Рузский р-н). Они располагаются между двумя листьями рдеста плавающего (*Potamogeton natans*), всегда вблизи края верхнего листа и содержат 13–36 яиц (изучено восемь кладок). Продольная ось яйца направлена обычно под небольшим углом к краю верхнего листа, но на краю кладки встречаются яйца, ориентированные в разных направлениях (Рис. 64: 1–5). Желеобразная масса, окружающая яйца, склеивает оба листа. Иногда между парой листьев бывает две кладки. Самое простое объяснение такого внешнего вида кладки дал А.Г. Бёвинг (Böving, 1910): самка выбирает преимущественно плавающие листья, которые подстилаются другими листьями. По Х. Гёкке (Goecke, 1935), самка с одного плавающего листа тянет к себе лапками другой лист и задвигает его под первый, и после этого осуществляет яйцекладку. К. Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1943) предложил иное

объяснение: самка покрывает край листа яйцами и прикрывает их лежащим рядом листом. Я могу согласиться с двумя первыми объяснениями, но третье представляется сомнительным, так как не объясняет, почему кладка всегда одинаково ориентирована (ее продольная ось параллельна краю) именно по отношению к верхнему листу.

***

Таким образом, репродуктивное поведение радужниц в целом и его отдельные этапы, такие как ухаживание, яйцекладка, остаются темой для дальнейших исследований. До сих пор эти вопросы изучены только у отдельных европейских видов и на малом числе особей. Вместе с тем, подобные наблюдения представляются технически несложными и доступными в экспедиционных и стационарных условиях.

ГЛАВА 13. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ РАДУЖНИЦ

Тому назад минуту или две
Сидела бабочка на рукаве.
Она была хрупка, была бела,
А улетела, как и не была.

Но через год не в наши ли края
Она вернется из небытия,
Прошелестит и в дымке пропадет,
Чтобы опять возникнуть через год.

А если что-то надо объяснять,
То ничего не надо объяснять.
А если всё же стоит объяснить,
То ничего не стоит объяснить.
/М.К. Щербаков/

Наиболее раннее сообщение о продолжительности развития радужниц мы находим в статье Э. Мюльзана (Mulsant, 1847). Этот исследователь весной поместил в сосуд с водой и грунтом кусты ежеголовника (*Sparganium erectum*) и несколько жуков *Donacia simplex* и *D. marginata*. Осенью он осмотрел эти растения, обнаружил в пазухах листьев под водой личинок радужниц и решил, что они развились из яиц, отложенных жуками, посаженными в садок. В это же время он нашел в природе на корнях ежеголовника коконы с молодыми жуками. На этом основании Мюльзан сделал вывод, что личинки радужниц развиваются в течение теплого времени года с весны до осени. Уже А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) отмечал неубедительность этих рассуждений. Действительно, из текста статьи (Mulsant, 1847) нельзя заключить, что растения были тщательно осмотрены перед помещением в сосуд. В пазухах листьев могли быть принесены из природы личинки (у *D. simplex* и *D. marginata* это их обычное местообитание), которые и были обнаружены во время осмотра растений в сентябре.

Э. Перри (Perris, 1848) находил куколки *Donacia bicolora* в августе и полагал, что они происходят из яиц, отложенных в марте или апреле, когда начинается массовый лёт у этого вида. Из этого Перри заключал, что личинка развивается пять или шесть месяцев.

Э. Хигер (Heeger, 1854) описывает личинок, коконы с куколками и имаго *Macroplea appendiculata,* найденных в сентябре (жуки в коконах до ноября) на стеблях плавающего рдеста (*Potamogeton natans*). Самки откладывали яйца осенью. По мнению этого исследователя, зимовка у этой радужницы происходит на стадии яйца, в мае–июне следующего года из яиц появляются личинки, которые в августе строят коконы и окукливаются, а через 18–20 дней из коконов выходят жуки. В другой работе того же автора (Heeger, 1855) мы находим предположение, что личинки *Donacia clavipes*

развиваются пять или шесть недель; жуки молодого поколения начинают вылупляться из коконов в конце сентября–октябре, поднимаются на поверхность воды, вскоре спариваются, а жуки, выходящие в ноябре, спариваются следующей весной; зимуют жуки под водой среди гниющих растительных остатков.

В. Ксамбё (Xambeu, 1890, 1893) сообщал о зимовке личинок *Donacia aquatica*. В другой работе тот же автор (Xambeu, 1909) описал некоторые моменты жизненного цикла *Macroplea appendiculata*: личинки присутствуют в водоеме круглый год, стадия куколки продолжается 20–25 дней, коконы с полностью сформированными жуками встречаются в августе, а с сентября по начало ноября в коконах находятся только личинки и куколки. Несмотря на такие наблюдения, представление об одногодичном жизненном цикле у радужниц и развитии личинок в течение одного теплого сезона было широко распространено в XIX веке и нашло отражение в разных научных и научно-популярных изданиях (Брэм, 1895; Miall, 1895; Ламперт, 1900).

А.Д. МакЖилливрэй (MacGillivray, 1903) был первым, кто обратил внимание на то, что личинки *Donacia palmata*, собранные одновременно, значительно различались по размеру. Он объяснял это длительным периодом лёта жуков и яйцекладки, но ничего не сказал о продолжительности развития личинок.

А.Г. Бёвинг (Böving, 1910) предпринял попытку исследовать продолжительность развития радужниц. В течение 1902–1904 гг. он в одном и том же пруду в Дании регулярно, не реже одного раза в месяц, круглый год собирал личинок *Donacia semicuprea* и измерял их длину. Каждый раз он обрабатывал от 12 до 63 экземпляров. Личинки, собранные с мая по август, представляли три группы по длине: 1–3, 5–8 и 10–11мм, а с сентября по апрель варьировали от 4 до 11мм. Похожие результаты были получены и в отношении *D. marginata.* На этом основании Бёвинг опроверг мнение, что развитие личинки заканчивается в летнем полугодии, и утверждал, что оно продолжается, по крайней мере, в течение двух летних сезонов с остановкой роста зимой. Бёвинг не смог проследить рост личинок *D. semicuprea* после первой зимовки. Он объяснял это, главным образом, значительными различиями размеров личинок самцов и самок, подобно коконам этого вида. Поэтому, вопрос, завершается ли развитие в течение второго лета, или требуется третье, остался открытым.

Й. Дайбель (Deibel, 1911) наблюдал яйцекладку *Donacia cinerea* во второй половине июня, а личинок, приступающих к окукливанию, в начале октября. Из этого он заключил, что развитие личинки продолжается три месяца.

К. Гофман (Hoffman, 1940b) отмечал, что мелкие и крупные личинки некоторых североамериканских видов радужниц встречаются в теплом сезоне раньше периода откладки яиц, что свидетельствует, по крайней мере, о двухлетнем жизненном цикле.

Л.Н. Медведев и Ю.М. Зайцев (1980) обнаружили молодых и взрослых личинок *Neohaemonia voronovae* в начале августа, когда кончается период активности имаго этого вида. Учёные предполагали, что личинки окукливаются весной, а вся генерация двухлетняя.

Donacia tuberfrons в Китае имеет одно поколение в году, имаго живет 6,6–9,5 дней, яйцо развивается 15,3–19,5 дней, личинка – 291–323,8 дня, зимует, закопавшись в грунт на глубину до 25 см, стадия куколки продолжается 7,7–8,1 дня (Changchi, 1985).

К. Отто (Otto, 1985) установил, что жуки *Donacia cinerea* обычно выходят из коконов в июне–июле, перезимовав в коконах, но некоторые жуки появляются в октябре–ноябре (до зимовки). Исходя из этого, автор заключил, что одна часть особей проводит под водой два года, а другая – только год.

К. Янг и Я. Джинг (Yang, Jing, 1989) опубликовали схему фенологии *Donacia provostii* в Китае, указывающую на однолетний цикл развития. Лёт жуков происходит с начала июня до середины июля, личинки развиваются три месяца: с конца июня до конца сентября, строят коконы и в них зимуют, а окукливаются непосредственно перед вылетом с конца мая до конца июня. Ч. Цин с соавт. (Qin et al., 2009) для *D. provostii* указали также однолетний цикл с зимовкой на личиночной стадии; продолжительность стадий яйца, куколки и имаго: 8–10, 15–18, 7–12 дней, соответственно. В лабораторных условиях эти авторы определили температурный порог развития личинок: 11,74±2,36°C и сумму эффективных температур: 158,08±22,98°C.

А. Мензиз и М. Кокс (Menzies, Cox, 1996) предполагали, что период активности жуков *Donacia* зависит от зимующей стадии: когда зимует жук в коконе, то лёт происходит весной и в начале лета, а когда зимует личинка, развитие заканчивается следующим летом, и лёт происходит во второй половине лета и осенью.

Успешное исследование жизненного цикла шести видов радужниц было проведено автором настоящей работы (Bieńkowski, 1996; Беньковский, 1998).

Й. Чжан с соавт. (Zhang et al., 2010) проследили развитие *Macroplea japana* в полевых и лабораторных условиях в Китае. Они отмечают одно поколение в году, зимовку чаще всего на стадии куколки или имаго, но иногда также личинок старшего возраста или имаго в коконах.

Данных о продолжительности развития яиц радужниц в литературе немного. Установлено, что у *Donacia crassipes, D. marginata, D. semicuprea, D. versicolorea* и *Plateumaris braccata* яйцо развивается 8–12 дней (Böving, 1910), у *D. malinovskyi* и *D. palmata* – 10 дней (Олсуфьев, 1913; MacGillivray, 1903). Х. Гёкке (Goecke, 1935) отмечает, что личинка радужниц вылупляется, приблизительно, через 14 дней после яйцекладки. Яйца *Macroplea japana* развиваются 7–15 дней (Zhang et al., 2010).

Продолжительность стадии куколки у *Donacia semicuprea* не превышает 15–20 дней (Xambeu, 1898), у *Macroplea appendiculata* и *D. bicolora* – 20–25 дней (Xambeu, 1909), у *D. cinerea* и *M. mutica* составляет один месяц (Goecke, 1933; Klefbeck, 1916). По данным Й. Дайбеля (Deibel, 1911), у *D. cinerea* через четыре недели после окукливания в коконах уже находятся жизнеспособные имаго. Иногда стадия куколки может продолжаться до следующей весны (Goecke, 1935).

О числе личиночных возрастов у листоедов-радужниц известно немного. Й.Дайбель (Deibel, 1911) измерял длину брюшных дыхательных крючков у личинок *Donacia vulgaris* и выделил шесть групп, различающихся средними значениями. Дайбель соотнес эти группы с личиночными возрастами. От каждого из шести возрастов было измерено 3–4 личинки. Хотя автор указывает, что изученный признак слабо варьировал, такое небольшое число изученных экземпляров и анализ только средних значений длины крючков вряд ли позволяет сделать обоснованный вывод о числе возрастов. К. Отто (Otto, 1985) определил у *Donacia cinerea* четыре личиночных возраста. Х. Рейд (Reid, 1993) измерил ширину головы и длину брюшных крючков у 36 экземпляров личинок австралийской *Donacia australasiae*, собранных одновременно, и установил, что имеется четыре размерных класса, соответствующих четырем возрастам (из работы не ясно, попали ли в сборы личинки первого возраста). Личинки обитающей в Ю. Африке *Donaciasta goeckei*, собранные в январе и апреле, распадаются по ширине головы и длине брюшных крючков на три размерных класса, соответствующих 1-му, 3-му и 4-му личиночным возрастам (Grobbelaar, 2009). Й. Чжан с соавт. (Zhang et. al., 2010) наблюдали в лаборатории развитие *Macroplea japana* от яйца до куколки и установили 3 личиночных возраста. По моим данным, у *Donacia clavipes, D. crassipes, D. dentata, D. semicuprea* и *D. thalassina* пять личиночных возрастов.

Широко распространено мнение о том, что личинки радужниц образуют коконы и окукливаются в них в год, предшествующий вылету, а жуки не покидают коконов до будущей весны. Однако для некоторых видов отмечается, что постройка кокона происходит непосредственно в год вылета имаго (Hoffman, 1940b).

Наряду с этим, имеются сообщения о зимовке имаго радужниц, в том числе *Donacia aquatica* и *D. bicolora*, на суше среди листового опада и травы (Ahrens, 1810; Perris, 1848; Xambeu, 1909). Э. Хигер (Heeger, 1855) пишет, что жуки *D. clavipes* зимуют на дне водоема (сложно представить, как это возможно для жука, не приспособленного к длительному нахождению в воде). Д. Ийттенбогарт (Uyttenboogaart, 1905) сообщает о нахождении живого жука *D. marginata* 29 ноября под корой тополя. Делахон (Delahon, 1926) ловил жуков *D. obscura* 28 сентября, 14 и 22 октября, а *Plateumaris discolor* 30 сентября.

Х. Гёкке (Goecke, 1933) специально исследовал зимовку жуков-радужниц вне кокона. На водоеме, где обитает *Donacia impressa,* он обследовал в январе и марте обрезанные крестьянами сухие полые стебли тростника *Phragmites* (кормовое растение этого вида радужниц – камыш озерный, *Scirpus lacustris*, не имеет полых стеблей) и нашел там 27 живых жуков *D. impressa*, которые дожили в неволе до середины июня. Гёкке сделал вывод, что часть жуков этого вида покидает коконы осенью и зимует в пустых стеблях тростника, но большая часть жуков вылупляются следующей весной.

По К. Гофману (Hoffman, 1940b), североамериканская *Donacia caerulea* образует коконы в год, предшествующий вылету, но весной до появления жуков попадаются только пустые коконы. Зимовку имаго этого вида вне водоема подтверждает их нахождение в листовом опаде в начале марта, то есть на месяц раньше начала их массового лёта (Marx, 1957).

И. Аскевольд (Askevold, 1991b) сообщает о нахождении жуков североамериканского *Plateumaris shoemakeri* зимой в листовом опаде и ранней весной среди кустарников на расстоянии от водоема. Даты нахождения имаго американских видов *Donacia magnifica* и *P. nitida* свидетельствуют об их зимовке вне коконов (Marx, 1957, Askevold, 1991b). Имаго *Neohaemonia flagellata* и *N. nigricornis* были найдены в ноябре в листовом опаде (Askevold, 1988).

Описание изученных циклов развития

Donacia aquatica

Материал был собран в 10км западнее г. Зеленоград (Московская обл.), в канаве у обочины Пятницкого шоссе, заросшей водной растительностью, в августе и октябре 1994 г. и с апреля по август 1995 г. В месте сборов *D. aquatica* питается на осоке вздутой (*Carex rostrata*) и ситнике скученном (*Juncus conglomeratus*), других радужниц на этих растениях не было. Яйцекладки найти не удалось. Всего было собрано: 254 личинки и 48 коконов (34

с личинками, 11 с куколками и 3 с жуками). Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у всех личинок без учета дат сборов показано на Рис. 71. К сожалению, из-за относительной малочисленности личинок, не было найдено ни первого, ни второго личиночных возрастов. Средние значения и пределы изменчивости ширины головы и длины брюшных крючков у всех личинок приведены в таблице 15.

Структура популяции в течение летнего сезона показана на Рис. 76. Лёт жуков происходит с конца мая до середины июня. Яйцекладка, очевидно, происходит в июне. Уже в середине июня в популяции присутствуют маленькие личинки (длина 3,4–4,4мм) третьего и четвертого возрастов, вышедшие из яиц в текущем году. Они остаются на зимовку (сравните размерный и возрастной состав популяции 8 июля и 1 октября 1994 г., 23 апреля и 6 августа 1995 г.). В течение второго летнего сезона личинки линяют на пятый возраст при длине 5,8–9,2мм. Личинки пятого возраста зимуют. После второй зимовки личинки, достигнув максимальной длины 13,6мм, приступают в июне к постройке коконов. Жуки появляются из куколок в августе. До этого момента *D. aquatica* демонстрирует тип жизненного цикла, сходный с таковым у *D. clavipes, D. semicuprea* и *D. thalassina* (описаны ниже). Но дальше появляется отличие. Ни перед зимовкой (в октябре), ни после нее (в апреле), несмотря на обилие в сборах личинок, не было найдено ни одного экземпляра в коконе. Все коконы, прикрепленные к корням, были пустые. В конце мая на листьях и соцветиях осоки в массе появляются жуки. Очевидно, они выходят из коконов осенью и зимуют на суше. В окрестностях Зеленограда мне не удалось найти жуков осенью. Но в другом месте Московской обл. (Рузский р-н, пос. Новогорбово, пруд) 13–14 сентября 1994 года я нашел на корнях ситняга (*Eleocharis palustris*) и манника (*Glyceria fluitans*) много личинок, а на корне манника еще один кокон с куколкой – все относились к *Donacia aquatica*; было также много пустых коконов, а над водой, на листьях манника – жуки этой радужницы. В этой местности жуки *D. aquatica* впервые появляются в сезоне в мае, лёт продолжается в июне, а в июле их уже нет (мои наблюдения 1993–1998 гг.). 30 апреля 1995 г. в том же пруду в близ пос. Новогорбово я нашел на корнях ситняга много личинок *D. aquatica*, но коконов не было. Поэтому осенний выход жуков *D. aquatica* из коконов и их зимовку вне водоема в Московской области я считаю доказанным.

D. aquatica имеет трехлетний жизненный цикл. Личинка развивается 25 месяцев. В.Ксамбё (Xambeu, 1890, 1893), изучавший *D. aquatica* в Пиренеях на высоте около 2000м, пишет: «Почти в конце августа подходит к концу период вегетации водных растений, и еще ничто не выдает присутствия этого насекомого, но с первых дней сентября некоторые имаго появляются и встречаются в течение сентября и части октября, то есть до тех пор,

когда первый слой льда покроет пруд». Кажется странным лёт в конце теплого сезона, тем более что жуки этого вида часто питаются пыльцой. Ксамбё не отмечает, спаривались ли жуки осенью. Неясно также, проводил ли он наблюдения в начале теплого сезона. Возможно, жуки, вышедшие осенью из коконов, зимовали на суше и приступали к размножению в следующем году.

Donacia brevitarsis

Материал был собран в 2 км южнее оз. Глубокое (Московская обл., Рузский р-н) в смешанном лесу, на болоте, заросшем осокой пузырчатой (*Carex vesicaria*), с июня 1996 г. по июнь 1997 г. В течение 1996–1998 гг. на этом болоте были найдены жуки только одного вида радужниц – *D. brevitarsis*, они питались пыльцой осоки пузырчатой. Поэтому все личинки и коконы, собранные на корнях этого растения, были отнесены к *D. brevitarsis*. Яйца и личинки 1-го возраста найдены не были. Было собрано: 383 личинки, 45 коконов (19 с личинками, 24 с куколками, 2 с жуками).

Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у всех личинок без учета дат сборов показано на Рис. 70. Личинки образуют четыре группы, соответствующие четырем личиночным возрастам. Крайняя левая группа соответствует личинкам второго возраста, поскольку эти личинки, несмотря на свой мелкий размер, не имеют специфических признаков первого возраста (см. раздел «Возрастные изменения морфологии личинок»). Крайняя правая группа на рисунке соответствует последнему возрасту, так как в нее попадают все личинки, взятые из коконов. Поэтому я заключаю, что у *D. brevitarsis* пять личиночных возрастов. Пределы изменчивости и средние значения изученных признаков приведены в таблице 16.

Структура популяции с мая по ноябрь показана на Рис. 79–87. В начале мая, примерно за месяц до начала лёта жуков, в популяции присутствуют личинки двух размерных групп по длине тела: 4,0–7,8мм (одна 3-го, остальные 4-го возраста) и 7,7–12,1мм (одна 4-го, остальные 5-го возраста). В первой декаде июня, в период массового лёта жуков *D. brevitarsis*, в 1996 г. были найдены следующие размерные группы личинок: длиной 2,4–4,7мм (2-й и 3-й возраста, поколение нынешнего года), одна личинка 4-го возраста длиной 6,6мм из поколения прошлого года и длиной 7,5–10,4мм (почти все 5-го, только одна 4-го возраста, причем из 20 собранных личинок 5-го возраста восемь были уже в коконах); в 1997-м – тоже три размерные группы, соответствующие этим трем поколениям. Коконов в середине июня 1997 года еще не было. В конце июня осока уже отцвела, жуков уже не было видно, а в популяции личинок были те же три размерные группы, представляющие три поколения: длиной 2,5–5,6мм (2 и 3 возраста), 6,1–7,8мм (4

возраст) и 7,9–9,6мм (5 возраст). Из 14 личинок 5-го возраста 10 уже были в коконах. В середине июля имелись три размерные группы личинок: длиной 2,0–4,3мм (2–3 возраста), 4,5–6,3мм (4-й возраст) и 8,4–9,6мм (5 возраст). Личинок 5-го возраста было всего четыре, из них одна – в коконе. Одновременно было найдено 17 коконов с куколками. Очевидно, последние четыре личинки 5-го возраста – это задержавшиеся в развитии экземпляры, большая часть этого поколения уже представлена куколками. В конце июля в популяции присутствуют два размерных класса: длиной 3,4–7,1мм (3 и 4 возраста) и 7,9–11,7мм (5 возраст). Также были найдены 7 коконов с куколками и ни одного – с личинками. Все 15 найденных личинок 5-го возраста не могут быть отнесены к поколению, отродившемуся в позапрошлом году, так как в конце июля это поколение уже находится на стадии куколки. В начале сентября – те же два размерных класса, что и в конце июля, представляющие два поколения личинок, отродившихся в нынешнем и в прошлом году, соответственно, длиной 3,6–7,7мм (3, 4 и 5 возрастов) и 8,5–10,4мм (5 возраст). Ни личинок, ни куколок в коконах не было найдено, но только 2 кокона с полностью сформированными жуками. В октябре в популяции присутствуют личинки 3–5 возрастов, но четкой границы между поколениями нынешнего и прошлого года нет. Коконов с живыми насекомыми в октябре не было, найдены только два пустых кокона. Наконец, в ноябре были также найдены два размерных класса личинок: длиной 3,8–6,8мм (3 и 4 возраста, поколение нынешнего года) и 8,1–10,7мм (5 возраст, поколение прошлого года). К поколению нынешнего года, возможно, принадлежит личинка пятого возраста длиной 7,1мм. Коконов не было найдено.

Таким образом, *D. brevitarsis* имеет трехлетний жизненный цикл. Развитие личинок продолжается 23–24 месяца. Первый раз зимуют личинки третьего и четвертого возрастов, второй раз – личинки пятого возраста, третий раз – жуки во внешней среде. Последнее доказывается отсутствием коконов, в том числе, коконов с жуками перед зимовкой: в октябре, ноябре, а также после зимовки: в мае и июне. Лёт жуков в месте исследования наблюдался с 21 мая по 11 июня.

Donacia clavipes

Материал был собран в оз. Глубокое (Московская обл., Рузский р-н) с мая по октябрь 1993 г. на тростнике южном (*Phragmites australis*). Помимо *D. clavipes* в этом местонахождении на корнях тростника были в небольшом количестве собраны личинки *Macroplea appendiculata*, которые хорошо отличаются хетотаксией сегментов тела. Яйца были найдены на тростнике под водой на внутренней стороне нижних листьев и на стебле, прикрытом листьями. Всего собрано 495 личинок и 173 кокона (36 с личинками, 48 с куколками, 89 с жуками). Еще две личинки первого возраста были выведены из яиц.

Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у всех личинок без учета дат сборов показано на Рис. 66. Личинки образуют пять групп, соответствующих пяти личиночным возрастам. Крайняя левая группа – это личинки первого возраста, сюда попали экземпляры, выведенные из яиц. Ширина головы и длина крючков у личиночных экзувиев, взятых из коконов, содержащих самцов (изучено 10 экз.), меньше, чем у самок (изучено 10 экз.). Однако личинки самцов и самок во всех возрастах не образуют отдельных размерных групп по этим признакам. Пределы изменчивости и средние значения изученных признаков приведены в таблице 13.

Структура популяции в течение теплого сезона показана на Рис. 74. Личинки вылупляются в середине июля. Некоторые из них линяют на второй и даже на третий возраст в том же сезоне, поскольку две маленькие личинки третьего возраста были найдены в середине августа. Личинки второго возраста, очевидно, присутствуют в своем поколении в августе и сентябре. Однако они не были найдены из-за их малой величины. Большинство личинок второго возраста зимует и встречается до середины июля следующего года. Личинки линяют на второй возраст, достигнув минимальной длины 3,0мм, на третий возраст – длины 3,1–4,6мм. Личинки третьего возраста появляются в своем поколении в августе перед первой зимовкой и встречаются до августа следующего года. Они линяют на четвертый возраст, достигнув длины 4,5–7,7мм. Личинки четвертого возраста появляются в июне, растут в течение лета и уходят на зимовку. После второй зимовки личинки четвертого возраста встречаются в своем поколении до мая, но в июне уже отсутствуют, так как линяют на пятый возраст. Происходит это при длине тела 6,9–11,6мм. Личинки пятого возраста впервые появляются в своем поколении в августе после первой зимовки и присутствуют до середины августа следующего года.

В течение третьего теплого сезона личинки приступают к постройке кокона. Этот процесс продолжается до сентября. Вследствие большой продолжительности этого периода, невозможно определить минимальную длину тела, при которой личинка строит кокон; их максимальная длина – 16,7мм. В середине августа в большинстве коконов уже находятся куколки или жуки. Перед зимовкой 80% коконов уже содержат взрослых насекомых, но в некоторых коконах зимуют куколки и даже личинки. Личинки и куколки в коконах менее устойчивы к неблагоприятным условиям во время зимовки, чем жуки. В коконах, собранных 12 мая, все взрослые жуки были живы, но только половина куколок и личинок пережили зиму.

Личинки в поколениях нынешнего и прошлого года частично перекрываются по длине тела в сентябре и октябре. Среди экземпляров, собранных 26 сентября, самые

маленькие личинки третьего возраста вылупились в нынешнем году, а самые крупные личинки третьего возраста вместе со всеми личинками четвертого и пятого возрастов – в прошлом году. Среди экземпляров, собранных 15–17 октября, личинки второго и третьего возрастов вылупились в нынешнем году, а четвертого и пятого – в прошлом. Доли личинок разной длины и разных возрастов перед зимовкой (15–17 октября) соответствуют таковым после зимовки (12 мая).

Таким образом, *D. clavipes* имеет трехлетний жизненный цикл. Инкубационный период, по-видимому, не превышает одного месяца, так как взрослые насекомые встречаются в июне (по моим наблюдениям на Глубоком озере в 1988–1998гг.). Личинки вылупляются из яиц в июле, их развитие продолжается 24 месяца. От начала постройки коконов до вылета жуков проходит 11 месяцев. Первый раз зимуют личинки второго и третьего возрастов, второй раз – личинки четвертого и пятого возрастов, третий раз – обычно жуки в коконах, редко личинки или куколки.

Donacia crassipes

Материал был собран в оз. Глубокое (Московская обл., Рузский р-н) с июля 1997 по август 1998 г. на кубышке желтой (*Nuphar lutea*). Из всех европейских радужниц, *D. crassipes* – единственный вид, развивающийся на этом растении. Было собрано: 161 личинка, 173 кокона (восемь с личинками, два с куколками, 12 с жуками). Также 15 личинок первого возраста были выведены из яиц, найденных на нижней стороне плавающих листьев кубышки желтой.

Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у всех личинок без учета дат сборов показано на Рис. 69. Личинки образуют пять групп, соответствующих пяти личиночным возрастам. Крайняя левая группа – это личинки первого возраста, сюда относятся все личинки, выведенные из яиц (максимальное значение ширины головы 0,26мм). Два следующих экземпляра, расположенные на рисунке выше и правее (ширина головы 0,29 и 0,32мм), принадлежат ко второму возрасту. Несмотря на небольшую разницу в размере тела и склеротизованных частей (голова, брюшные крючки), они существенно отличаются числом и длиной хет, покрывающих тело: у личинки 1-го возраста хеты малочисленные, длинные, расположены поодиночке, на 8-м и 9-м сегментах брюшка имеются пары очень длинных хет (Рис. 27: 1); а у личинки 2-го возраста хеты мелкие, как у последующих возрастов, расположены группами. Малочисленность в сборах личинок 2-го возраста связана со сложностью обнаружения этих мелких личинок. Крайняя правая группа на рисунке соответствует последнему возрасту, так как в нее попадают все личинки, взятые из коконов. Таким образом, у *D. crassipes* пять личиночных

возрастов. Пределы изменчивости и средние значения изученных признаков приведены в таблице 17.

Размерная и возрастная структура популяции в течение теплого сезона показана на Рис. 88–93. Кладки яиц найдены с конца мая по август, но все личинки первого возраста были выведены в лаборатории. В природе эти мелкие личинки найдены не были. Личинки второго возраста найдены только в июле. К концу теплого сезона все личинки, вылупившиеся в нынешнем году, представлены 3-м или 4-м возрастом. Личинки линяют на второй возраст, достигнув длины 2,5мм, на третий возраст – длины 3,9мм. Личинки третьего возраста появляются в своем поколении в августе перед первой зимовкой и встречаются до июля следующего года. Они линяют на четвертый возраст, достигнув длины 4,7мм. Личинки четвертого возраста появляются в августе, уходят на первую зимовку и встречаются в своем поколении до августа второго года развития. Линька на пятый возраст происходит в августе при минимальной длине 7,5мм. Личинки пятого возраста уходят на вторую зимовку и присутствуют в своем поколении в активном состоянии (то есть вне кокона) до июня третьего теплого сезона. Личинки приступают к постройке кокона в мае, достигнув длины 11,5мм. Этот процесс продолжается до августа, но уже в июле в коконах появляются куколки, а в августе – жуки. В третий раз на зимовку идут жуки в коконах. Лёт жуков в Московской области продолжается с середины мая по вторую половину июля. Несколько экземпляров было собрано также с начала августа до середины сентября. Эти жуки, вероятно, вышли из коконов до последней зимовки.

Таким образом, *D. crassipes* имеет трехлетний жизненный цикл. Развитие личинок продолжается 23–26 месяцев. От начала постройки коконов до вылета жуков проходит 13 месяцев. Первый раз зимуют личинки третьего и четвертого возрастов, второй раз – личинки пятого возраста, третий раз – жуки в коконах или во внешней среде вне водоема.

Donacia dentata

Материал собран в оз. Глубокое (Московская обл., Рузский р-н) с начала июня до конца сентября 1993 г., часть яиц – 31.8.1994 г. Кормовое растение *D. dentata* в этом водоеме – стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*). Помимо личинок *D. dentata* на этом растении в Глубоком озере я находил в небольшом количестве личинок *D. aquatica* и *Macroplea appendiculata*, которые хорошо отличаются по хетотаксии сегментов тела. В начале лета крупные личинки и коконы *D. dentata* были собраны также на корнях осоки (*Carex* sp.), растущей рядом со стрелолистом. Всего было собрано: 217 личинок и 36 коконов (10 – с личинками, 23 – с куколками, 3 – с жуками). 20 личинок первого возраста было выведено из собранных в природе яиц.

Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у всех собранных личинок без учета дат сборов показано на Рис. 67*а*. Все экземпляры распадаются на 5 групп, соответствующих пяти личиночным возрастам. Крайняя левая группа точек относится к личинкам первого возраста, так как 20 из них были выведены из яиц. Следующую точку, расположенную правее и выше, я отношу к личинке второго возраста, которая в сборах 1993 года была только одна. Морфологически эта личинка отличается от первого возраста (см. раздел «Возрастные изменения морфологии личинок»), а по размеру – существенно отличается от третьего возраста. Трудность обнаружения личинок второго возраста у *D. dentata* связана с тем, что их присутствие в популяции приходится на период от конца вегетации кормового растения осенью до начала вегетации весной. В это время личинки мигрируют на места зимовки или обратно на кормовое растение, и обнаружить мелкие экземпляры труднее, чем в середине лета, когда личинки концентрируются на кормовом растении. Чтобы проверить это предположение, я измерил ширину головы и длину брюшных крючков у всех имеющихся в моем распоряжении достаточно мелких личинок *D. dentata* из Глубокого озера и Зеленограда с окрестностями (сборы 1991–1992 гг., всего 45 экз.) (Рис. 67*б*). Среди них я нашел, наряду с личинками 3-го и 4-го возрастов, еще три личинки 2-го возраста (собраны 15.8.1991 г. в оз. Глубокое, на корнях и в пазухах листьев *S. sagittifolia*).

Значения исследуемых признаков на экзувиях из коконов с жуками (два самца и одна самка) довольно сходны между собой, но малое их число не позволяет выявить возможные различия полов по величине. В таблице 14 приведены пределы изменчивости и средние значения ширины головы и длины брюшных крючков у личинок всех возрастов.

Размерный и возрастной состав популяции *D. dentata* в течение теплого сезона показан на Рис. 75. Личинки вылупляются, предположительно, с начала августа (в период массового лёта имаго) до начала сентября. Часть вылупившихся личинок первого возраста успевает превратиться во второй и даже третий возраст в том же году. В первый раз личинки линяют, достигнув длины 2,8–3,1мм, во второй – не менее 3,3мм. Личинки третьего возраста, появляясь еще до первой зимовки, присутствуют в своем поколении до середины августа следующего года, но в июле и августе их заметно меньше, чем в начале лета, так как с июня они приступают к линьке на четвертый возраст при длине 4,5–6,1мм. Личинки четвертого возраста встречаются с июня до начала сентября, имеют максимальную численность в середине лета. В августе и сентябре их уже меньше, так как они линяют на пятый возраст, достигнув длины 6,6–9,6мм. Пятый возраст начинает преобладать среди личинок, отродившихся в прошлом году, с середины августа. Таким

образом, развитие личинок в течение второго теплого сезона идет не синхронно, однако к осени все они достигают пятого возраста. К постройке коконов личинки приступают после второй зимовки, в июне, достигнув длины 14,3мм. Процесс постройки коконов продолжается до середины августа. Но личинки, построившие коконы в августе, имеют мало шансов закончить развитие, так как в сентябре корни кормового растения начинают отмирать, и коконы, прикрепленные к ним, обречены на гибель. Окукливание начинается в июне и продолжается до середины июля. Вышедшие из куколок жуки остаются в коконах, видимо, недолго. Лёт жуков продолжается с середины июля до начала сентября (по моим наблюдениям на Глубоком озере с 1991 по 1998 г.).

D. dentata имеет двухлетний жизненный цикл. Зимующие стадии: на первом году развития: личинки первого–третьего возрастов, на втором году – личинки пятого возраста. Продолжительность развития яиц, очевидно, не превышает месяца, так как жуки откладывают яйца на плавающие листья в августе, а в начале сентября эти листья желтеют и отмирают. Личинки развиваются 23–24 месяца, и примерно по одному месяцу проводят в коконе личинка и куколка. Похожий по общей продолжительности и зимующим стадиям цикл развития открыт у листоеда-скрытноглава *Cryptocephalus octomaculatus* (Cryptocephalinae) (Rosenhauer, 1852).

В Глубоком озере период вегетации большинства водных растений начинается в середине мая, а молодые розетки листьев стрелолиста обыкновенного появляются только в начале июня. В это время они еще не утрачивают связь с клубнями (Рис. 4) – единственной зимующей стадией этого растения в районе исследований (Решетникова, Купцов, 2002 и собственные наблюдения). Мне не удавалось находить личинок и коконы *D. dentata* ни на коротких корешках молодых растений, ни на зимующих клубнях. Однако 3 июня я собрал восемь личинок (в том числе шесть – пятого возраста), относящихся к поколению позапрошлого года (по размеру тела), среди корней осоки, растущей рядом со стрелолистом. В тот же день шесть коконов (пять с личинками и один с куколкой) были найдены на корнях осоки. 12 июня много личинок всех возрастов и коконы были собраны на отросших к этому времени корнях стрелолиста и одновременно одна личинка пятого возраста и девять коконов (три с личинками, шесть с куколками) на молодых корнях осоки, выросших в этом году. Все коконы, найденные 19 июля, были прикреплены к стрелолисту. По-видимому, некоторые личинки пятого возраста после зимовки не нуждаются в питании на своем специфическом кормовом растении и уже готовы к постройке кокона и окукливанию в нем. Для этой цели подходят корни различных растений, например, осоки, растущей по соседству, особенно в начале июня, когда корни

кормового растения еще не отросли. Другие личинки, которые после зимовки нуждаются в питании, строят коконы позже, уже на корнях своего кормового растения, которые к этому времени уже достаточно отрастают и становятся пригодными для этой цели.

Donacia semicuprea

Материал собран на правом берегу Москва-реки близ г. Звенигород (Московская обл.) с мая по октябрь 1994 г. на маннике большом (*Glyceria maxima*). В этом местонахождении *D. semicuprea* – единственный вид радужниц, развивающийся на маннике. Всего было собрано 920 личинок, 259 коконов (81 с личинками, 83 с куколками, 95 с жуками) и кладки яиц. Семь личинок первого возраста были выведены из яиц, собранных в природе.

Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у всех личинок и некоторых личиночных экзувиев из коконов без учета дат сборов показано на Рис. 68. Все экземпляры представляют пять хорошо очерченных групп, соответствующих пяти личиночным возрастам. Крайняя левая группа точек относится к личинкам первого возраста, поскольку семь из восьми измеренных экземпляров были выведены из яиц. Крайняя правая группа относится к личинкам последнего возраста, так как сюда попали все экзувии из коконов. Личинки самцов и самок не образуют обособленных размерных групп, хотя в среднем, голова и брюшные крючки у личинок самцов меньше, чем у самок. Пределы изменчивости и средние значения изученных признаков у личинок всех возрастов приведены в таблице 11.

Структура популяции в течение теплого сезона показана на Рис. 77. Личинки вылупляются из яиц в июле. Развитие их происходит не синхронно. К осени часть из них успевает перелинять только один раз, достигнув длины 3,0мм, а некоторые – два или три раза, достигнув длины 3,6 и 4,8мм соответственно. После зимовки (сборы 30 мая) в поколении, появившемся в прошлом году, большая часть экземпляров относится к третьему или четвертому возрасту, остальные – ко второму. Личинки пятого возраста появляются в этом поколении в середине июня, имея длину 5,8–8,6мм. В августе поколение прошлого года состоит уже наполовину из личинок пятого, наполовину – четвертого возраста, а в сентябре–октябре – только пятого возраста. В течение следующего, третьего теплого сезона личинки в июне приступают к постройке кокона, имея максимальную длину 11,8мм. Окукливание происходит во второй половине июля–первой половине августа; жуки появляются в коконах с первой половины августа (Рис. 94). Они не покидают коконов до следующей весны. Небольшая доля особей зимует также на

стадии куколки. Период лёта продолжается со второй половины мая до второй половины июля (всего было собрано 69 жуков).

Пределы изменчивости длины тела личинок, отродившихся в прошлом и позапрошлом годах, перекрываются в мае–июле (Рис. 77), но ряд фактов, изложенных ниже, указывает на то, что это два разных поколения.

Коконы самок существенно крупнее, чем коконы самцов (как и сами взрослые особи этого вида). Механизм постройки кокона у радужниц таков, что его размер соответствует размеру тела личинки последнего возраста. Значит, у *D. semicuprea* личинки самок крупнее личинок самцов, и это различие особенно проявляется на старших возрастах. Поэтому возникает перекрывание по длине тела у более крупных самок в поколении прошлого года и более мелких самцов в поколении позапрошлого года.

Бóльшая доля личинок строит коконы в июле. Куколки появляются в коконах в конце июля, их относительная доля возрастает до первой половины августа, а дальше снижается, в то же время доля жуков постепенно возрастает с начала августа до конца теплого сезона (Рис. 94). Однако в августе–октябре в большом числе присутствуют крупные личинки четвертого и пятого возрастов, которые, с одной стороны, не построили коконы в этом сезоне, а с другой – резко отличаются по размеру от личинок, вышедших из яиц в этом году. Значит, эти крупные личинки четвертого и пятого возрастов относятся к поколению прошлого года, а ушедшие в коконы в июле – позапрошлого.

Таким образом, установлено, что *D. semicuprea* имеет трехлетний жизненный цикл Инкубационный период составляет, по-видимому, две недели. Личинка развивается 23 месяца. Готовые к окукливанию личинки проводят в коконе около месяца. Стадия куколки обычно продолжается около 20 дней, но некоторые куколки остаются на зимовку. Жуки, вышедшие из куколок во второй половине лета, десять месяцев проводят в коконах до вылета.

Donacia thalassina

Материал был собран в г. Зеленоград (Московская обл.), у западного берега пруда Водокачки в канаве (позже засыпанной в ходе благоустройства территории) в августе–сентябре 1991 г. и апреле–августе 1992 г. на ситняге болотном (*Eleocharis palustris*). В этом местонахождении *D. thalassina* развивалась только на ситняге. На корнях этого растения также были собраны в небольшом количестве личинки *D. aquatica*, которые хорошо отличаются по хетотаксии сегментов тела. Яйца были собраны 7.7.1994 г. на внутренней стороне нижних чешуевидных листьев кормового растения под водой. Всего было собрано: 251 личинка и 84 кокона (22 с личинками, 43 с куколками, 19 с жуками).

Еще десять личинок первого возраста были выведены из яиц. В августе 1992 г. канава сильно обмелела из-за засухи, и все заросли ситняга оказались на суше. Личинки *D. thalassina* стали очень редкими, и сборы были прекращены.

Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у всех собранных личинок без учета дат сборов показано на Рис. 65. Все экземпляры образуют пять хорошо очерченных групп, соответствующих пяти возрастам. Крайняя левая группа соответствует первому возрасту, так как эти личинки были выведены из яиц. Измерения ширины головы и длины крючков на личиночных экзувиях из коконов с жуками (6 самцов, 7 самок) показали отсутствие полового диморфизма по размеру у личинок последнего возраста. Это позволяет анализировать результаты, не принимая во внимание пол личинок. Пределы и средние значения изученных признаков у личинок всех возрастов приведены в таблице 12.

Структура популяции в течение теплого сезона показана на Рис. 73. Личинки вылупляются из яиц в начале июля. Малое число собранных личинок первого и второго возрастов не позволяет точно указать время первой линьки. Очевидно, эта линька происходит во время первого теплого сезона, так как самые маленькие личинки, собранные перед зимовкой (8.81991 и 15.7.1992) и после зимовки (28.4.1992) принадлежали ко второму возрасту. Личинки второго возраста, вылупившиеся из яиц в прошлом году, линяют на третий возраст в апреле–мае, достигнув длины 3,2–3,4мм. Поэтому доля личинок третьего возраста в популяции растет с конца апреля до конца мая. Достигнув длины 4,3–5,9мм, личинки линяют на четвертый возраст. Личинки четвертого возраста встречаются с конца апреля до конца сентября. Почти все они, достигнув длины 6,4–9,4мм, имеют достаточно времени, чтобы перелинять на пятый возраст до зимовки (только одна личинка четвертого возраста была найдена после второй зимовки). Одна личинка четвертого возраста длиной 4,4мм была найдена 1.8.1992. По-видимому, она затормозилась в развитии из-за засухи. Личинки пятого возраста появляются в июне и уходят на зимовку. Таким образом, развитие личинок в течение второго теплого сезона проходит асинхронно: одновременно встречаются личинки двух разных возрастов и одинаковой длины и в то же время личинки одного возраста, сильно различающиеся по длине. Эти факты указывают, что личинки принадлежат к одному поколению. К началу июня на третьем году жизни личинки приступают к постройке кокона, достигнув длины 10,8–13,2мм. Личинки пятого возраста, собранные в середине июля, были крупнее, чем личинки того же возраста, собранные на две недели позже, так как в начале августа первые (поколение позапрошлого года) уже были в коконах, а последние принадлежали к

следующему, более молодому поколению прошлого года. Личинки в коконах встречаются до начала августа. Окукливание начинается в середине июля и продолжается в августе. Жуки появляются в коконах в сентябре. Жуки не покидают коконов до следующей весны. На зимовку также уходят куколки, а жуки появляются из них в мае следующего года. Период лёта жуков – с конца мая до начала июля (всего было собрано 33 жука).

Таким образом, *D. thalassina* имеет трехлетний жизненный цикл. Первый раз зимует личинка второго возраста, второй раз – личинка пятого возраста, и третий раз – куколка или жук в коконе. Инкубационный период, очевидно, не превышает одного месяца, так как первые жуки вылетают в конце мая, а личинки вылупляются из яиц с начала июля. Развитие личинки продолжается 23 месяца; закончившие развитие личинки проводят еще полтора месяца в коконе перед окукливанием. Куколка живет или один месяц, если не зимует, или девять месяцев, если зимует. В первом случае, жук зимует в коконе, таким образом, проводит в нем девять месяцев до вылета.

В.Б. Шавров (1948) пишет о нахождении в Московской области жуков *D. thalassina* в конце августа–сентябре, что может свидетельствовать о зимовке части взрослых особей во внешней среде. Однако при изучении коллекций ЗММУ и ЗИН (в том числе коллекции В.Б. Шаврова), я этих экземпляров не нашел.

Macroplea appendiculata

Материал был собран в оз. Глубокое (Московская обл., Рузский р-н) с июня по октябрь 1995 г. на урути колосистой (*Myriophyllum spicatum*). Помимо личинок *M. appendiculata* на корнях урути я находил в небольшом количестве личинок *Donacia aquatica, D. dentata, D. sparganii*, которые хорошо отличаются по хетотаксии сегментов тела. Всего было собрано 320 личинок и 28 коконов (7 с личинками, 8 с куколками, 13 с жуками). Яйца и личинки первого возраста не были найдены. В Глубоком озере жуки были пойманы М.О. Скомороховым 13.6.1988 г. и 31.5.1989 г., спаривание жуков на рдесте (*Potamogeton*) на глубине 2,5 м наблюдал А.Ю. Синёв 22.6.1998 г.

Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у всех личинок без учета дат сборов и некоторых экзувиев из коконов с жуками показано на Рис. 72. Пределы изменчивости и средние значения ширины головы и длины брюшных крючков у личинок приведены в таблице 18.

Структура популяции в течение теплого сезона показана на Рис. 78. Личинки вылупляются из яиц, по-видимому, в мае–начале июня. Уже 1-го июня были найдены маленькие личинки третьего возраста, хотя личинки второго возраста единично встречаются до конца августа. В июле больше половины личинок, отродившихся в

текущем году, уже перелиняли на третий возраст. Зимуют личинки третьего–пятого возрастов. В течение второго летнего сезона в поколении прошлого года возрастает доля личинок пятого возраста. В июле начинается постройка кокона и окукливание. Жуки появляются в коконах в августе и остаются в них зимовать.

Таким образом, *M. appendiculata* имеет двухлетний жизненный цикл. Личинка развивается 14 месяцев. Жук после выхода из куколки еще девять месяцев проводит в коконе.

Дж. Коллинс (Collins, 1911) сообщает о нахождении в конце августа коконов с куколками и жуками *M. appendiculata*, а также «двух бледных, кажущихся незрелыми экземпляров, которые, очевидно, только что вышли». С последним утверждением нельзя согласиться. У всех изученных мною видов радужниц, в том числе *M. appendiculata*, покровы тела имаго полностью окрашиваются и затвердевают за некоторое время до выхода из кокона. Скорее всего, неокрепшие экземпляры выпали из коконов, случайно поврежденных водной сеткой, которой пользовался для сборов этот исследователь.

Непосредственное наблюдение продолжительности развития

Мне не известны из литературы эксперименты по наблюдению продолжительности многолетнего цикла развития радужниц в природе. В 1995–1996 гг. я провел на оз. Глубокое такой опыт. *Donacia thalassina* не была ранее отмечена в этом озере, а ближайшая популяция этого вида найдена в 6 км от озера в пруду в д. Новогорбово на *Eleocharis palustris*. В озере Глубокое *E. palustris* растет в небольшом количестве вблизи биостанции. В середине июня 1995 г. в пруду я собрал кладки яиц *D. thalassina*. Они размещались на внутренней стороне нижнего чешуевидного листа *E. palustris*, окружающего стебель под водой. Точно такие же кладки я наблюдал в Зеленограде во время изучения жизненного цикла *D. thalassina*. Отрезки стеблей *E. palustris* (длиной около 8 см) с чешуевидными листьями и кладками яиц я перенес из пруда в озеро, привязав к стеблям *E. palustris* под водой, верхней стороной кверху, всего 13 кладок (ориентировочно, около 300 яиц). Через год, 10 июля 1996 г., в оз. Глубокое на корнях *E. palustris* я нашел 4 личинки и 4 кокона (3 с личинками, 1 с куколкой) *D. thalassina*. Среди личинок были две пятого возраста длиной 8,3 и 8,4 мм. Вместе с экземплярами, уже построившими коконы, они должны быть отнесены к поколению, которому предстоит одна, последняя зимовка. Еще одна личинка пятого возраста длиной 6,9 мм и личинка 3 возраста длиной 5,8 мм принадлежат к поколению, которому для завершения развития надо зимовать дважды (см. рис. 65, 73). На основании этих данных можно сделать вывод о

различной продолжительности цикла развития: двух- и трехлетней. Эти результаты следует считать предварительными. Требуются дальнейшие исследования.

Асинхронность развития

У изученных видов радужниц наблюдается большая асинхронность роста и развития личинок (Таблица 20). В одном поколении длительное время (до 11–14 месяцев) сосуществуют личинки, находящиеся на смежных стадиях развития. Чаще всего это личинки 3-го и 4-го возрастов, но бывает 2-го и 3-го или 4-го и 5-го. Для всех изученных видов характерен короткий период одновременного существования личинок последнего, 5-го возраста, еще не построивших коконы, и личинок в коконах («предкуколок»): обычно 1–2 месяца, немного продолжительнее (4 месяца) только у *Donacia crassipes*. Так же недолго обычно сосуществуют личинки в коконе и куколки: 1–2 месяца. Только у *D. clavipes* этот период растягивается почти на год. Но и у нее большинство личинок 5-го возраста превращаются в куколок в течение месяца, а остальные, не претерпевшие этого превращения, большей частью гибнут до зимовки или после нее. Длительное сосуществование куколок и отродившихся имаго в коконах (9–11 месяцев) наблюдается у видов, у которых имаго зимуют в коконах (*D. clavipes, D. semicuprea* и *D. thalassina*). Короткий период сосуществования куколок и имаго в коконах найден, естественно, у вида, у которого образование кокона и вылет имаго происходят в одном летнем сезоне (*D. dentata*), а также у видов, имаго которых зимуют вне водоема (*D. aquatica, D. brevitarsis* и *D. crassipes*), и у *Macroplea appendiculata*, жизненный цикл у которой на год короче, чем у всех изученных *Donacia.*

Длительное одновременное присутствие личинок разных возрастов в популяции листоедов обычно связано с длительным периодом яйцекладки и быстрым ростом личинок (например, Jerez, 1999). Радужницы демонстрируют другой случай. У них период активности имаго обычно 1–2, редко 3 месяца, а личинки развиваются до двух лет.

У *D. semicuprea, D. clavipes* и *D. thalassina* стадия куколки обычно продолжается 20–30 дней и завершается к концу теплого сезона, но в сентябре–октябре и в апреле–мае наряду с жуками в коконах были найдены в небольшом количестве куколки (Табл. 21). Это позволяет считать, что у части особей в популяциях этих видов последняя зимовка может происходить и на куколочной стадии. Я обращаю на это особое внимание, поскольку в литературе зимовка на стадии куколки для листоедов исключается (Зайцев, Медведев, 2009). В то же время, многие виды усачей (Cerambycidae) зимуют в виде куколок (Татаринова и др., 2007).

Сравнение изученных жизненных циклов

Для *Donacia clavipes, D. crassipes, D. dentata, D. semicuprea* и *D. thalassina* достоверно выявлено пять личиночных возрастов. У листоедов чаще бывает три или четыре личиночных возраста (например, Медведев, Зайцев, 1978). Пять возрастов отмечают у некоторых представителей подсемейств Cassidinae (Steinhausen, 1950; Buzzi, 1988; Buzzi, Miyazaki, 1999; Heron, 1999), Cryptocephalinae (LeSage, 1985, 1986) и Clytrinae (LeSage, Stiefel, 1996).

Изученные виды *Donacia* более-менее сходны по срокам развития яйца, периоду активной жизни личинки и лёта имаго. Главное различие – общая продолжительность жизненного цикла: три года у *D. aquatica, D. brevitarsis, D. clavipes, D. crassipes, D. semicuprea, D. thalassina* и два года у *D. dentata*. Это различие возникает из-за разных сроков существования кокона (и заключенных в него личинки, куколки и имаго). Закончившая развитие личинка перестает питаться, самое позднее, с началом постройки кокона, то есть у *D. clavipes, D. crassipes, D. semicuprea* и *D. thalassina,* за год до вылета имаго. Жуки, а в отдельных случаях также куколки и личинки, зимуют в коконах, прикрепленных к зимующим корням кормовых растений (Таблица 21). Главное условие существования насекомого в коконе – газообмен между коконом, заполненным воздухом, и воздухоносными межклетниками корня (корневища) через отверстие (отверстия), прогрызенное личинкой перед окукливанием. Кормовое растение *D. dentata* – стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*) зимует в районе моих исследований только в виде клубней, а все корни отмирают осенью. То есть зимовка в коконах для этой радужницы невозможна. Вероятно поэтому, образование кокона и вылет имаго у этого вида происходят в одном и том же теплом сезоне.

Период лёта *Donacia aquatica, D. brevitarsis* и *D. thalassina* совпадает со сроком цветения кормовых растений, так как жуки питаются пыльцой (Таблица 19). Такую же синхронность заметил К. Гофман (Hoffman, 1940b) для североамериканских *D. pubescens* и *D. piscatrix*, питающихся цветками камыша (*Scirpus occidentalis*) и кувшинки (*Nymphaea advena*), соответственно. Для жуков, потребляющих листья: *D. clavipes, D. crassipes, D. dentata* и *D. semicuprea*, этот фактор не играет роли (Таблица 19).

Типы жизненного цикла радужниц

Цикл развития (жизненный цикл) у всех радужниц одинаков, если под этим понимать набор и порядок стадий развития. Однако для листоедов Л.Н. Медведев и Ю.М. Зайцев (1978) выделяют «типы циклов развития», различающиеся продолжительностью

развития и зимующей стадией. Принимая такую трактовку «типов жизненного цикла», я выделяю четыре типа жизненного цикла радужниц. Три первых типа, которые наблюдал я, показаны на Рис. 97.

Тип 1. Генерация трехлетняя. Личинка развивается 23–24 месяца, два раза зимует личинка, третий раз – жук в коконе (вариант "а") или вне водоема (вариант "б"), лёт жуков происходит весной и в первой половине лета (вариант "а") или перезимовавшие жуки летают в первой половине лета, а молодое поколение – осенью (вариант "б"). Вариант "а" установлен автором для *D. clavipes, D. semicuprea* и *D. thalassina;* вариант "б" – для *D. aquatica* и *D. brevitarsis*. Варианты жизненного цикла "а" и "б" отнесены к одному типу, поскольку они различаются только местом нахождения последней зимующей стадии (жука). В обоих случаях, к осени в коконах обычно находятся завершившие превращение, полностью окрепшие жуки. Более того, два способа зимовки имаго (в коконе и во внешней среде) могут встречаться в популяции одного вида, как установлено мною для *D. crassipes*, а также отмечали в своих работах Э. Перри (Perris, 1848) и Х. Гёкке (Goecke, 1933).

Тип 2. Генерация двухлетняя. Личинка развивается 23–24 месяца, зимует два раза. Образование кокона, окукливание и выход жука происходят в один и тот же летний сезон, лёт во второй половине лета и осенью. Найден автором у *D. dentata*.

Тип 3. Генерация двухлетняя. Личинка развивается 14 месяцев. Первый раз зимует личинка, второй раз – жук в коконе. Жуки активны весной и в начале лета. Изучен автором у *Macroplea appendiculata*.

Тип 4. Генерация однолетняя. Этот тип развития описан китайскими учеными для обитающих в Китае *Donacia provostii, D. tuberfrons, Macroplea japana* (Changchi, 1985; Yang, Jing, 1989; Qin et al., 2009; Zhang et al., 2010). В жарком климате личинка успевает завершить развитие за один летний сезон.

Сроки лёта жуков-радужниц в разных климатических зонах

Сравнение сроков лёта радужниц в разных широтах. – Появление жуков в необычное время.

У В.Б. Шаврова (1962) мы находим только отдельные указания, например, что лёт *Donacia versicolorea* продолжается с конца мая до начала августа, в более северных широтах сроки несколько более поздние, а весь период значительно продолжительнее; у *D. brevicornis* в Западной Европе лёт в мае-июне, а в Восточной Европе и северной части ареала – в июне–июле.

Я использовал собственные сборы, экземпляры, полученные от коллег и из музейных коллекций, а также литературные данные (для Липецкой обл. – Цуриков, 2009; для Закавказья – Зайцев, 1930). Массовые сборы, которые позволяют сделать обоснованные выводы о сроках лёта, имеются только по некоторым видам и некоторым регионам. Результаты представлены на Рис. 95.

В целом, при продвижении с севера на юг начало лёта жуков, развивающихся по первому типу жизненного цикла, сдвигается на более ранний срок. У видов, развивающихся по 2-му типу, начало лёта также сдвигается на более ранний срок (*D. tomentosa*) или не сдвигается (*D. dentata*). Осенний выход жуков из коконов (тип жизенного цикла 1*б*) может происходить во всех рассмотренных климатических зонах (*D. aquatica*), или только в более южных местностях (*D. bicolora, D. crassipes, D. obscura*).

Собственные наблюдения жуков в необычное время и причины их появления

Donacia bicolora. Московская обл., г. Зеленоград, 25.9.2010: один жук найден на ежеголовнике прямом (*Sparganium erectum*) в пруду Водокачки, другой жук – в тот же день в зарослях трав на пустыре на расстоянии 300 м от пруда – ближайшего водоема, где обитает этот вид радужниц. Астрахань, 23.3.2009: два жука найдены среди листового опада на опушке леса у берега Волги.

Donacia marginata. Г. Пенза, пойма р. Сура, 4.10.1992: один жук найден на ежеголовнике прямом (*Sparganium erectum*). Окр. г. Саратов, пос. Поливановка, 3.10.1992: два жука найдены на ежеголовнике прямом.

Осенний выход жуков, происходящий гораздо позже обычного для данного вида периода лёта, может свидетельствовать об особенности жизненного цикла: зимовке жука вне водоема, как это установлено мною для *D. aquatica* (см. выше).

С другой стороны, жуки, нормально зимующие в коконах, будучи потревожены, могут выйти в необычное для них время, осенью или весной. Такое предположение высказывал еще Х. Гёкке (Goecke, 1933). Мне удалось подтвердить его на Глубоком озере (Московская обл.), где в течение ряда лет я наблюдал радужницу *Donacia clavipes* на тростнике южном (*Phragmites australis*). Я специально плавал на лодке через густые заросли тростника в первой половине мая (примерно за месяц до начала лёта *D. clavipes*) и сразу после этого находил единичные экземпляры жуков, сидевших на сухих прошлогодних стеблях тростника или лежавших на воде. Коконы *D. clavipes* прикрепляются к основаниям стеблей. Лодка, двигающаяся через заросли, отклоняет

стебли тростника. От этого коконы могут быть повреждены, и жуки выходят на поверхность воды.

Жизненные циклы радужниц в Европе

Личинки радужниц встречаются круглый год, и по их единичным находкам ничего нельзя сказать о жизненном цикле. С другой стороны, Х. Гёкке (Goecke, 1935), К. Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1943), А. Мензиз и М. Кокс (Menzies, Cox, 1996) отмечали четкую последовательность появления и исчезновения взрослых радужниц в течение летнего сезона в одном месте из года в год. Поэтому я попытался использовать сведения по срокам лёта этих жуков в Московской обл. (собственные сборы и музейные экземпляры), дополненные датами нахождения коконов с жуками, чтобы высказать предположение о типах жизненного цикла у разных видов (Рис. 96, 97).

Macroplea

Подробно изучен только один вид, *M. appendiculata.* У него найден 3-й тип жизненного цикла (Рис. 97). И. Тюркгюлю с соавторами (Türkgülü et al., 2011) наблюдали у *M. mutica* коконы с личинками и имаго на зимовке, а наибольшую численность личинок отмечали в августе и сентябре. Из этого они сделали вывод, на мой взгляд, недостаточно обоснованный, что в Турции у *M. mutica* развивается одно поколение в году.

Donacia

1-й тип жизненного цикла имеет большинство изученных видов. Вариант 1*а* (Рис. 97) имеют *D. cinerea, D. clavipes, D. semicuprea, D. simplex, D. thalassina* и *D. vulgaris*; вариант 1*б* (Рис. 97) – *D. aquatica, D. brevitarsis, D. marginata* и *D. obscura*. У *D. bicolora, D. crassipes* и *D. impressa* часть взрослых особей зимует в коконах, другая часть – на суше во внешней среде.

2-й тип жизненного цикла (Рис. 97) имеют, по моим данным, три вида: *D. dentata, D. sparganii* и *D. tomentosa*. А. Мензиз и М. Кокс (Menzies, Cox, 1996) добавляют к ним *D. versicolorea*. Коконы *D. tomentosa* всегда прикрепляются к внутренней стороне листьев кормового растения – сусака зонтичного (*Butomus umbellatus*) под водой и никогда не бывают на корнях (Goecke, 1935 и мои наблюдения). Листья сусака отмирают осенью. Поэтому, несмотря на наличие у этого растения зимующих корневищ, зимовка коконов *D. tomentosa* была бы невозможна.

Plateumaris

Жизненный цикл большиства видов этого рода, по-видимому, сходен с описанным для *Donacia* как 1*а*; в то же время нахождение жуков *P. discolor* осенью указывает на

возможность их зимовки вне кокона (тип развития 1*б*) (Рис. 97).

Жизненные циклы радужниц на Дальнем Востоке

Для получения данных по фенологии имаго дальневосточных радужниц были изучены экземпляры, происходящие из Амурской области, Хабаровского и Приморского краев (ЗИН и моя коллекция), а также литературные источники (Goecke, 1934; Шавров, 1962; Медведев, 2006, 2010; Sota et al., 2007; Михайлов, Чащина, 2009; Гуськова, 2012). Я выделяю следующие группы по срокам активности имаго.

1. Лёт с мая по конец июня–середину июля: *Donacia clavipes, D. flemola, D. ochroleuca, D. vulgaris, Plateumaris constricticollis, P. roscida*, *P. shirahatai*. По аналогии с европейскими видами можно предположить зимовку имаго в коконе перед вылетом (тип жизненного цикла 1*а*).

2. Лёт в мае–июне, а в сентябре жуки найдены среди растительных остатков: *Donacia splendens.* По аналогии с близко родственным европейским видом *D. obscura* можно предположить осенний выход имаго и зимовку на суше (тип цикла 1*б*).

3. Лёт в июле–августе (до сентября): *Donacia gracilipes, D. lenzi, D. provostii, D. versicolorea*. Эти виды, вероятно, строят коконы, окукливаются и вылетают в одном теплом сезоне (предположительно 2-й тип жизненного цикла).

4. Лёт продолжается не более месяца, в июне–июле. Сюда относятся: *Donacia bicoloricornis, D. clavareaui, D. knipowitschi, Sominella macrocnemia.* Аналогов среди изученных европейских видов нет.

5. Лёт продолжается с мая по август: *Donacia aquatica, Plateumaris weisei*. Нельзя сказать что-либо определенное про тип жизненного цикла у этих видов. Возможно, имеет место пересечение периодов активности старых, перезимовавших жуков и молодых, вышедших из коконов, чтобы зимовать на суше.

По данным китайских ученых (Changchi, 1985; Yang, Jing, 1989; Qin et al, 2009), *Donacia provostii* и *D. tuberfrons* имеют однолетний жизненный цикл (4-й тип). Зимовка происходит у *D. tuberfrons* на стадии личинки, у *D. provostii* на стадии личинки в коконе или личинки без кокона.

Macroplea japana имеет 4-й тип жизненного цикла, зимуют личинка, куколка или имаго в коконе (Zhang et al., 2010).

Жизненные циклы североамериканских видов

Специально этот вопрос до сих пор не был никем исследован. Т. Центер с соавт. (Center et al., 1999) пишут, что у одних американских видов личиночная стадия

завершается за несколько недель, а у других продолжается почти год; некоторые виды зимуют на стадии куколки, а у других жук выходит через несколько недель после окукливания или его вылет может задерживаться на несколько месяцев.

Чтобы сделать предположение о жизненном цикле американских радужниц, я использовал этикеточные данные экземпляров, перечисленные в работах Э. Маркса (Marx, 1957) и И. Аскевольда (Askevold, 1988, 1991b), а также сведения по фенологии видов из работы К. Гофмана (Hoffman, 1940b).

Neohaemonia

По этикеточным данным, опубликованным И. Аскевольдом (Askevold, 1988), имаго четырех наиболее обычных видов, *Neohaemonia flagellata, N. melsheimeri, N. minnesotensis* и *N. nigricornis* не обнаруживают четкой приуроченности к сезону. Период их наибольшей активности приходится на вторую половину мая–первую половину июля, однако жуки попадаются также в марте–апреле и августе–октябре (–ноябре). Сформировавшиеся жуки в коконах были найдены в августе. По этим данным нельзя сказать что-либо определенное о типе жизненного цикла. По данным К. Гофмана (Hoffman, 1940b), жизненный цикл *N. nigricornis* (Аскевольд (Askevold, 1988) сомневается в правильности его определения вида) может быть отнесен к 1-му или 3-му типу.

Donacia

Ряд видов, таких как *Donacia cincticornis, D. fulgens, D. hirticollis, D. hypoleuca, D. liebecki, D. palmata, D. piscatrix, D. proxima, D. subtilis, D. rugosa, D. texana,* имеют очень продолжительный период лёта с весны до осени. А.Д. МакЖилливрэй (MacGillivray, 1903), исследовав образ жизни *D. palmata*, пишет: «Жуки не выходят определенными поколениями, поэтому яйца на всех стадиях развития обычно могут быть найдены почти в любое время на протяжении лета и осени». Среди изученных палеарктических видов аналоги отсутствуют. К. Гофман (Hoffman, 1940b) отмечает, что у *D. cincticornis, D. proxima, D. subtilis* все преимагинальные стадии могут быть найдены круглый год. Личинки этих видов достигают последнего возраста в любое время года и тогда формируют коконы. Жуки *D. piscatrix, D. pubescens, D. pubicollis* зимуют в коконах и вылетают в июне (Hoffman, 1940b) (предположительно, тип цикла 1*а*).

Личинки *D. hirticollis* и *D. subtilis* образуют коконы в июне в тот год, когда вылетают жуки (Hoffman, 1940b) (предположительно, 2-й тип жизненного цикла).

Имаго *D. proxima* и *D. subtilis* были найдены на суше в подстилке в апреле, а второй вид также в ноябре (Marx, 1957). Очевидно, жуки названных двух видов покидают коконы осенью (предположительно, тип цикла 1*б*).

Plateumaris

Жуки летают в мае–июле или в июне–июле. И. Аскевольд (Askevold, 1991b) нашел имаго *Plateumaris fulvipes* в коконе ранней весной до начала периода лёта. В то же время, у *P. nitida* и *P. shoemakeri* имеет место зимовка жуков вне кокона (Askevold, 1991b). Поиски *P. flavipes* в начале теплого сезона до начала периода лёта жуков выявили только пустые коконы (Hoffman, 1940b); вероятно, жуки этого вида также покидают коконы осенью и зимуют во внешней среде.

Жизненные циклы тропических видов

Жизненный цикл немногочисленных видов радужниц, обитающих в тропиках Азии и Африки, до сих пор не изучен. Имаго южноазиатской *Donacia javana* встречаются круглый год (Goecke, 1934). *Donacia australasiae* обитает в южной части Новой Гвинеи, на севере и востоке Австралии вдоль побережья в условиях морского тропического климата с летними осадками и постоянной температурой воздуха. Жуки встречаются круглый год с перерывом в июле–августе (Reid, 1993). Взрослые особи африканской *Donaciasta garambana* встречаются с июня по декабрь (Lays, 2003).

Вариабельность продолжительности развития

Различный срок развития у насекомых с многолетним жизненным циклом служит средством выживания при неблагоприятных условиях, поддержания единства вида и препятствует генетической изоляции поколений разных лет. Изменчивость продолжительности развития радужниц практически не изучена. У видов с трехлетним циклом можно предполагать развитие части особей за два года. На это косвенно указывает отсутствие четкой размерной границы между поколениями в теплом полугодии у *Donacia aquatica, D. dentata, D. semicuprea, D. thalassina*, когда происходит рост и развитие личинок (Рис. 73, 75–77).

Для ряда видов водных насекомых из отрядов веснянок (Plecoptera) и вислокрылок (Megaloptera) с многолетним жизненным циклом известна вариабельность по числу лет развития, зависящая от температуры, широты местности и высоты над уровнем моря (Danks, 1992). В отрядах стрекоз (Odonata) и поденок (Ephemeroptera) есть примеры, когда разные особи, которые начали развиваться одновременно, могут завершить развитие за разное число лет (Danks, 1992).

***

Изучение жизненных циклов радужниц только начинается. Такие вопросы, как изменение жизненного цикла вида в разных климатических поясах, жизненные циклы североамериканских и тропических видов ждут своего исследователя.

ГЛАВА 14. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАДУЖНИЦ С БАКТЕРИЯМИ И ЖИВОТНЫМИ

Бактерии – симбионты радужниц

(литературный обзор по: Stammer, 1935; Kleinschmidt, Kölsch, 2011)

У взрослых радужниц имеется шесть мальпигиевых сосудов: четыре образуют общее устье на границе средней и задней кишки, а два других независимо впадают в заднюю кишку. Два последних сосуда служат местонахождением симбиотических бактерий *Candidatus Macropleicola* (Enterobacteriaceae, gamma-proteobacteria). У самок радужниц эти мальпигиевы сосуды резко расширены на середине длины; а у самцов – не расширены или слабо расширены. Эти расширения ярко окрашены, желто- или оранжево-красные. Прослеживается закономерность: у *Donacia crassipes* и *D. dentata* самки имеют наиболее длинные расширенные участки мальпигиевых сосудов, а у самцов тоже присутствуют слабо выраженные расширения. В то же время, у *D. bicolora, D. cinerea, D. impressa, D. marginata, D. semicuprea, D. simplex* и *D. vulgaris* самки имеют более короткие расширения мальпигиевых сосудов, а у самцов такие расширения полностью отсутствуют. Клетки мальпигиевых сосудов в расширенной части заполнены бактериями, так что цитоплазма едва заметна. Во время яйцекладки каждое яйцо окружается пенообразным, полупрозрачным, затвердевающим в воде веществом. В эту наружную оболочку у одного из концов яйца помещается кучка симбионтов, которая имеет вид маленького белого пятна (видна под бинокулярным микроскопом). Голова эмбриона оказывается как раз под бактериальной кучкой. Когда личинка вылупляется из яйца, она прогрызает оболочку и получает бактериальных симбионтов. У личинки симбионты находятся в четырех слепых выростах в начале средней кишки. С ростом личинки эти выросты сильно увеличиваются в размере и, наконец, занимают большую часть грудных и первых брюшных сегментов. В этих выростах бактерии также находятся внутри клеток. У молодых личинок мальпигиевы сосуды свободны от симбионтов, при длине личинки 4–6мм происходит их заселение. Причем, бактерии заселяют мальпигиевы сосуды личинок самцов даже у тех видов, взрослые самцы которых лишены симбионтов. На стадии «предкуколки» (личинка в коконе) происходит редукция выростов средней кишки, они окончательно растворяются в куколке. У видов, самцы которых лишены симбионтов, бактерии дегенерируют у особей этого пола на стадии «предкуколки».

Назначение бактериальных симбионтов у личинок радужниц до настоящего времени точно не установлено. Х.-Й. Штаммер (Stammer, 1935) предполагал, что

бактерии поставляют личинкам витаминоподобные вещества. Высказывалось также мнение об участии бактерий в пищеварении, в производстве ферментов, а также в нейтрализации вредных для насекомого веществ, получаемых из растений (Peterson, Schalk, 1994). Б. Клайншмидт и Г. Кёльш (Kleinschmidt, Kölsch, 2011) в лабораторных условиях удаляли бактериальных симбионтов у личинок *Macroplea* sp. путем добавления к воде в аквариуме антибиотика тетрациклина. Среди обработанных тетрациклином личинок процент построенных коконов был существенно ниже, чем у необработанных. На этом основании авторы сделали вывод об участии бактерий в продуцировании вещества для постройки кокона. Надо иметь в виду, что тетрациклин, помимо подавления бактерий, обладает даже для человека побочным воздействием на пищеварительную, нервную и другие системы органов, вызывает аллергические и иммунопаталогические реакции. Так что нельзя исключить прямого негативного воздействия антибиотика и на личинок радужниц. Те же авторы (Kleinschmidt, Kölsch, 2011) выводили личинок *Donacia marginata* и *D. semicuprea,* лишенных симбионтов путем изъятия яиц из наружных оболочек. Отсутствие бактерий у вылупляющихся из этих яиц личинок было доказано на молекулярном уровне путем исследования ДНК. Тем самым было подтверждено предположение о переносе бактерий от самки к личинкам через наружную оболочку яйца.

Хищники и паразиты радужниц

Жуки-радужницы присутствуют в пище рыб, лягушек и птиц (Таблица 22). По данным Т.Л. Бородулиной (1976), чомга (*Podiceps cristatus*), помимо рыбы, потребляет много беспозвоночных. Листоеды-радужницы в летний период составляют, наряду с личинками жуков-плавунцов (Dytiscidae), основу корма взрослых птиц (в среднем 17,5 экз., максимум – 66 экз. в одном желудке). Чомга собирает жуков с поверхности воды и с растений.

Очень мало данных о питании радужницами беспозвоночных хищников (Таблица 22).

Есть сообщение, что паразитоид *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera: Chalcidoidea) развивается в яйцах *Donacia simplex* (Gatenby, 1917; Cox, 1994). Однако уже Г. Сот (Salt, 1937) отмечал, что описание и рисунок в работе Дж. Гатенби (Gatenby, 1917) определенно указывают, что хозяином были яйца не *Donacia*, а вислокрылки *Sialis* (Megaloptera: Sialidae). Паразитоид *Melittobia acasta* (Hymenoptera: Eulophidae) развивается в яйцах *Donacia* sp. (Graham, 1991 цит. по: Cox, 1994).

Личинки радужниц, обитающие в донном грунте или в пазухах листьев под водой, по-видимому, достаточно хорошо защищены от хищников. А.Г. Бёвинг (Boving, 1910) нашел в Дании несколько личинок и одну куколку радужниц, зараженных нематодой *Mermithidae*. В Канаде водные птицы: *Calidris alpina, Limnodromus griseus, Limosa haemastica* и *Micropalama himantopus,* наряду с жуками-радужницами (*Donacia* sp.), питаются их личинками (Baker, 1977).

Комменсализм

Различные нематоды, включая специфических и неспецифических потребителей растительных тканей, хищников и потребителей бактерий, повреждают корневища рдестов (*Potamogeton perfoliatus, P. lucens, P. pectinatus*), вызывая некроз; большая численность нематод найдена вблизи отверстий в корневищах, проделанных личинками радужниц (Prejs, 1986). Это исследование выполнено в Польше, где на корневищах рдестов могут быть найдены личинки радужниц *Macroplea appendiculata* и *M. mutica*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.И., Букейс А. 2010. Листоеды (Coleoptera: Chrysomelidae) болота Целау (Калининградская область, Россия) // Экосистемы болот и озер Белорусского поозерья и сопредельных территорий: современное состояние, проблемы использования и охраны. Материалы международной научной конференции 16–17 декабря 2010. Витебск: Витебский Государственный Университет им. П.М. Машерова»: 25–27.

Андреева А.С. 2014. Жуки-листоеды (Coleoptera: Chrysomelidae) Белгородской области: фауна, экология, хозяйственное значение. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Белгород: Белгородский Государственный Национальный Исследовательский Университет. 270 с.

Бардин О.Д. 2005. Эколого-фаунистическая характеристика жуков-листоедов бассейнов Суры и Мокши Республики Мордовия. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Саранск. 150 с.

Белова Ю.Н., Долганова М.Н., Колесова Н.С., Шабунов А.А., Филоненко И.В. 2008. Разнообразие насекомых Вологодской области. Вологда: Центр оперативной полиграфии «Коперник». 368 с.

Беньковский А.О. 1998. Биология пресноводных листоедов-радужниц (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae). Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Москва: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 138 с. + 31 лист с рисунками + 21 таблица. http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/pdf/Ben1998d.pdf

Беньковский А.О. 1999. Определитель жуков-листоедов (Coleoptera Chrysomelidae) Европейской части России и европейских стран ближнего зарубежья. Москва: Техполиграфцентр. 204 с.

Беньковский А.О. 2001. Подсемейство Donaciinae (Листоеды-радужницы). Ключ для определения родов и видов по личинкам. // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые. С.-Петербург: «Наука»: 359–367, табл.: 183 (№ 12)–187.

Беньковский А.О. 2009. Способы поедания листьев у жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологический журнал. 88 (12): 1471–1480.

Беньковский А.О. 2010. Антофагия листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологический журнал. 89 (5): 588–597.

Беньковский А.О. 2011. Жуки-листоеды (Coleoptera: Chrysomelidae) европейской части России. По материалам докторской диссертации. Saarbrücken: LAP Lambert Academic Publishing. ISBN 978-3-8443-5834-6. 534 с.

Беньковский А.О. 2015. Первая находка листоедов-радужниц (Coleoptera, Chrysomelidae, Donaciinae) в нижнем палеоцене Амурской области // Палеонтологический журнал. 2015 (1): 47–51.

Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я., 1997. Фауна и биотопическое распределение ручейников (Trichoptera) оз. Глубокое и его окрестностей. // Труды биологической станции на Глубоком озере. 7. Москва: Изд-во «Аргус»: 47–55.

Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я. 2011. К фауне жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Псковской области по материалам из национального парка «Себежский» // Труды национального парка «Себежский». 1: 192–199.

Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я. 2013. Фауна жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Хвалынского Приволжья (Саратовская область) (все подсемейства, кроме Alticinae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 118 (4): 15–20.

Бородулина Т.Л. 1976. Видовые особенности питания и некоторые адаптации палеарктических поганок // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологии. 81 (3): 10–22.

Бровдий В.М. 1985. Главные направления и этапы эволюции трофических связей жуков-листоедов (Coleoptera. Chrysomelidae) фауны СССР // Энтомологическое обозрение. 64 (2): 285–294.

Брэм А. 1895. Жизнь животных. 9. С.-Петербург. 772 с.

Власов Д.В., Русинов А.А. 2013. Фауна радужниц (Coleoptera, Chrysomelidae, Donaciinae) Ярославской области // Гидроэнтомология в России и сопредельных странах: материалы V Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым / Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Ярославль: Изд-во «Филигрань». 254 с.

Гаевская Н.С. 1966. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. Москва: «Наука». 328 с.

Герд С.В. 1965. Водяные жуки (Coleoptera) озер Карелии // Фауна озер Карелии. Беспозвоночные. Москва-Ленинград: «Наука»: 221–229.

Гринфельд Э.К. 1978. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. Ленинград: Изд-во Ленинградского университета. 208 с.

Гуськова Е.В. 2002. Эколого-фаунистический обзор листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Южного Урала // Вестник Челябинского государственного педагогического университета. Серия 10. № 3: 7–59.

Гуськова Е.В. 2012. *Donacia bicoloricornis* Chen, 1941 (Coleoptera: Chrysomelidae) – малоизвестный листоед в фауне России // Амурский зоологический журнал. 4(3): 245–246.

Дамская С.А. 1921. Очерк зарослей озера Неро и их фауны // Труды Ярославского естественно-исторического общества. 3 (1). Ярославль: Ярославское Отделение Государственного Изд-ва: 90–103.

Дедюхин С.В. 2009. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) национального парка «Нечкинский» // Вестник Удмуртского Университета. Биология. Науки о Земле. 1: 101–116.

Дедюхин С.В. 2012. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет». 340 с.

Долгин М.М., Беньковский А.О. 2011. Фауна европейского Северо-Востока России. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae). С.-Петербург: «Наука». 291 с.

Дубешко Л.Н. 2004. Водные листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae, Donaciinae) // Тимошкин О.А. и др. Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна в двух томах. 1. Озеро Байкал. 2. (серия Справочники и определители по фауне и флоре озера Байкал). Новосибирск: «Наука»: 860–863.

Дубешко Л.Н. 2009. Водные листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae, Donaciinae) Байкальского региона // Тахтеев В.В. и др.; отв. ред. А.С. Плешанов. Биота водоемов Байкальской рифтовой зоны. Иркутск: Изд-во Иркутского государственного университета: 141–146.

Дубешко Л.Н., Медведев Л.Н. 1989. Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. 224 с.

Жигачёва О.И. 2013. Консортивные связи водяного ореха (*Trapa natans* L. s.l., Trapaceae) в Волжском бассейне // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. 13 (2): 74–77.

Зайцев Ф.А. 1930. К распространению на Кавказе видов трибы Donaciini (Coleoptera, Chrysomelidae) // Бюллетень Музея Грузии. Тифлис. 5: 105–114.

Зайцев Ю.М. 1982. Личинки листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) из Монголии // Насекомые Монголии. 8. Ленинград: «Наука», Ленинградское отделение: 296–307.

Зайцев Ю.М. 1988. Морфоэкологические особенности *Orsodacne cerasi* L. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестник зоологии. 3: 80–82.

Зайцев Ю.М., Данг Тхи Дап. 1982. Личинка *Sagra femorata* (Coleoptera, Chrysomelidae) из Вьетнама // Зоологический журнал. 61 (3): 458–460.

Зайцев Ю.М., Медведев Л.Н. 2009. Личинки жуков-листоедов России. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 246 с.

Зайцев Ю.М., Павлов С.И. 1986. Экология и морфология личинок жуков-листоедов *Donacia marginata* и *D. antiqua* Поволжья // Экология животных Поволжья и Приуралья. Куйбышев: 44–50.

Захваткин Ю.А. 1968. Сравнительная эмбриология Chrysomelidae // Зоологический журнал. 47 (9): 1333–1342.

Золотарев А.П. 1905. Coleoptera // Известия Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. 98. Дневники Зоологического отделения Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. 2 (6): 12–19.

Золотарев А.П., Иванов Н.Н., Яковлев А.И., Сомов М.П., Зограф Ю.Н., Олсуфьев Г.В., Воронков Н.В. 1907. Список Coleoptera // Труды Гидробиологической станции на Глубоком Озере. 2. Труды Отдела Ихтиологии Императорского Русского Общества Акклиматизации Животных и Растений. 6. Москва: Университетская типография: 403–406.

Исаев А.Ю., Егоров Л.В., Егоров К.А. 2004. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) лесостепи Среднего Поволжья. Каталог. Ульяновск. 72 с.

Кирейчук А.Г. 1989. О становлении филлофагии (филлофагизации) среди жуков (Coleoptera) // Труды Зоологического Института АН СССР. 202: 147–182.

Кирейчук А.Г. 1992. Значение антофагии в историческом развитии отряда жесткокрылых (в основном на примере эволюции семейства жуков-блестянок). Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. С.-Петербург. 51 с.

Кирейчук А.Г. 2001. Подсемейство Donaciinae (Листоеды-радужницы). Введение, ключ для определения родов и видов по имаго // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые. С.-Петербург: «Наука»: 348–359, табл.: 182, 183 (№ 1–11, 13, 14).

Киселёва Е.Ф. 1928. [цит. по: Гаевская, 1966] К фауне листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) окрестностей г. Томска // Известия Томского государственного университета. 79 (4): 247–260.

Константинов А.С. 2002. Новые сведения об агрессивном поведении жуков-радужниц (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae) // Достижения современной биологии и биологическое образование. Труды 2-й Международной научно-практической конференции 29–30 ноября 2002 г. Минск: 74–79.

Красилов В.А. 1976. Цагаянская флора Амурской области. Москва: «Наука». 91 с.

Крыжановский О.Л., Мамаев Б.М. 1969. Отряд Жесткокрылые, или Жуки (Coleoptera) // Жизнь животных. 3. Беспозвоночные. Членистоногие Arthropoda (окончание). Онихофоры Onychophora. Москва: «Просвещение»: 306–372.

Кучеров Д.А., Кипятков В.Е. 2010. «Пан или пропал»: каннибализм, эффект группы и синхронный выход личинок из яиц у жука-листоеда // Труды Томского государственного университета. 275. Серия биологическая: 142–144.

Лагунов А.В., Новоженов Ю.И. 1996. Фауна жесткокрылых Ильменского заповедника. Миасс: Ильменский государственный заповедник Уральского Отделения РАН. 105 с.

Ламперт К. 1900. Жизнь пресных вод. С.-Петербург: Изд-во А.Ф. Девриена. 880 с.

Липин А.Н. 1950. Пресные воды и их жизнь. Москва: Учпедгиз. 348 с.

Лобанов А.Л. 2012. Фауна жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) Национального парка "Валдайский" (препринт) // Материалы Научно-практической конференции «Полевой сезон-2012» (г. Валдай): 49–70. http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/alvalday.htm

Лопатин И.К. 2010. Жуки-листоеды (Insecta, Coleoptera, Chrysomelidae) Центральной Азии. Минск: БГУ. 511 с.

Лопатин И.К., Куленова К.З. 1986. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Казахстана: определитель. Алма-Ата: «Наука». 200 с.

Лопатин И.К., Нестерова О.Л. 2005. Насекомые Беларуси: Листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae). Минск: УП «Технопринт». 294 с.

Лукьянович Ф.К., Тер-Минасян М.Е. 1957. Жуки-зерновки (Bruchidae). Фауна СССР. Жесткокрылые. 24 (1). Москва–Ленинград: Изд-во Академии Наук СССР. 209 с.

Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. 2012. Адвентивная флора Москвы и Московской области. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 412 + 120 (цв.) с.

Матафонов Д.В., Базова Н.В., Левашкевич А.М., Пронин Н.М. 2008. Оценка влияния вселения элодеи канадской (*Elodea canadensis* Michx.) на макрозообентос Чивыркуйского залива // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 4. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета: 117–123.

Матвеев В. И., Шилов М. П. 1996 [цит. по: Жигачёва, 2013] Водяной орех: Проблема восстановления ареала вида. Самара: Изд-во СамГПУ. 57 с.

Медведев Л.Н. 1962. Систематика и биология личинок подсемейства Clytrinae (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологический журнал. 41 (9): 1334–1344.

Медведев Л.Н. 1975. Описание личинки *Adoxinia spinipes* Rtt. – вредителя саксаула в Средней Азии // Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. Москва: «Наука»: 211–214.

Медведев Л.Н. 1978. Таксономические заметки о жуках-листоедах (Coleoptera, Chrysomelidae) Сахалина и Курильских островов // Новые данные о насекомых Сахалина и Курильских островов. Труды Биолого-почвенного института. Новая серия. 50 (153): 82–86.

Медведев Л.Н. 1982. Листоеды МНР: Определитель. Москва: «Наука». 304 с.

Медведев Л.Н. 1992. Сем. Chrysomelidae – листоеды // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. 3. Жесткокрылые, или жуки. Часть 2. С.-Петербург: «Наука», С.-Петербургское отделение: 533–602.

Медведев Л.Н. 2006. К познанию листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) России // Энтомологическое обозрение. 85 (2): 385–388.

Медведев Л.Н. 2010. К фауне жуков листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Лазовского заповедника // Евразиатский энтомологический журнал. 9 (3): 485–488.

Медведев, Л.Н., Дубешко, Л.Н. 1992. Определитель листоедов Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутского университета. 224 с.

Медведев Л.Н., Зайцев Ю.М. 1978. Личинки жуков-листоедов Сибири и Дальнего Востока. Москва: «Наука». 184 с.

Медведев Л.Н., Зайцев Ю.М. 1980. Новые данные о личинках листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Монголии // Насекомые Монголии. 7. Ленинград: «Наука», Ленинградское отделение: 97–106.

Медведев Л.Н., Муравицкий О.С. 2014. Описания неизвестных ранее личинок листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) из Европейской части России и с Украины // Энтомологическое обозрение. 93 (1): 131–144.

Медведев Л.Н., Павлов С.И. 1985. Репродуктивное поведение жуков-листоедов (Coleoptera. Chrysomelidae) // Зоологический журнал. 64 (8): 1168–1177.

Медведев Л.Н., Павлов С.И. 1987. Брачное поведение жуков-листоедов (Coleoptera. Chrysomelidae). Энтомологическое обозрение. 66 (4): 746–753.

Медведев Л.Н., Рогинская Е.Я. 1988. Каталог кормовых растений листоедов СССР. Москва: ПЭМ ВНИИИС Госстроя СССР. 192 с.

Михайлов Ю.Е. 1999. Насекомые музея-заповедника "Аркаим". Жесткокрылые: видовой состав и заметки по структуре популяций // Л.Л. Гайдученко (ред.). Природные системы Южного Урала. Челябинск: Челябинский государственный университет: 221-248.

Михайлов Ю.Е. 2008. Откуда колорадский жук на вершине Иремеля? (жуки-листоеды в высокогорьях Урала) // Аграрный вестник Урала. 4(46): 50–52.

Михайлов Ю.Е., Чащина О.Е. 2009. Семейство Chrysomelidae // Насекомые Лазовского заповедника. Владивосток: «Дальнаука»: 171–181.

Михайлова Л. Н. 1940. К экологии и биологии *Typha angustifolia* (Рогоза узколистного) в дельте р. Волги // Труды Астраханского государственного заповедника. 3: 117–137.

Молодовский А.В. 1971. Питание чирка-свистунка (*Anas crecca* L.) и чирка-трескунка (*A. querquedula*) на Горьковском водохранилище // Научные Доклады Высшей Школы. Биологические Науки. 11: 20–25.

Мороз М.А., Лопатин И.К. 1980. Связь водяных жуков (Coleoptera, Hydradephaga) с типами водоемов и степенью их загрязненности в Минской области // Влияние хозяйственной деятельности человека на беспозвоночных. Минск: «Наука и техника»: 95–97.

Немков В.А. 2011. Энтомофауна степного Приуралья (история формирования и изучения, состав, изменения, охрана). Москва: Издательский дом «Университетская книга». 316 с.

Оглоблин Д.А. 1948. Сем. Chrysomelidae – Листоеды // С.П. Тарбинский, Н.Н. Плавильщиков (ред.). Определитель насекомых Европейской части СССР. Москва–Ленинград: Сельхозгиз: 472–507.

Оглоблин Д.А., Медведев Л.Н. 1971. Личинки жуков-листоедов (Coleoptera. Chrysomelidae) европейской части СССР. Определители по фауне СССР 106. Ленинград: «Наука», Ленинградское отделение. 123 с.

Олсуфьев Г.В. 1913. *Donacia malinowskii* Ahr. (Coleoptera. Chrysomelidae). Образ жизни, привычки // Русское энтомологическое обозрение. 13 (2): 285–289.

Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (Планктон и бентос). 1977. Ленинград: Гидрометеоиздат. 512 с.

Орлова-Беньковская М.Я. 2009. Новые находки ручейников (Insecta, Trichoptera) в средней полосе европейской части России. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 114 (1): 29–31.

Орлова-Беньковская М.Я. 2011. Таксономический статус и распространение жука-листоеда *Macroplea japana* Jacoby, 1885 (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомологическое обозрение. 90 (1): 204–207.

Павлов С.И. 1984. О механизме защитного поведения видов рода *Donacia* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологический журнал. 63 (8): 1192–1195.

Плавильщиков Н.Н. 1913. Coleoptera // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. 5. Москва: 160–167.

Пономаренко А.Г. 2006. Эволюция фитофагии // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. Москва: Товарищество научных изданий КМК: 257–270.

Пономаренко А.Г., Прокин А.А. 2013. Палеонтологические данные об эволюции водных жесткокрылых (Coleoptera) // Гидроэнтомология в России и сопредельных странах: материалы 5 Всероссийского симпозиума по амфибиотическим и водным насекомым. Ярославль: Изд-во «Филигрань»: 125–134.

Пономаренко А.Г., Прокин А.А. 2014. Насекомые в древних озерах Монголии // Лимнология и палеолимнология Монголии (издание 2-е, дополненное). Биологические ресурсы и природные условия Монголии: Труды Совместной Российско–Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ. 60. Москва: Изд. дом «Типография» Россельхозакадемии: 285–309.

Присяжнюк В.Е., Свиридов А.В., Ахундов А.Г., Никитский Н.Б., Антропов А.В. 2008. 2003* Россия* Красный список особо охраняемых редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений (2-й выпуск). Часть 2. Беспозвоночные животные // В.Е. Присяжнюк (отв. ред.). Бюллетень Красной книги. 2/2004 (2008). Лаборатория Красной книги Всероссийского научно-исследовательского института охраны природы. Москва. 512 с.

Прокин А.А. 2008. *Donacia fennica, Donacia versicolorea, Macroplea appendiculata, Plateumaris discolor* // Красная книга Воронежской области. Фауна. Воронеж: Изд-во НПО «Модэк»: 190–192, 194–195.

Прокин А.А., Цуриков М.Н., Силина А.Е. 2007. К изучению жуков-листоедов (Coleoptera. Chrysomelidae) фауны Среднерусской лесостепи, развивающихся на водных растениях // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. III Всероссийский симпозиум по амфибиотическим и водным насекомым. Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета: 265–281.

Пшенин В.Н. 2008. Загрязнение почвенного покрова придорожных территорий // Автотранспорт: от экологической политики до повседневной практики. Труды IV Международной научно-практической конференции. 20-21 марта 2008, С.-Петербург. С.-Петербург: Изд-во МАНЭБ: 48–55.

Рейхардт А.Н., Оглоблин Д.А. 1940. Жуки (Coleoptera) // В.И. Жадин (ред.). Жизнь пресных вод СССР. 1. Москва-Ленинград: Изд-во АН СССР: 158–186.

Решетникова Н.М. 1997. Список сосудистых растений окрестностей Глубокого озера // Н.Н. Смирнов (ред.). Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. 7. Москва: Изд-во «Аргус»: 128–178.

Решетникова Н.М., Купцов С.В. 2002. Динамика флоры сосудистых растений озера Глубокое (Московская область) за последние сто лет // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 107 (5): 45–56.

Родендорф Б.Б., Пономаренко А.Г. 1962. Отряд Жесткокрылые, или Жуки // Основы палеонтологии: Членистоногие. Трахейные, хелицеровые. Москва: Изд-во АН СССР: 241–268.

Романцов П.В. 2007. Обзор жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Энтомологическое обозрение. 86 (2): 306–336.

Сажнев А.С. 2007. Каталог жесткокрылых (Coleoptera) Саратовской области [версия 2007 года]. http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/colesar1.htm

Семёнов В.Б. 2009. Аннотированный список жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera) Центральной Мещеры. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 168 с.

Семёнов В.Б., Гильденков М.Ю., Стародубцева О.А., Семионенков О.И. 2012. Жесткокрылые насекомые (Insecta: Coleoptera) национального парка «Смоленское поозерье». Смоленск: «Маджента». 192 с.

Сергеев М.Е. 2011. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) в фауне Украинского степного природного заповедника, с обзором материалов из других районов Украины // Українська ентомофауністика. 2(4): 1–29.

Силина А.Е. 2011. Трофическая структура сообщества макрозообентоса водоемов в 30-км зоне влияния Лебединского ГОКа // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: естественные науки. 16 (15): 19–31.

Стриганова Б.Р. 1964. Особенности строения ротового аппарата растительноядных личинок жесткокрылых // Зоологический журнал. 43 (4): 560–570.

Стриганова Б.Р. 1966. Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых. Москва: «Наука». 128 с.

Татаринова А.Ф., Никитский Н.Б., Долгин М.М. 2007. Усачи, или Дровосеки (Coleoptera, Cerambycidae) // Фауна европейского Северо-Востока России. Усачи. 8 (2). С.-Петербург: «Наука». 301 с.

Тахтаджян А.Л. 1954. Происхождение покрытосеменных растений. Москва: «Советская наука». 96 с.

Тахтаджян А.Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений. Ленинград: «Наука». 145 с.

Удалов И.А. 1999. К фауне жуков-листоедов (Coleoptera: Chrysomelidae) национального парка "Себежский" // Природа Псковского края. 9. С.-Петербург: 14–24.

Ульмер Г. 1918. Пресноводные насекомые. Биологические очерки. Москва: 165–169.

Финогенова Н.П. 1988. Беспозвоночные животные макробентоса в зарослях макрофитов // А.Ф. Алимов (ред.). Сообщества пресноводных беспозвоночных в зарослях макрофитов. Труды Зоологического института. 186. Ленинград: 8–14.

Фролова Е.А., Федоров Д.В., Баянов Н.Г. 2000. О фауне водных жесткокрылых (Coleoptera) Керженского заповедника // С.В. Саксонов (ред.). Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. Москва–Самара: 276–280.

Хнзорян С.М. 1954. О роли жесткокрылых в опылении цветов // Известия АН Армянской ССР. 7 (6). Биологические и сельскохозяйственные науки: 47–55.

Холмогорова Н.В., Каргапольцева И.А., Прокин А.А. 2014. Новые указания водных жесткокрылых (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Hydraenidae, Helophoridae, Hydrochidae, Hydrophilidae, Elmidae, Chrysomelidae) с территории Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2. 73–81.

Хумала А.Э., Полевой А.В. 2009. К фауне насекомых юго-востока Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 4: 53–75.

Цуриков М.Н. 2009. Жуки Липецкой области. Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета. 332 с.

Черепанов А.И. 1979–1985. Усачи Северной Азии. 1–6. Новосибирск: «Наука», Сибирское отделение.

Шавров В.Б. 1948. Новые формы и местонахождения донаций (Coleoptera, Chrysomelidae Subfam. Donaciinae) фауны СССР (Продолжение) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологии. 53 (1): 49–52.

Шавров В.Б. 1962. Подсем. Donaciinae (Жуки-радужницы, Донации) // Фауна СССР. Жесткокрылые. 24 (2). Листоеды (Chrysomelidae). Рукопись. 317 с. http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/pdf/shavrov_donaciinae_1962.pdf

Шапоренко С.И, Шилькрот Г.С., 2005. Многолетняя изменчивость гидрохимических параметров озера Глубокого // Н.М. Коровчинский, Н.Н.Смирнов (ред.). Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. 9. Москва: Товарищество научных изданий КМК: 30–63.

Шванвич Б.Н. 1949. Курс общей энтомологии. Введение в изучение строения и функций тела насекомых. Москва–Ленинград: «Советская наука». 900 с.

Юферев Г.И. 2000. Отряд Жесткокрылые // Животный мир Кировской области (беспозвоночные животные). Дополнение: сборник статей. 5. Киров: Изд-во Вятского государственного педагогического университета: 120–180.

Янчуревич О.В., Созинов О.В., Ивкович Е.Н., Лукашук А.О., Рындевич С.К. 2010. Растения и животные Беларуси: руководство для натуралиста. Минск: В.И.З.А.ГРУПП. 340 с.

Ahrens A. 1810. Beiträge zu einer Monographie der Rohrkäfer // Neue Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Halle. 1 (3): 9–48.

Alabama Agricultural Experiment Station. 1972. Bulletin 441. http://www.aaes.auburn.edu/comm/pubs/bulletins/beetles/donaciinae.php

Alekseev V.I. 2003. On fauna of leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) and seed beetles (Coleoptera: Bruchidae) of Kaliningrad region (Baltic coast) // Baltic Journal of Coleopterology. 3 (1): 63–75.

Alekseev V.I., Bukejs A. 2014. An annotated catalogue of leaf beetles (Coleoptera: Megalopodidae, Orsodacnidae, and Chrysomelidae) of the Kaliningrad Region (Russia) // Zoology and Ecology. 24 (3): 219–238. doi: 10.1080/21658005.2014.926601

Alexander R.D. 1964. The evolution of mating behaviour in Arthropods // K.C. Highnam (ed.). Insect reproduction. Symposium No. 2. London: Royal Entomological Society: 78–94.

Anton K.-W. 2010. Subfamily Bruchinae Latreille, 1802 // I. Löbl, A. Smetana (eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. 6. Stenstrup: Apollo Books: 339–353.

Askevold I.S. 1988. The genus *Neohaemonia* Székessy in North America (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae): systematics, reconstructed phylogeny. and geographic history // Transactions of the American Entomological Society. 113: 360–430.

Askevold I.S. 1990a. Reconstructed phylogeny and reclassification of the genera of Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae) // Quaestiones Entomologicae. 26: 601–664.

Askevold I. S. 1990b. Classification of Tertiary fossil Donaciinae of North America and their imp1ications about evolution of Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae) // Canadian Journal of Zoology. 68 (10): 2135–2145.

Askevold I.S. 1991a. An annotated 1ist of Nearctic Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae): the generic classification and type specimens of the New World species // Psyche. 98 (2–3): 165–192.

Askevold I.S. 1991b. Classification, reconstructed phylogeny, and geographic history of the world members of *Plateumaris* Thomson, 1859 (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae) // Memoirs of the Entomological Society of Canada. 157: 1–175.

Aubé. 1840. *Donacia crassipes* // Annales de la Société entomologique. Bulletin entomologique. Séances de la Société entomologique de France (Séance du 2 décembre 1840): XXXVI–XXXVII.

Baker M. Ch. 1977. Shorebird food habits in the Eastern Canadian Arctic // The Condor. 79: 56–62.

Barševskis A. 2001. New and rare species of beetles (Insecta: Coleoptera) in the Baltic states and Belarus // Baltic Journal of Coleopterology. 1 (1–2): 3–18.

Baselga A., Novoa F. 2003. *Donacia galaica* Báguena, 1959, una especie poco conocida del noroeste ibérico (Coleoptera, Chrysomelidae) // Nouvelle Revue d'Entomologie. 19 (3): 229–233.

Bellevoye A. 1870. Observations sur les moeurs de plusieurs espèces de Coléopteres, qui vivent sur des plantes aquatiques // Bulletin de la Société d'historie naturelle du département de la Moselle. 12: 3–16.

Bellevoye A. 1895. Observations sur les *Haemonia* // Bulletin de la Société d'êtude des sciences naturelles de Reims: 1–26.

Berg C.O. 1949. [цит. по: Гаевская, 1966]. Limnological relations of insects to plants of the genus *Potamogeton* // Transactions of the American Microscopical Society. 68 (4): 279–291.

Bertrand H. 1965. Contribution à l'étude des premièrs états des Coléoptères aquatiques de la region éthiopienne (7e note). Familles diverses. Addenda et corrigenda // Bulletin de 1’Institut Français d’Afrique noire. Dakar. Serie A: Sciences Naturelles. 27 (4): 1336–1393.

Bieńkowski A.O. 1993. New data on morphology and systematics of the larvae of Donaciinae (Coleoptera Chrysomelidae) f'rom Palaearctic // Russian Entomological Journal. 1 (2): 3–15.

Bieńkowski A.O. 1996. Life cycles of Donaciinae (Coleoptera, Chrysomelidae). // P.H.A. Jolivet, M.L. Cox (Eds.). Chrysomelidae Biology. 3: General Studies. Amsterdam: SPB Academic Publishing: 155–171.

Bieńkowski A.O. 1997. New distributional records for several Palaearctic Chrysomelidae (Coleoptera) species, with some systematic remarks // Faunistische Abhandlungen. Dresden. 21: 91–104.

Bieńkowski A.O. 1999. Mating behaviour in Donaciinae (Coleoptera, Chrysomelidae) // M.L. Cox (ed.). Advances in Chrysomelidae Biology. 1. Leiden: Backhuys Publ.: 411–420.

Bieńkowski A.O., Orlova-Bienkowskaja M.Ja. 2003. On the systematics of the subgenus *Donaciella* Reitter, 1920 of the genus *Donacia* Fabricius, 1775, with description of the larva of *Donacia tomentosa* Ahrens, 1810 (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae) // Genus. 14 (1): 59–68.

Bieńkowski A.O., Orlova-Bienkowskaja 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: 481–502.

Biström O. 1995. Kartering av stor natebock, bladbaggen *Macroplea pubipennis* (Coleoptera:Chrysomelidae) I Esboviken, Finland // Sahlbergia. 2: 113–116.

Bordy B., Doguet S., Debreuil M. 2012. Les Donaciinae de France (Coleoptera, Chrysomelidae) // Rutilans. 2012. Rutilans & Magellanes Publ. 92 p.

Borowiec L. 1984. Zoogeographical study on Donaciinae of the world (Coleoptera. Chrysomelidae) // Polskie Pismo Entomologiczne. 53: 433–518.

Böving A.G. 1906. Bidrag til Kundskaben om Donaciinlarvernes Naturhistorie. Copenhagen: Hagerups Forlag. 263 p.

Böving A.G. 1910. Natura1 history of the larvae of Donaciinae // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Biologisches Supplement. 1 ser. 3. Leipzig: Klinkhardt: 1–108.

Böving A.G., Craighead F.C. 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. // Entomologica Americana. 11. New Series (1–4). Brooklyn, N.Y.: Brooklyn Entomological Society: 1–351.

Bratton J., Greenwood M. 1997. British reed beetles, *Plateumaris* and *Donacia* (Chrysomelidae): an identification aid using pronotum surface characters // Latissimus. Newsletter of the Balfour-Browne club. 8: 11–14.

Brocher F. 1911. Recherches sur la respiration des insectes aquatiques adultes. Les *Haemonia* // Annales de biologie Lacustre. 5: 1–26.

Buckingham G.R. 1998. Surveys for insects that feed on Eurasian watermilfoil, *Myriophyllum spicatum,* and hydrilla, *Hydrilla verticillata,* in the People's Republic of China, Japan, and Korea // Technical Report A-98-5, U.S. Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, MS. 36 p. + 78 Figs.

BugGuide. 2014. Identification, Images, & Information For Insects, Spiders & Their Kin For the United States & Canada. http://bugguide.net/node/view/638970

BugGuide. 2014. Identification, Images, & Information For Insects, Spiders & Their Kin For the United States & Canada http://bugguide.net/node/view/771373

Bukejs A. 2010. On Latvian Donaciinae Kirby, 1837 (Coleoptera: Chrysomelidae) // Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis. 10 (2): 115–126.

Burton H.M.C. 2005. Conservation ecology of biodiversity action plan listed reed beetles of the genus *Donacia*. A thesis submitted for the degree of Doctor of Phylosophy of the University of Sussex. Brighton : University of Sussex. 231 p.

Buzzi, Z. J. 1988. Biology of neotropical Cassidinae // P. Jolivet, E. Petitpierre, T.H. Hsiao (eds.). Biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publ.: 559–580.

Buzzi, Z.J., Miyazaki R.D. 1999. Description of immatures and life cycle of *Stolas lacordairei* (Boheman) (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). // M.L. Cox (ed.). Advances in Chrysomelidae Biology. 1. Leiden: Backhuys Publ.: 581–597.

Carpentier L., Delaby E. 1908. [цит. по: Warchałowski, 1985]. Catalogue des Coléoptères du département de la Somme, seconde édition // Mémoires de la Société linnéenne du nord de la France. Amiens. 12: 167–472.

Center T.D., Dray Jr. F.A., Jubinsky G.P., Grodowitz M.J. 1999. Insects and other Arthropods that feed on aquatic and wetland plants. U.S. Department of Agriculture. Agricultural Research Service. Technical Bulletin № 1870. 200 p.

Chaboo C.S., Frieiro-Costa F.A., Gómez-Zurita J., Westerduijn R. 2014. Origins and diversification of subsociality in leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Chrysomelinae) // Journal of Natural History. http://dx.doi.org/10.1080/00222933.2014.909060

Chadd R., Extence C. 2004. The conservation of freshwater macroinvertebrate populations: a community-based classification scheme // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. 14 (6): 597–624.

Chang Y.-ch. 1965. On the external anatomy and the caudal claws of the larva of *Donacia provosti* // Acta entomologica sinica. 14 (6): 613–616 [на китайском языке].

Changchi K. 1985. Research on biologicai and control of *Donacia tuberfrons* Goecke (Coleoptera, Chrysomelidae) // Journal of Southwest Agricultural University. 4. http://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-XNND198504014.htm

Chapuis F.-J., Candèze E. 1853. Catalogue des larves des Coléopteres, connues jusqu'a ce jour avec la description de plusieurs especes nouvelles // Mêmoires de la Société (Roya1e) des Sciences de Liège. 8: 341–653.

Chen S.H. 1941. Notes on Donaciine beetles // Sinensia. 12 (1–6): 1–16.

Choe J.C. 1989. Maternal care in *Labidomera suturella* Chevrolat (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) from Costa Rica // Psyche. 96: 63–67.

Collins J. 1911. Notes on the early stages of *Haemonia appendiculata*, Panz. // The Entomologist's Month1y Magazine. [XLVII], 2 series. 22: 248–250.

Council directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. http://europa.eu.int/comm/environment/nature/habdir.htm

Cox M.L. 1981. Notes on the biology of *Orsodacne* Latreille with a subfamily key to the 1arvae of the British Chrysomelidae (Coleoptera) // Entomo1ogist's Gazette. 32: 123–135.

Cox M. 1994. The Hymenoptera and Diptera parasitoids of Chrysomelidae // P. H. Jolivet, M. L. Cox, E. Petitpierre (eds.). Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publ.: 419–467.

Cox M. 1996. The pupae of Chrysomeloidea // P.H.A. Jolivet, M.L. Cox (eds.). Chrysomelidae Biology. 1. The Classification, Phylogeny and Genetics. Amsterdam: SPB Academic Publ.: 119–265.

Cronin G., Wissing K.D., Lodge D.M. 1998. Comparative feeding selectivity of herbivorous insects on water lilies: aquatic vs. semi-terrestrial insects and submersed vs. floating leaves // Freshwater Biology. 39: 243–257.

Czwalina. 1878. Ueber *Donacia fennica* Payk. und *Malinowskii* Ahr. // Deutsche Entomologische Zeitschrift. 22 (1): 203.

Daccordi M., Ruffo S. 1978. Sulla presenza del genere *Macroplea* Samouelle in Italia (Coleoptera, Chrysomelidae, Donaciinae) // Bollettino dell'Associazione Romana di Entomologia. 33: 56–65.

Danks H.V. 1992. Long life cycles in insects // The Canadian Entomologist. 124: 167–187.

Davis Ch.C. 1965. A study of the hatching process in aquatic invertebrates. XV. *Donacia palmata* Oliv. (Coleoptera, Chrysomelidae) and *Paraponyx maculata* (Clemens) (Lepidoptera,

Pyralidae, Nymphu1inae) // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. 60 (1): 139–145.

Deibel J. 1911. Beiträge zur Kenntnis von *Donacia* und *Macroplea* unter besonderer Berücksichtigung der Atmung // Zoologische Jahrbücher. Arbeitung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. 31: 107–160.

Delahon. 1926. Donacien zu ungewöhnlicher Jahreszeit // Entomologische Blätter. 22 (4). Kleine coleopterologische Mitteilungen: 188.

Dettner K. 2005. Noteridae // Beutel R. G., Leschen R.A.B. (eds.). Coleoptera, Beetles. 1. Morphology and systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Handbook of zoology. 4. Arthropoda: Insecta. Part 38. Berlin–New York: Walter de Gruyter Publ.: 72–80.

Dewitz H. 1888. Entnehmen die Larven der Donacien vermittelst Stigmen oder Athemröhren den Lufträumen der Pflanzen die sauerstoffha1tige Luft? // Berliner entomologische Zeitschrift. 32 (1): 5–6.

Eberhard W.G. 1991. Copulatory courtship and cryptic female choice in insects // Biological Reviews. 66: 1–31.

Eberhard W.G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice // Evolution 48 (3): 711–733.

Ege R. 1915. On the respiratory conditions of the larva and pupa of Donaciae // Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i Kjøbenhavn. 66: 183–196.

Fjellberg, A. 1970. Six species of Coleoptera new to Norway // Norsk entomologisk Tidsskrift. 17 (2): 105–106.

Foster G. 2014 (accessed). Creating ponds for the Zircon Reed Beetle *Donacia aquatica.* // Freshwater habitats trust. www.freshwaterhabitats.org.uk

Frisch J.L. 1736. Beschreibung von allerley Insecten in Teutschland, nebst nützlichen Anmerckungen und nöthigen Abbildungen von diesem kriechenden und fliegenden inländischen Gewürme, zur Bestätigung und Fortsetzung der gründlichen Entdeckung, so einige von der Natur dieser Creaturen heraus gegeben, und zur Ergäntzung und Verbesserung der andern. 12 Theil. Berlin: Verlegts Christoph Gottlieb Nicolai. 44 S.

Furth D.G. 1993. The Hula lake leaf beetles revisited // Israel Journal of Entomology. 27: 25–30.

Gatenby J.B. 1917. The embryonic development of *Trichogramma evanescens*, Westw., monembryonic egg parasite of *Donacia simplex*, Fab // Quarterly Journal of Microscopical Sciences. 2–62: 149–187.

GBIF. 2014. Global Biodiversity Information Facility: Ernst-Moritz-Arndt-Universitaet: Chrysomelidae of Central Europe. http://www.gbif.org/species/.16.5.2014

Gehrig J. 1961. [цит. по: Warchałowski, 1985]. Donacien aus dem Gebiet von Faverois // Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel. 11 (5): 110.

Geiser E. 2001. Die Käfer des Landes Salzburg. Faunistische Bestandserfassung und tiergeographische Interpretation. // Monographs on Coleoptera. Zeitschrift zur Erforschung der Biodiversität der Käfer. 2. Wien. 706 S.

Germplasm Resources Information Network. 2012. http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/

Goecke H. 1933. Überwinterung im Herbst geschlüpfter Donaciinen // Entomologische Blätter. 29: 97–106.

Goecke H. 1934. Revision asiatischer Donaciinen (Col. Chrys.). I // Koleopterologische Rundschau. 20 (6): 215–230.

Goecke H. 1935. Schilfkäfer. 5. Beitrag zur Kenntnis der Donaciinen // Die Natur am Niederrhein. 11 (2). Krefeld: Klein'sche Druckerei: 33–44.

Goecke H. 1943. Monographie der Schilfkäfer. 2. Die fossilen Funde und ihre Bestimmung // Nova Acta Leopoldina. Neue Folge. 12, 86: 339–380.

Golovneva L.B. 2000. Aquatic plant communities at the Cretaceous-Palaeogene boundary in north-eastern Russia // Acta Palaeobotanica. 40(2): 139–151.

Graham M. W. R. de V. 1991 [цит. по: Cox, 1994]. A reclassification of the European Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae): revision of the remaining genera // Memoirs of the American Entomological Institute. 49: 1–322.

Grillas P. 1988. *Haemonia appendiculata* Panzer (Chrysomelidae, Donaciinae) and its impact on *Potamogeton pectinatus* L. and *Myriophyllum spicatum* L. beds in the Camargue (France) // Aquatic Botany. 31: 347–353.

Grobbelaar E. 2009. Morphology of the adult and immature stages, biology, and phylogenetic placement of *Donaciasta goeckei* Monrós, 1958 (Chrysomelidae: Donaciinae: Donaciini) // Research on Chrysomelidae. 2. Leiden: Koninklijke Brill: 153–176.

Guérin-Méneville. 1846. Annales de 1a Societe Entomologique de France. 2 serie, 4: LXXV–LXXVII (Séance du 12 Aout 1846).

Haag K.H., Joyce J.C., Hetrick W.M. 1987. Predation on waterhyacinth weevils and other aquatic insects by three wetland birds in Florida // Florida Entomologist. 70 (4): 457–471.

Halffter G., Edmonds W.D., 1982. The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): an eco1ogical and evolutive approach. Mexico: Instituto de Ecologia. 176 p.

Harms N.E., Grodowitz M.J. 2009. Insect herbivores of aquatic and wetland plants in the United States: a checklist from literature // Journal of Aquatic Plant Management. 47: 73–96.

Hayashi M. 1999. Paleoenvironmental analysis by donaciine fossil assemblages from the Holocene peaty deposits of the Daibu site, Niigata Prefecture, central Japan // The Journal of the Geological Society of Japan. 105 (9): 609–624.

Hayashi M. 2004. Revisional study on Japanese members of Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae). Identification of Japanese members of Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae) // Bulletin of the Hoshizaki Green Foundation. 7: 29–126, 127–136.

Hayashi M., Shiyake S. 2004. A check-list of the Japanese members of Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae) // Entomological Review of Japan. 59 (1): 113–125.

Hayashi M., Shiyake S., Miyatake Y., Iwai D. 2003. Pleistocene fossil insects from the underground of Nagai Park, Osaka City, western Japan, with description of three donaciine leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) // Bulletin of the Osaka Museum of Natural History. 57: 39–45.

Heeger E. 1854. Beiträge zur Naturgeschichte der Insecten. // Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. 11. Wien: 927–942.

Heeger E. 1855. Beiträge zur Naturgeschichte der Insecten. (Vorgelegt in der Sitzung am 22. Juni 1854) // Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe. 14. Wien: 28–41.

Hellén W. 1937. Über die *Haemonia*-Arten Finnlands (Col.) // Notulae Entomologicae. 17 (1): 1–4.

Henneguy, L.-F. 1904. Les Insectes. Morphologie – Reproduction – Embryogénie. 804 s.

Hennig W. 1938. Übersicht über die Larven der wichtigsten deutschen Chrysomelinen // Arbeiten über physiologische und angewandte Entomologie aus Berlin-Dahlem. 5 (2): 85–136.

Heron H.D.C. 1999. The biology of *Conchyloctenia punctata* (Fabricius) – a cycloalexic Cassid (Chrysomelidae: Cassidinae) // M.L. Cox (ed.). Advances in Chrysomelidae Biology. 1. Leiden: Backhuys Publ.: 565–580.

Hirschler J. 1907. Über leberartige Mitteldarmdrüsen und ihre embryonale Entwicklung bei *Donacia* (Coleoptera) // Zoologischer Anzeiger. 31 (24): 766–770.

Hirsch1er J. 1909. Die Embryona1entwicklung von *Donacia crassipes* L. // Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 92: 627–744.

Hoffman C. 1940a. Morphology of the immature stages of some Northern Michigan Donaciini (Chrysomelidae; Coleoptera) // Papers of the Michigan Academy of Science Arts and Letters. 25. Part 2: Zoology: 243–290. Pl.1–10.

Hoffman C.E. 1940b. Limnological relationships of some Northern Michigan Donaciini (Chrysomelidae; Coleoptera) // Transactions of American Microscopical Society. 59 (3): 259–274.

Hoffman C.E. 1940c. The relation of *Donacia* 1arvae (Chrysomelidae: Coleoptera) to dissolved oxygen // Ecology. 21: 176–183.

Höhn W. 1944. [цит. по: Гаевская, 1966]. Die stehenden Gewässer und Moore der Herrschaft Wädenswil. II. Die Lebensgemeinschaften der Bodenregion des obern Zürichseebeckens // Neujahrsblatt der Lesegesellschaft Wädenswil. 14: 5–81.

Holmen M. 1987. The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. I. Gyrinidae, Haliplidae, Hygrobiidae and Noteridae. Fauna entomologica scandinavica. 20. Leiden–Copenhagen: E.J. Brill / Scandinavian Science Press Ltd. 168 p.

Houlihan D.F. 1969. Respiratory physiology of the larva of *Dona*cia *simplex,* a root-piercing beetle // Journal of Insect Physiology. 15: 1517–1536.

Houlihan D.F. 1970. Respiration in low oxygen partial pressures: the adults of *Donacia simplex* that respire from the roots of aquatic plants // Journal of Insect Physiology. 16 (8): 1607–1622.

Ilie A.L., Ilie L.C. 2003–2004. Genus *Plateumaris* (Coleoptera: Chrysomelidae) in Romania // Bulletin of Entomological Information. 14–15: 213–216.

Illies J. 1967. [цит. по: Solem, 1972]. Donaciidae // J. Illies (ed.). Limnofauna Europaea. Stuttgart: G. Fischer Verlag: 276–277.

Illustrated pocket book of Insect Larvae. 1952. Shanghai. 323 p. [на китайском языке].

Jacobsohn G. 1892. Analytische Übersicht der bekannten *Donacia*- und *Plateumaris*-Arten der alten Welt // Horae Societatis Entomologicae Rossicae. 26: 412–437.

Jerez V. 1999. Biology and ecology of the genus *Procalus* Clark, 1865, endemicto the andinopatagonian region (Alticinae) // M.L. Cox (ed.). Advances in Chrysomelidae Biology. 1. Leiden: Backhuys Publ.: 545–555.

Jolivet P. 1954. [цит. по: Warchałowski, 1985]. Recherches sur l'aile des Chrysomeloidea (Coleoptera). 1. Theses Faculté des Sciences de l'Université Paris. Sér. A. № 2650. 180 p.

Jolivet P. 1972a. Á propos des *Donacia* de la Thailande (Co1. Chrysomelidae Donaciinae) // Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon. 41: 193–201.

Jolivet P. 1972b. Coleoptera Chrysomelidae Donaciinae // Parc National de la Garamba. Mission H. de Saeger. 56 (3): 43–58.

Jolivet P. 1977. Selection trophique chez les Eupoda (Coleoptera Chrysomelidae) // Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon. 46 (9): 321–336.

Jolivet P. 1988. Les soins parentaux chez les Chrysomélides // L'Entomologiste. 44 (2): 93–101.

Jolivet P. 1995. Réflexions sur les plantes-hôtes des Chrysomélides (Col.) // L'Entomologiste. 51 (2): 77–93.

Jolivet P. 1999. Sexual behaviour among Chrysomelidae // M.L. Cox (ed.). Advances in Chrysomelidae Biology. 1. Leiden: Backhuys Publ.: 391–409.

Jolivet P., Hawkeswood T.-J. 1995. Host-plants of Chrysomelidae of the world. An essay about the relationships between the leaf-beetles and their food-plants. Leiden: Backhuys Publ. 281 p.

Jolivet P., Petitpierre E. 1981. Biology of Chrysomelidae (Coleoptera) // Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural. Barcelona. 47 (Sec. Zool. 4): 105–138.

Kaltenbach J.H. 1874. Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten. Stuttgart: J. Hoffmann (K. Thienemann's Verlag). 848 S.

Kanazawa I. 1985. Immature stages // Atlas of the Japanese Donaciinae (Guide for identification of the fossil donaciine beetles). Fossil Insect Research Group for the Nojiri-ko Excavation: 161–163 [на японском языке].

Kaszab Z. 1962. [цит. по: Warchałowski, 1985]. Levelbogarak Chrysomelidae // Fauna Hungaricae. 63. Budapest. 416 + 17 S.

Kaufmann T. 1970. Studies on the biology and ecology of *Pyrrhalta nymphaeae* (Co1., Chrysomelidae) in A1aska with special reference to population dynamics // The American Midland Naturalist. 83 (2): 496–509 .

Kerville, de G. 1900. L'accouplement des Coléoptères // Bulletin de la Société entomologique de France (Séance du 28 février 1900): 101–107.

Kimoto S. 1981. New or little known Japanese Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae) // Bulletin of the Osaka Museum of Natural History. 34: 23–26.

Kingsolver J.M. 1995. On the family Bruchidae // Chrysomela Newsletter. 30: 3.

Klausnitzer B. 1984. Käfer im und am Wasser. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Ver1ag. 148 S.

Klefbeck E. 1916. Bidrag till kännedomen om *Macroplea curtisii.* Lac. // Entomologisk Tidskrift. 37: 111–114.

Kleinschmidt B., Kölsch G. 2011. Adopting bacteria in order to adapt to water — how reed beetles colonized the wetlands (Coleoptera, Chrysomelidae, Donaciinae) // Insects. 2: 540–554. doi:10.3390/insects2040540

Kobayashi S., Koonuma S. 1984. Chemical control of rice rootworm, *Donacia provosti* Fairaire mixing insecticides with soil // Proceedings of the Kanto-Tosan Plant Protection Society (Japan). 31: 122.

Koch K. 1992. Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie. 3. Krefeld: Goecke & Evers. 201 S.

Kölliker A. 1843. Observationes de primâ insectorum genesi adjectâ articulatorum evolutionis cum vertebratorum comparatione // Annales des Sciences Naturelles. 2 serie. 20: 253–284.

Kölsch G., Krause A. 2011. Oxygen consumption of the aquatic leaf beetles *Macroplea mutica* and *Macroplea appendiculata* is low and not influenced by salinity // Physiological Entomology: 1–9. doi: 10.1111/j.1365-3032.2010.00775.x

Kölsch G., Krause A., Goetz N., Plagmann S. 2010. The salinity preference of members of the genus *Macroplea* (Coleoptera, Chrysomelidae, Donaciinae), fully aquatic leaf beetles that occur in brackish water // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 390: 203–209.

Kölsch G., Kubiak M. 2011. The aquatic leaf beetle species *Macroplea mutica* and *M. appendiculata* (Coleoptera, Chrysomelidae, Donaciinae) differ in their use of *Myriophyllum spicatum* as a host plant // Aquatic Insects. 33 (1): 13–26.

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: 936–952.

Kölsch G., Synefiaridou D. 2012. Shared ancestry of symbionts? Sagrinae and Donaciinae (Coleoptera, Chrysomelidae) harbor similar bacteria // Insects. 3: 473–491. doi:10.3390/insects3020473

Komiya Y. 2001. Description of a new *Donacia* species (Coleoptera, Chrysomelidae, Donaciinae) from West Japan // Elytra (Tokyo). 29 (1): 41–44.

Konstantinov A.S. 2004. Male combat and mating behavior of *Donacia crassipes* Fabricius and other chrysomelids (Coleoptera, Chrysomelidae, Donaciinae) // New Developments in the Biology of Chrysomelidae. The Hague: SPB Academic Publishing bv: 721–725.

Krzemiński J.K. 1966. [цит. по: Warchałowski, 1985]. Donaciinae, Orsodacninae i Criocerinae (Coleoptera, Chrysomelidae) okolic Bydgoszczy // Fragmenta Faunistica. Warszawa. 12: 339–345.

Kudo S.-I., Ishibashi E. 1995. Notes on maternal care in the ovoviviparous leaf beet1e *Gonioctena japonica* (Coleoptera: Chrysomelidae) // Canadian Entomologist. 127: 275–276.

Kudo S.-I., Ishibashi E., Makino S. 1995. Reproductive and subsocial behaviour in the ovoviviparous leaf beetle *Gonioctena sibirica* (Coleoptera: Chrysomelidae) // Ecological Entomology. 20: 367–373.

Kunze G. 1818. Beiträge zu einer Monographie der Rohrkäfer // Neue Schriften der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle. 2 (4): 1–56.

Kuschel G., May B.M. 1996. Palophaginae, their systematic position and biology // Chrysomelidae Biology. 3. General Studies. Amsterdam: SPB Academic Publ.: 173–185.

Laboulbene. 1868. In: Annales de la Société entomologique de France. 4 série. 8. (Séance du 11 Novembre 1868): CV.

Lacordaire J.-Th. 1845. Monographie des Coléoptères subpentamères de la Famille des Phytophages. I, 1 // Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liége. 3 (1): 1–740.

Lacordaire J.-Th. 1851. Bemerkungen über die Larve der *Haemonia Gyllenhalii* Lac. [*Donacia zosterae* Gyll.] // Entomologische Zeitung herausgegeben von dem entomologischen Vereine zu Stettin. 12 (9): 263–265.

Latreille P.A. 1829. Les crustacés, les arachnides et les insectes: distribués en familles naturelles. 2. 584 S.

Laux J.-J., Kölsch G. 2014. Potential for passive internal dispersal: eggs of an aquatic leaf beetle survive passage through the digestive system of mallards // The Royal Entomological Society. Ecological Entomology. doi: 10.1111/een.12097

Lawrence J.F., Reid Ch.A.M. 2014. Sagrinae Leach, 1815 // N.P. Kristensen, R.G. Beutel (eds.). Handbook of zoology. A natural history of the phyla of the animal kingdom. 3. Arthropoda: Insecta. Part 39. Berlin: De Gruyter: 264–270.

Lays P. 1997. Les Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae) de la faune de Belgique. Chorologie, phénologie et évaluation de la dérive faunique // Notes fauniques de Gembloux. 33: 67–143.

Lays P. 2000. Observations on *Donacia (Cyphogaster) javana* Wiedeman, 1821 (Coleoptera Chrysomelidae Donaciinae) in the Malay Archipelago // Bulletin de la Société royale belge d'Entomologie. 136 (1–6): 44–52.

Lays P. 2002. Notes on the Donaciines (Coleoptera Chrysomelidae Donaciinae) (11–23) // Bulletin de la Société royale belge d'Entomologie. 138: 143–150.

Lays P. 2003. Notes on the Donaciines (Coleoptera Chrysomelidae Donaciinae) (24–74) // Bulletin de la Société royale belge d'Entomologie. 139: 102–120.

Lee J.E. 1991. A taxonomic study on the larvae of the subfamily Donaciinae from Japan (Coleoptera: Chrysomelidae) // Entomological Research Bulletin (Korea). 17: 33–46.

Lee J.E. 1993. Phylogenetic studies on the larvae of the Chrysomelidae (Coleoptera) from Japan // Japanese Journal of Entomology. 61 (3): 409–424.

LeSage L. 1985.The eggs and larvae of *Pachybrachis peccans* and *P. bivittatus*, with a key to the known immature stages of the Nearctic genera of Cryptocephalinae (Coleoptera: Chrysomelidae) // Canadian Entomologist. 117: 203–220.

LeSage L. 1986. The eggs and larvae of *Cryptocephalus quadruplex* Newman and *C. venustus* Fabricius with a key to the known immature stages of the Nearctic genera of Cryptocephaline leaf beetles (Coleoptera. Chrysomelidae) // Canadian Entomologist. 118: 97–111.

LeSage L., Stiefel V.L. 1996. Biology and immature stages of the North American clytrines *Anomoea laticlavia* (Forster) and A. *flavokansiensis* Moldenke (Coleoptera: Chrysomelidae: Clytrinae) // P.H.A. Jolivet, M.L. Cox (Eds.). Chrysomelidae Biology. 3: General Studies. Amsterdam: SPB Academic Publishing: 217–238.

Leschen R.A.B., Konstantinov A.S. 2014 Donaciinae Kirby, 1837 // N.P. Kristensen, R.G. Beutel (eds.). Handbook of zoology. A natural history of the phyla of the animal kingdom. 3. Arthropoda: Insecta. Part 39. Berlin: De Gruyter: 259–264.

Linnaeus C. 1746. Fauna Svecica, sistens animalia Sveciae regni : Quadrupedia, Aves, Amphibia, Pisces, Insecta, Vermes, distributa per classes & ordines, genera & species, cum differentiis specierum, synonymis autorum, nominibus incolarum, locis habitationum, descriptionibus insectorum. Stockholmiae: Sumtu & literis Laurentii Salvii. 411 S.

Linnaeus C. 1758. Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. 1. Holmiæ: Impensis direct. Laurentii Salvii. 824 S.

Lippok B., Gardine A.A., Williamson P.S., Renner S.S. 2000. Pollination by flies, bees, and beetles of *Nuphar ozarkana* and *N. advena* (Nymphaeaceae) // American Journal of Botany. 87 (6): 898–902.

Lippok B., Renner S.S. 1997. Pollination of *Nuphar* (Nymphaeaceae) in Europe: flies and bees rather than *Donacia* beetles // Plant Systematics and Evolution. 207: 273–283.

Lou Q., Yu P., Liang H. 2011. Two new species of *Macroplea* Samouelle (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae) from China, with a key to all known species // Zootaxa. 3003: 1–21.

Lupi D., Savoldelli S., Rocco A., Rossaro B. 2012. Italian rice agroecosystems: a threat to insect biodiversity? // LandscapeManagement for Functional Biodiversity. International

Organisation for Biological and Integrated Control of Noxious Animals and Plants. Bulletin. 75: 127–131.

MacGillivray A.D. 1903. Aquatic Chrysomelidae and a table of the families of Coleopterous larvae // New York State Museum. Bulletin 68. Entomology. 18: 288–327.

Mafra-Neto A., Jolivet P. 1994. The first record of entomophagy in Chrysomelidae: adult *Diabrotica angulicollis* (Erichson) feeding on the meloid *Epicauta aterrima* (Klug) (Coleoptera) // Chrysomela Newsletter. 28: 5.

Mann J.S., Crowson R.A. 1983. Observations on the internal anatomy and classification of Donaciinae (Coleoptera, Chrysomelidae) // Entomologist's Monthly Magazine. 119: 17–27.

Marx E.J.F. 1957. A review of the subgenus *Donacia* in the Western Hemisphere (Coleoptera, Donaciidae) // Bulletin of the American Museum of Natural History. 112 (3): 191–278.

Maulik S. 1947. Some insects as food of a frog (*Rana esculenta* L.) // The Annals and Magazine of Natural History including Zoology, Botany, and Geology. 11 Series. 14 (111): 224.

McGaha Y.J. 1952. The limnological relations of insects to certain aquatic flowering plants // Transactions of the American Microscopical Society.71 (4): 355–381.

Melnikova E.J., Panov A.A. 1987. Histological studies on the cerebral neurosecretory system and retrocerebral endocrine complex of the leaf-beetles (Chrysomelidae, Coleoptera, Insecta) // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere. 115: 373–392.

Melvin J.C.E. 1966. Observations on insects attacking wild rice in Manitoba // Proceedings Entomological Society of Manitoba. 22: 6–11.

Mende M., Biström O., Meichssner E., Kölsch G. 2010. The aquatic leaf beetle *Macroplea mutica* (Coleoptera: Chrysomelidae) in Europe: population structure, postglacial colonization and the signature of passive dispersal // European Journal of Entomology. 107: 101–113.

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.

Miall L.C. 1895. The natural history of aquatic insects. London. 395 p.

Michelsen A. 1963. Observations on the sexual behaviour of some longicorn beetles, subfamily Lepturinae // Behaviour. 22: 152–166.

Michelsen A. 1966. The sexual behaviour of some longicorned beetles (Col., Cerambycidae) // Entomologiske Meddelelser. 34 (4): 329–355.

Mikhailov Yu.E., Hayashi M. 2000. Chrysomelidae of Sakhalin. I // Entomological Review of Japan. 55 (2): 71–83.

Mohr K.-H. 1966. Chrysomelidae // Die Käfer Mitteleuropas. 9. Krefeld: 95–299.

Mohr K.-H. 1985. Beitrage zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera – Chrysomelidae: Donaciinae, Orsodacninae, Criocerinae, Clytrinae // Beitrage zur Entomologie. 35 (2): 219–262.

Morley C. 1918. *Donacia clavipes* F. at home // The Entomologist's monthly magazine. 54 (3 series – vol. 4): 183.

Mulsant E. 1847. Note pour servir a l'histoire des Donacies // Annales de la Société Linnéenne de Lyon (1845–1846): 13–20.

Narita Yu. 1991. Description of the larva of *Donacia clavareaui* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Elytra (Tokyo). 19 (1): 21–23.

Narita Yu. 2003. Descriptions of Donaciine larvae (Coleoptera, Chrysomelidae) from Japan // Elytra, Tokyo. 31 (1): 1–30.

Nilsson A.N. (Ed.). 1996. Aquatic Insects of North Europe. A Taxonomic Handbook. Volume 1. Stenstrup: Apollo Books. 274 p.

Nishio Y. 1960. [цит. по: Lays, 2002]. On the abdominal structure of the female of *Plateumaris sericea* Linné // Japanese Journal of Applied Entomology & Zoology. 4 (2): 119–122. [на японском языке, с английским резюме].

Nishio Y., Imabayashi S., Nakamura K., Kobata H. 1959. Über die Larve der *Donacia simplex* Fabricius // Research Bulletin of the Hokkaido national agrocultural experiment station. 74: 87–91 [на японском языке].

Olsoufieff G. 1903. Notes sur quelques *Donacia* de Russie (Col.) // Bulletin de la Société entomologique de France: 302–303.

Otto Ch. 1985. Effects of temporal and spatial variations in food availability on life cycle and palatability of a chrysomelid beetle *(Donacia cinerea)* // Aquatic Insects: International Journal of Freshwater Entomology. 7 (1): 19–28. doi**:** 10.1080/01650428509361194

Owen J.A., Menzies I.S. 1996. A note on the life history of *Macroplea appendiculata* (Panzer) (Col.: Chrysomelidae) // The Entomologist's record and journal of variation. 108: 317–318.

Pennak R.W. 1978. Fresh-water invertebrates of the United States. 2 Ed. New York-Chichester-Brisbane-Toronto: John Wiley & Sons. 803 p.

Perris E. 1848. Histoire des métamorphoses de la *Donacia sagittariae* // Annales de la Société Entomologique de France. 2 serie. 6: 33–48.

Peterson J.K., Schalk J.M. 1994. Internal bacteria in the Chrysomelidae // P. H. Jolivet, M. L. Cox, E. Petitpierre (eds.). Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publ.: 393–405.

Petitpierre E. 2000. Coleoptera, Chrysomelidae. I // M.A. Ramos et al. (eds.). Fauna Ibérica. 13. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. 521 p.

Picken L.E.R., Pryor M.G.M., Swann M.M. 1947. Orientation of fibrils in natural membranes // Nature. 159: 434. doi:10.1038/159434a0

Polak M. 2007. Food of nestling Great Bitterns *Botaurus stellaris* at fishpond complexes in eastern Poland // Bird Study. 54: 280–283.

Poniar, Jr. G.O. 1999. Chrysomelidae in fossilized resin: behavioral inferences // M.L. Cox (ed.). Advances in Chrysomelidae Biology. 1. Leiden: Backhuys Publ.: 1–16.

Prejs K. 1986. Nematodes as a possible cause of rhizome damage in three species of *Potamogeton* // Hydrobiologia. 131: 281–286.

Qin Ch. H., Chen Ch., Wan H., Li J.H. 2009. Studies on biological characteristics of *Donacia provosti* // China Vegetables. 24: 57–61.

Reid C.A.M. 1993. *Donacia australasiae* Blackburn: the sole representative of the subfamily Donaciinae (Coleoptera: Chrysomelidae) in Australia and New Guinea // Journal of the Australian Entomological Society. 32: 103–111.

Reid C.A.M. 1995. A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea) // J. Pakaluk, S.A. Slipinski (eds.). Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii. Polska Akademia Nauk: 559–631.

Reitter E. 1909. Coleoptera // Die Süsswasserfauna Deutschlands. 3, 4. Jena: G. Fischer Verlag. 235 S.

Reitter E. 1912. Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. 4. Stuttgart: 236 S.

Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Chikhlyaev I.V., Fayzulin A.I., Kirillov A.A., Kuzovenko A.E., Protasova E.N., Skomorokhov M.O. 2013. Direct and indirect interactions between an invasive alien fish (*Perccottus glenii*) and two native semi-aquatic snakes // Copeia. 2013 (1): 103–110.

Richardson M.L., Mitchell R.F., Reagel P.F., Hanks L.M. 2010. Causes and consequences of cannibalism in noncarnivorous insects // The Annual Review of Entomology. 55: 39–53.

Robertson C. 1889. Flowers and insects. 1 // The Botanical Gazette. 14: 120–126.

Rosenhauer W.G. 1852. Ueber die Entwicklung und Fortpflanzung der Clythren und Cryptocephalen, einer Insektengruppe aus der Ordnung der Coleoptera. Erlangen. 34 S.

Roubal J. 1941. Katalog Coleopter (Brouků) Slovenska a Východních Karpat na základě bionomickém a zoogeografickém a spolu systematický doplněk Ganglbauerových "Die Käfer von Mitteleuropa" a Reitterovy "Fauna germanica". III. Prag. 363 S.

Ruchin A.B., Ryzhov M.K. 2002. On the diet of the marsh frog (*Rana ridibunda*) in the Sura and Moksha watershed, Mordovia // Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union. 7. Sofia – Moscow: Pensoft Publ.: 197–205.

Salt G. 1937. The egg-parasite of *Sialis lutaria*: a study of the influence of the host upon a dimorphic parasite // Parasitology. 29 (4): 539–553.

Sanderson E.D. 1900. The larvae of *Donacia piscatrix,* Lac., and *crassipes*, Fab. // The Canadian Entomologist. 32 (9): 249–263.

Sanderson E.D. 1902. Notes upon the structure and classification of Chrysomelid larvae // Proceedings of the Entomological Society of Washington. 5: 21–31.

Sanna E.S. 2007. Meriuposkuoriaisen, *Macroplea pubipennis* (Coleoptera: Chrysomelidae), levinneisyys ja elinympäristövaatimukset Espoonlahdessa. Pro gradu – tutkielma. Helsingin yliopisto. 51 p. + 4 l.

Santiago-Blay J.A. 1994. Paleontology of leaf beetles // P. H. Jolivet, M. L. Cox, E. Petitpierre (eds.). Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publ.: 1–68.

Scherf H. 1969. Untersuchungen und Erwägungen zur Textur und Bildung der *Donacia*-Kokons // Zoologischer Anzeiger. 182 (1–2): 101–109.

Schlödte J. C. 1872–1873. Fortegnelse over de i Danmark levende Chrysomelae, Erotyli, Endomychi og Coccinellae // Naturhistorisk tidsskrift. 3 (8): 109–120.

Schmidt-Schwedt E. 1887. Ueber Athmung der Larven und Puppen von *Donacia crassipes* // Berliner Entomologische Zeitschrift. 31 (2): 325–334.

Schmidt-Schwedt E. 1889. Noch einmal über die Athmung der Larven von *Donacia crassipes* // Berliner Entomologische Zeitschrift. 33: 299–308.

Schneider E.L., Moore L.A. 1977. Morphological studies of the Nymphaeaceae. VII. The floral biology of *Nuphar lutea* subsp. *macrophylla* // Brittonia. 29: 88–99.

Schulze L. 1996. Life-history and description of early stages of *Sphondylia tomentosa* (Lacordaire) (Coleoptera: Chrysomelidae: Megalopodinae) // P.H.A. Jolivet, M.L. Cox (Eds.). Chrysomelidae Biology. 3: General Studies. Amsterdam: SPB Academic Publishing: 187–199.

Schwarz E.A. 1893. Note on the ovipositor of some species of *Donacia* // Proceedings of the Entomological Society of Washington. 3: 24–26.

Ścibior R., Stryjecki R., Nieoczym M., Bezděk J. 2012. Rare European donacid beetle *Macroplea appendiculata* Panzer, 1794 (Coleoptera: Chrysomelidae: Donaciinae) common in Polish fish ponds // Polskie Pismo Entomologiczne. 81: 321-330. doi: 10.2478/v10200-012-0012-0

Siebold, von C. 1859. Aus dem Leben der Insecten // Amtlicher Bericht über die drei und dreissigste versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Bonn im September 1857. Bonn: C. Georgi: 211–212.

Silfverberg H. 2010. Subfamily Donaciinae Kirby, 1837 // I. Löbl, A. Smetana (eds.). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. 6. Stenstrup: Apollo Books: 354–359.

Smirnov N.N. 1961. Consumption of emergent plants by insects // International Association of theoretical and applied limnology. Verhandlungen. 14. Congress in Austria 1959. Part 1. Stuttgart: 232–236.

Solem J.O. 1972. *Macroplea appendiculata* Panz. (Col., Chrysomelidae) new to Norway // Norsk entomologisk Tidsskrift. 19 (1): 109.

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: 165–172.

Stammer H.-J. 1935. Studien an Symbiosen zwischen Käfern und Microorganismen. 1. Die Symbiose der Donaciinen (Coleopt., Chrysomel.) // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. 29 (5): 585–608.

Steinhausen W. 1950. Vergleichende Morphologie, Biologie und Ökologie der Entwicklungsstadien der in Niedersachen heimischen Schildkäfer (Cassidinae Chrysomelidae Coleoptera) und deren Bedeutung für die Landwirtschaft. Braunschweig. 70 S.

Steinhausen W. 1978. Bestimmungstabelle für die Larven der Chrysomelidae (partim) // B. Klausnitzer (Ed.). Ordnung Coleoptera: Larven. Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. 10. Berlin: Akademie-Verlag: 336–343.

Steinhausen W. 1994. Familie: Chrysomelidae // Die Larven der Käfer Mitteleuropas. 2. Myxophaga. Polyphaga. 1. Krefeld: Goecke & Evers: 231–314.

Tewksbury L., Casagrande R., Blossey B., Häfliger P., Schwarzländer M. 2002. Potential for biological control of *Phragmites australis* in North America // Biological Control. 23: 191–212.

Thorpe W.H., Crisp D.J. 1949. Studies on plastron respiration. IV. Plastron respiration in the Coleoptera // Journal of Experimental Biology. 26 (3): 219–260.

Türkgülü I., Ekiz A.N., Gök A., Şen B. 2011. The first representative of the fully aquatic leaf beetle genus *Macroplea* Samouelle, 1819 (Coleoptera, Chrysomelidae) in Turkey: *Macroplea mutica* (Fabricius, 1792), with notes on its biology, habitat, host plant and distribution // Zoosystematics and Evolution. 87 (2): 291–295. doi: 10.1002/zoos.201100007

Turner F.B. 1959. An analysis of the feeding habits of *Rana p. pretiosa* in Yellowstone Park, Wyoming // The American Midland Naturalist. 61 (2): 403–413.

Ugolini A. 1991. Principali avversità animali del riso // Informatore Agrario. 41 (5): 17–19.

Uyttenboogaart D. L. 1905. *Donacia marginata* Hoppe // Entomologische Berichten uitgegeven door de Nederlandsche entomologische Vereeniging. 1 (16): 128.

Varley G.C. 1939. On the structure and function of the hind spiracles of the larva of the beetle *Donacia* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Proceedings of the (Royal) Entomological Society of London. Ser. A. 14: 115–123.

Vasilenko D.V. 2008. Insect ovipositions on aquatic plant leaves *Quereuxia* from the Upper Cretaceous of the Amur region // Paleontological Journal. 42 (5): 514-521.

Warchałowski A. 1971. Stonkowate – Chrysomelidae. Część ogólna i podrodziny: Donaciinae, Orsodacninae, Criocerinae, Clytrinae, Cryptocephalinae, Lamprosomatinae i Eumolpinae // Klucze do oznaczania owadów Polski. XIX. 94a. Warszawa. 113 S.

Warchałowski A. 1985. Chrysomelidae. Stonkowate (Insecta: Coleoptera). 1. Fauna Polski. 10. Warszawa: Państwowe wydawnictwo naukowe. 273 p.

Wesenberg-Lund C. 1943. Biologie der Süsswasserinsekten. Kopenhagen: Gyldendalske Boghandel. Nordisk Forlag und Berlin–Wien: Verlag J. Springer. 682 S.

Westwood J.O. 1839. An introduction to the modern classification of Insects; founded on the natural habits and corresponding organisation of the different families. 1. London: 462 p.

Windsor D.M. 1987. Natural history of a subsocial tortoise beetle, *Acromis sparsa* Boheman (Chrysomelidae, Cassidinae) in Panama // Psyche. 94: 127–150.

Woodruff L.B. 1913. *Donacia emarginata* Kirby (Coleoptera.). A biographic note // The Canadian Entomologist. 45 (7): 210–211.

Xambeu V. 1890. Moeurs et. métamorphoses d'insectes // Revue d'Entomologie (Caen). 9: 266–289.

Xambeu V. 1893. Moeurs et métamorphoses d'insectes // Annales de la Société Linnéenne de Lyon. 38: 1–260.

Xambeu V. 1898. Moeurs et métamorphoses des insectes // Revue d'Entomologie publiée par la Société Française d'Entomologie. Caen. 17: 61–63.

Xambeu V. 1909. Moeurs & métamorphoses des Coléoptères de la tribu des Chrysomeliens // Le Naturaliste. Revue illustrée des sciences naturelles. 31: 60–62, 66–68, 80–81.

Yang K.-sh., Jing Y. 1989. A report on *Donacia prouosti* Fairmaire // Kunchong Zhishi. 26 (2): 74–77. [на китайском языке].

Zhang J., Wheeler G.S., Purcell M., Ding J. 2010. Biology, distribution, and field host plants of *Macroplea japana* in China: an unsuitable candidate for biological control of *Hydrilla verticillata* // Florida Entomologist. 93 (1): 116–119.

Zhu J., Ma L., Chen Q., Liu Y., Wang X. 2013. Damage characteristics of *Donacia provosti* (Fairmaire, 1885) and its control methods // Journal of Changjiang Vegetables. 18. http://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTotal-CJSC201318036.htm

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ НАСЕКОМЫХ

В скобках приведены невалидные названия родов и видов, часто встречающиеся в работах по систематике, биологии и преимагинальным стадиям радужниц. Для них за скобками указаны валидные названия.

acasta (Walker, 1839), *Melittobia* - 217
(*aequalis* Say, 1824), *Donacia caerulea* - 169, 194
aequidorsis Jacobson, 1894 - 42
(*affinis* Kunze, 1818), *Plateumaris rustica* - 50, 59, 78, 106, 148
akiensis Tominaga, Katsura, 1984, *Plateumaris* - 103, 147
akiyamai Komiya, 2001, *Donacia* - 138
Alleculidae - 161
amurensis Weise, 1898, *Plateumaris* - 50
(*andalusiaca* Kraatz, 1869), *Donacia apricans* - 138
angulicollis (Erichson, 1848), *Aristobrotica* - 163
antiqua Kunze, 1818, *Donacia* - 22, 47, 56, 57, 75, 81, 138
appendiculata (Panzer, 1794), *Macroplea* - 33, 37, 73, 100, 113, 145, 171, 206
apricans Lacordaire, 1845, *Donacia* - 138
aquatica (Linnaeus, 1758), *Donacia* - 22, 44, 54, 76, 82, 111, 138, 178, 194
Aplosonyx Chevrolat, 1837 - 163
Apoderus Olivier, 1807 - 175
Aristobrotica Bechyné, 1956 - 163
(*arundinis* Ahrens, 1810), *Donacia malinovskyi* - 28, 43, 53, 58, 76, 90, 142
(*arundinis* Fabricius, 1775), *Hyalopterus pruni* - 163
Asilidae - 375
assama (Goecke, 1936), *Donaciasta* - 72, 100
aterrima (Klug, 1825), *Epicauta* - 163
Attelabidae - 175
Aulacoscelidinae - 162, 163
aureocincta J.Sahlberg, 1921, *Donacia* - 46
australasiae Blackburn, 1892, *Donacia* - 13, 63, 68, 69, 70, 122, 135, 193, 215
australis Jacobson, 1892, *Donacia marginata*, subsp. - 45
babai Chûjô, 1959, *Plateumaris constricticollis*, subsp. - 69, 105, 136, 147, 186
bactriana Weise, 1887, *Donacia* - 47
Bagous Germar, 1817 - 120
(*bicolor* auct.), *Donacia bicolora* - 23, 44, 56, 77, 83, 111, 138, 160, 171, 178, 211
bicolora Zschach,1788, *Donacia* - 23, 44, 56, 77, 83, 111, 138, 160, 171, 178, 211
bicoloricornis Chen, 1941, *Donacia* - 41, 83, 139
(*bidens* Olivier, 1791), *Donacia versicolorea* - 32, 40, 41, 53, 76, 97, 113, 145, 181, 188
braccata (Scopoli, 1772), *Plateumaris* - 35, 49, 59, 78, 104, 114, 147, 182
brevicornis Ahrens, 1810, *Donacia* - 44, 56, 139
brevitarsis Thomson, 1884, *Donacia* - 24, 47, 75, 84, 139, 160, 178, 196
breviuscula Jacobson, 1899, *Donacia* - 47
Bruchidae - 21, 109, 165
caerulea Olivier, 1795, *Donacia* - 169, 194
Cantharidae - 164
Cassidinae - 209
caucasica Zaitzev, 1930, *Plateumaris sericea*, subsp. - 48
Cerambycidae - 109, 161, 208

cerasi (Linnaeus, 1758), *Orsodacne* - 162
Chalcidoidea - 217
Chrysomelidae - 8, 109
Chrysomelinae - 166
Chrysomeloidea - 109, 163,
chugokuensis Tominaga, Katsura, 1984, *Plateumaris constricticollis*, subsp. - 69, 70, 105, 147
cincticornis Newman, 1838, *Donacia* - 63, 64, 136, 165, 168, 187, 214
cinerea Herbst, 1784, *Donacia* - 24, 48, 55, 57, 58, 77, 84, 111, 122, 139, 179
clavareaui Jacobson, 1906, *Donacia* - 48, 67, 68, 69, 85, 139, 213
clavipes Fabricius, 1792, *Donacia* - 25, 41, 53, 76, 85, 111, 139, 171, 179, 187, 197
Clytra - 163
Clytrinae - 163, 166, 209
Coccinellidae - 161
(*comari* Suffrian, 1846), *Plateumaris discolor* - 35, 48, 59, 79, 105, 148, 161, 182, 212
consimilis (Schrank, 1781), *Plateumaris* - 35, 50, 59, 79, 104, 147
constricticollis (Jacoby, 1885), *Plateumaris* - 50, 105, 136, 147, 148, 186
coryli (Linnaeus, 1758), *Apoderus* - 175
crassipes Fabricius, 1775, *Donacia* - 26, 39, 53, 77, 86, 111, 140, 154, 179, 187, 199
Criocerinae - 155, 165,
Crioceris Geoffroy, 1762 - 155
Cryptocephalinae - 176, 202, 209
Cryptocephalus Geoffroy, 1762 - 176, 202
Cucujoidea - 163
Curculionidae - 120
Curculionoidea - 151, 163
(*curtisii* Lacordaire, 1845), *Macroplea mutica* - 34, 38, 74, 102, 113, 123, 124, 146, 171, 212
Cyphogaster Goecke, 1934, *Donacia* subgen. - 39, 63, 64, 168
delesserti Guérin, 1844, *Donacia* - 108
dentata Hoppe, 1795, *Donacia* - 26, 42, 52, 76, 87, 112, 121, 140, 171, 180, 187, 200
(*dentipes* Fabricius, 1792) *Donacia aquatica* - 22, 44, 54, 76, 82, 111, 138, 178, 194
Diptera - 126
discolor (Panzer, 1795), *Plateumaris* - 35, 48, 59, 79, 105, 148, 161, 182, 212
Donacia Fabricius, 1775 - 36, 39, 52, 66, 73, 74, 81, 166, 167, 168, 169, 174, 183, 185, 186, 212, 214
Donaciasta Fairmaire, 1901 - 100, 118, 135, 186, 193, 215
Donaciinae - 81, 108, 149, 152, 155, 162, 163, 165, 168
Donaciomima L.Medvedev, 1973, *Donacia* subgen. - 40, 48, 168
Dryopidae - 120
Dytiscidae - 123, 126, 217
Elateridae - 164
Elmidae - 120
Ephemeroptera - 123, 215
Epicauta Dejean, 1834 - 163
(*equiseti* Fabricius, 1798), *Macroplea appendiculata* - 33, 37, 73, 100, 113, 145, 171, 206
Eubrychius Thomson, 1859 - 120
Eulophidae - 217
(*Euplateumaris* Iablokoff-Khnzorian, 1966), *Plateumaris* s.str. - 48
evanescens (Westwood, 1833), *Trichogramma* - 217
fennica (Paykull, 1800), *Donacia* - 28, 42, 58, 77, 87, 112, 141
(*festucae* Fabricius, 1792), *Plateumaris sericea* - 35, 48, 59, 79, 95, 106, 114, 136, 148, 182

flagellata Askevold, 1988, *Neohaemonia* - 194, 214
flavicollis Say, 1825, *Laphria* - 378
flavipes (Kirby, 1837), *Plateumaris* - 68, 186, 215
flemola Goecke, 1942, *Donacia* - 43, 88, 141, 213
frontalis Jacoby, 1893, *Donacia* - 345
(*fukiensis* Goecke, 1944), *Donacia clavareaui* - 48, 67, 68, 69, 85, 139, 213
fulgens LeConte, 1851, *Donacia* - 214
galaica Báguena, 1959, *Donacia* - 131, 141
Galerucella Crotch, 1873 - 120, 136
Galerucinae - 120, 163, 166
garambana Jolivet, 1972, *Donaciasta* - 118, 215
Gerridae - 377
(*glabrata* Solsky, 1872), *Donacia clavipes* - 25, 41, 53, 76, 85, 111, 139, 171, 179, 187, 197
goeckei Monrós, 1958, *Donaciasta* - 100, 186
gracilicornis Jacobson, 1899, *Donacia* - 46
gracilipes Jacoby, 1885, *Donacia* - 20, 43, 88, 141, 213
(*Haemonia* Dejean, 1821), *Macroplea* - 36, 37, 66, 73, 100, 120, 167, 168, 212
Heteroceridae - 123
hirticollis Kirby, 1837, *Donacia* - 170, 214
hirtihumeralis Komiya et Kubota, 1987, *Donacia* - 89, 141
hiurai Kimoto, 1983, *Donacia splendens* subsp. - 96, 144
huaxiensis Lou et Liang, 2011, *Macroplea* - 146, 154
humilis Weise, 1912, *Donacia* - 346
hungi Hayashi et Pütz, 2008, *Donacia* - 346
Hyalopterus Koch, 1854 - 163
Hydraenidae - 120
(*hydrochaeridis* Fabricius, 1801), *Donacia cinerea* - 24, 48, 55, 57, 58, 77, 84, 111, 122, 139, 179
(*hydrocharis* Fabricius, 1792), *Donacia cinerea* - 24, 48, 55, 57, 58, 77, 84, 111, 122, 139, 179
Hydrochidae - 120
Hydrophilidae - 123
Hymenoptera - 217
hypoleuca Lacordaire, 1845, *Donacia* - 122, 214
impressa Paykull, 1799, *Donacia* - 28, 45, 54, 56, 77, 89, 112, 141, 194, 212
intermedia Jakobson, 1899, *Donacia thalassina* subsp. - 44, 96, 145
(*iris* Westhoff, 1882), *Donacia semicuprea* - 29, 41, 57, 76, 94, 112, 143, 171, 188, 191, 203
(*jacobsoniana* Shavrov, 1946), *Donacia flemola* - 43, 88, 141, 213
japana Chûjô et Goecke, 1956, *Donacia* - 90, 141
japana (Jacoby, 1885), *Macroplea* - 34, 38, 74, 101, 113, 120, 123, 146, 185, 192, 210
javana Wiedemann, 1821, *Donacia* - 135, 215
Juliusina Reitter, 1920, *Plateumaris* subgen. - 49
katsurai Kimoto, 1981, *Donacia* - 90, 142
kirgizkaisaka Jacobson, 1925, *Donacia* - 41
knipowitschi Jacobson, 1927, *Donacia* - 46, 213
(*kurilensis* L.Medvedev, 1978), *Plateumaris constricticollis* - 50, 105, 136, 147, 148, 186
kweilina Chen, 1966, *Donacia* - 346
(*lapponica* Hellén, 1937), *Macroplea mutica* - 34, 38, 74, 102, 113, 115, 121, 123, 124, 125, 146, 171, 212
Laphria Meigen, 1803 - 378

(*lemnae* Fabricius, 1801), *Donacia marginata* - 28, 45, 55, 56, 78, 91, 112, 121, 122, 142, 211, 212
lenzi Schoenfeldt, 1888, *Donacia* - 39, 90, 142
Lepidoptera - 158
leucogaster (Marsham, 1802), *Phytobius* - 120
liebecki Schaeffer, 1919, *Donacia* - 214
(*linearis* Hoppe, 1795), *Donacia simplex* - 30, 40, 54, 78, 94, 112, 143, 171, 180, 212
longicornis (Jacoby, 1890), *Sominella* - 72
lusow Hayashi et Lee, 2007, *Donacia* - 347
macrocnemia (Fischer von Waldheim, 1824), *Sominella* - 51, 213
Macroplea Samouelle, 1819 - 36, 37, 66, 73, 100, 120, 167, 168, 212
magnifica LeConte, 1851, *Donacia* - 169, 194
malinovskyi Ahrens, 1810, *Donacia* - 28, 43, 53, 58, 76, 90, 142
marginata Hoppe, 1795, *Donacia* - 28, 45, 55, 56, 78, 91, 112, 121, 122, 142, 211, 212
mediohirsuta Chen, 1966, *Donacia* - 347
Megaloptera - 215, 217
Melittobia Westwood, 1848 - 217
melsheimeri (Lacordaire, 1845), *Neohaemonia* - 123, 214
Meloidae - 163
(*menyanthis* Fabricius, 1801), *Donacia clavipes* - 25, 41, 53, 76, 85, 111, 139, 171, 179, 187, 197
(*micans* Hoppe, 1795), *Donacia crassipes* - 26, 39, 53, 77, 86, 111, 140, 154, 179, 187, 199
minnesotensis Askevold, 1988, *Neohaemonia* - 214
Mordellidae - 161
(*mosellae* Bellevoye, 1870), *Macroplea appendiculata* - 33, 37, 73, 100, 113, 145, 171, 206
mutica (Fabricius, 1792), *Macroplea* - 34, 38, 74, 102, 113, 115, 121, 123, 124, 125, 146, 171, 212
Neohaemonia Székessy, 1941 - 36, 38, 66, 73, 103, 121, 167, 168, 214
(*nigra* Fabricius, 1792), *Plateumaris braccata* - 34, 49, 59, 78, 104, 114, 147, 182
nigricornis (Kirby, 1837), *Neohaemonia* - 63, 121, 123, 170, 194, 214
nigripennis (Jacoby, 1884), *Aplosonyx* - 163
nitida (Germar, 1811), *Plateumaris* - 194, 215
nitidior (Nakane, 1963), *Donacia* - 92, 142
Noteridae - 126
Noterus Clairville, 1806 - 126
nymphaeae (Linnaeus, 1758), *Galerucella* - 120, 136
(*nymphaeae* Fabricius, 1792), *Plateumaris sericea* - 35, 48, 59, 79, 106, 114, 148, 182
Nymphula Schrank, 1802 - 158
obscura Gyllenhal, 1813, *Donacia* - 29, 46, 55, 75, 92, 112, 142, 160, 180, 212
obsoleta Jakobson, 1894, *Plateumaris* - 49
ochroleuca Weise, 1912, *Donacia* - 43, 143, 213
octomaculatus Rossi, 1790, *Cryptocephalus* - 202
Odonata - 215
Oedemeridae - 161
Orsodacne Latreille, 1802 - 162
Orsodacninae - 161, 163
Orthoptera - 173
ozensis Nakane, 1954, *Donacia* - 93, 115, 143
palmata Olivier, 1795, *Donacia* - 191, 193, 214
Palophaginae - 161, 163

(*phellandrii* C.Sahlberg, 1839), *Donacia dentata* - 26, 42, 52, 76, 87, 112, 121, 140, 171, 180, 187, 200
Phytobius Schönherr, 1833 - 120
piscatrix Lacordaire, 1845, *Donacia* - 154, 160, 162, 168, 183, 209, 214
Plagiodera Chevrolat, 1837 - 176
Plateumaris Thomson, 1859 - 37, 48, 59, 66, 73, 78, 103, 115, 118, 136, 167, 168, 185, 186, 212, 215
Plecoptera - 215
Poecilocera Schaeffer, 1919 - 8
polita Kunze, 1818, *Donacia* - 57
provostii Fairmaire, 1885, *Donacia* - 40, 93, 143, 169, 192, 210, 213
proxima Kirby, 1837, *Donacia* - 127, 154, 168, 187, 214
pruni (Geoffroy, 1762), *Hyalopterus* - 163
pubescens LeConte, 1868, *Donacia* - 162, 209, 214
pubicollis Suffrian, 1872, *Donacia* - 155, 214
pubipennis (Reuter, 1875), *Macroplea* - 34, 38, 74, 102, 114, 147
Pyralidae - 158
(*quadricollis* Say, 1827), *Donacia subtilis* - 127, 214
quadripunctata Linnaeus, 1758, *Clytra* - 163
Ranatra Fabricius, 1790 - 375
ranina Lou et Yu, 2011, *Macroplea* - 147
reticulata Gyllenhal, 1817, *Donacia* - 52, 143
roscida Weise, 1912, *Plateumaris* - 49, 148, 213
(*rufovariegata* Jacobson, 1901), *Donacia thalassina intermedia* - 44, 96, 145
rugosa LeConte, 1878, *Donacia* - 123, 214
(*ruppiae* Germar, 1830), *Macroplea mutica* - 34, 38, 74, 102, 113, 115, 121, 123, 124, 125, 146, 171, 212
rustica (Kunze, 1818), *Plateumaris* - 50, 59, 78, 106, 148
sachalinensis L.Medvedev, 1973, *Plateumaris* - 50
(*sagittariae* Fabricius, 1792), *Donacia bicolora* - 23, 44, 56, 77, 83, 111, 138, 160, 171, 178, 211
Sagrinae - 109, 162, 163, 165, 166
(*sahlbergi* Jacobson, 1901), *Donacia bactriana* - 47
Scarabaeinae - 173
(*semenowi* Jacobson, 1907), *Donacia thalassina intermedia* - 44, 96, 145
semicuprea Panzer, 1796, *Donacia* - 29, 41, 57, 76, 94, 112, 143, 171, 188, 191, 203
sericea (Linnaeus, 1758), *Plateumaris* - 35, 48, 59, 79, 95, 106, 114, 136, 148, 182
shirahatai Kimoto, 1971, *Plateumaris* - 49, 106, 149, 213
shoemakeri (Schaeffer,1925), *Plateumaris* - 154, 194, 215
Sialidae - 217
Sialis Latreille, 1803 - 217
sibirica (Solsky, 1872), *Plateumaris sericea* subsp. - 48, 123
simplex Fabricius, 1775, *Donacia* - 30, 40, 54, 78, 94, 112, 143, 171, 180, 212
(*skomorokhovi* L.Medvedev, 2006), *Macroplea japana* - 34, 38, 74, 101, 113, 120, 123, 146, 185, 192, 210
Sominella Jacobson, 1908 - 37, 51, 213
sparganii Ahrens, 1810, *Donacia* - 30, 43, 58, 75, 95, 112, 117, 119, 144, 181
Spercheidae - 120
splendens Jacobson, 1894, *Donacia* - 46, 96, 118, 144, 213
springeri J.Müller, 1916, *Donacia* - 55, 57, 144
subtilis Kunze, 1818, *Donacia* - 127, 214

Tabanidae - 126
texana Crotch, 1873, *Donacia* - 160, 214
thalassina Germar, 1811, *Donacia* - 31, 44, 54, 77, 96, 113, 144, 160, 162, 181, 188, 204, 207, 210, 212
tomentosa Ahrens, 1810, *Donacia* - 31, 47, 58, 75, 96, 113, 127, 145, 212
tominagai Hayashi, 2000, *Donacia* - 348
toyamensis Tominaga et Katsura, 1984, *Plateumaris constricticollis*, subsp. - 105, 136, 148
transversicollis Fairmaire, 1887, *Donacia* - 348
Trichogramma Riley, 1871 - 217
Trichoptera - 123
(*trojana* Goecke, 1942), *Donacia marginata australis* - 45
(*tschitscherini* Semenov, 1895), *Donacia gracilipes* - 20, 43, 88, 141, 213
tuberculifrons Schaeffer, 1919, *Donacia* - 154
tuberfrons Goecke, 1934, *Donacia* - 145, 169, 192, 210, 213
(*typhae* Ahrens, 1810), *Donacia vulgaris* - 32, 40, 53, 78, 98, 113, 122, 145, 171, 175, 182, 212, 213
ussuriensis L.Medvedev, 1973, *Donacia* - 39
velatus (Beck, 1817), *Eubrychius* - 120
versicolora (Laicharting, 1781), *Plagiodera* - 176
versicolorea (Brahm, 1790), *Donacia* - 32, 40, 41, 53, 76, 97, 113, 145, 181, 188
voronovae L.Medvedev, 1977, *Neohaemonia* - 34, 38, 74, 103, 114, 147, 192
vulgaris Zschach, 1788, *Donacia* - 32, 40, 53, 78, 98, 113, 122, 145, 171, 175, 182, 212, 213
weisei (Duvivier, 1885), *Plateumaris* - 35, 50, 79, 107, 149, 213
wightoni Askevold, 1990, *Donacia* - 168
Zeugophorinae - 155
(*zosterae* Fabricius, 1801), *Macroplea mutica* - 34, 38, 74, 102, 113, 115, 121, 123, 124, 125, 146, 171, 212

РИСУНКИ



Датский энтомолог Адам Гиэдэ Бёвинг (1869–1957). Его труды заложили основу наших знаний по образу жизни листоедов-радужниц.

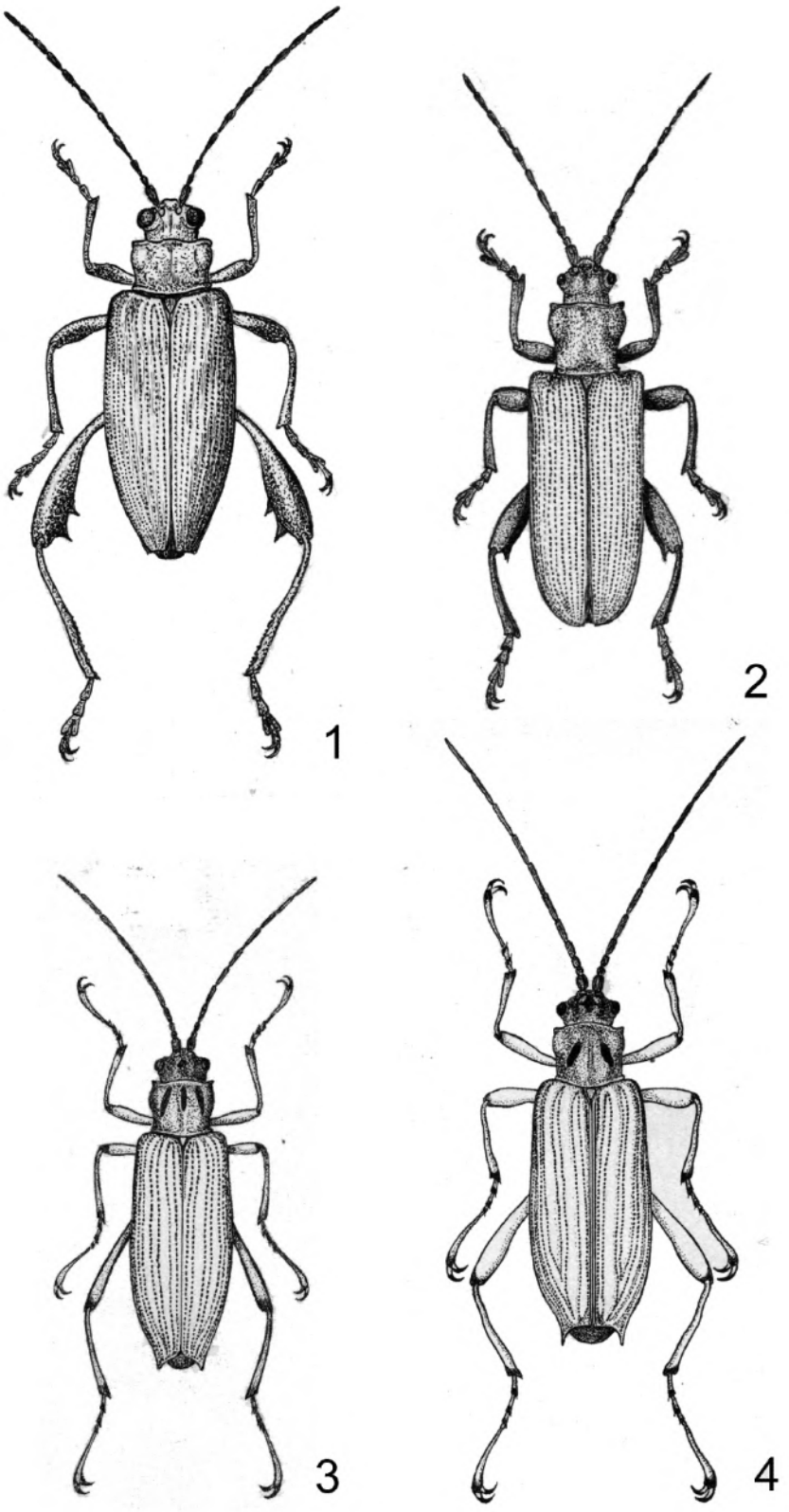


Рис. 1. Жуки-радужницы, общий вид: 1 – *Donacia crassipes* ♂, 2 – *Plateumaris braccata* ♂, 3 – *Macroplea japana*, 4 – *M. appendiculata*. (ориг. рис. В.Б. Шаврова)

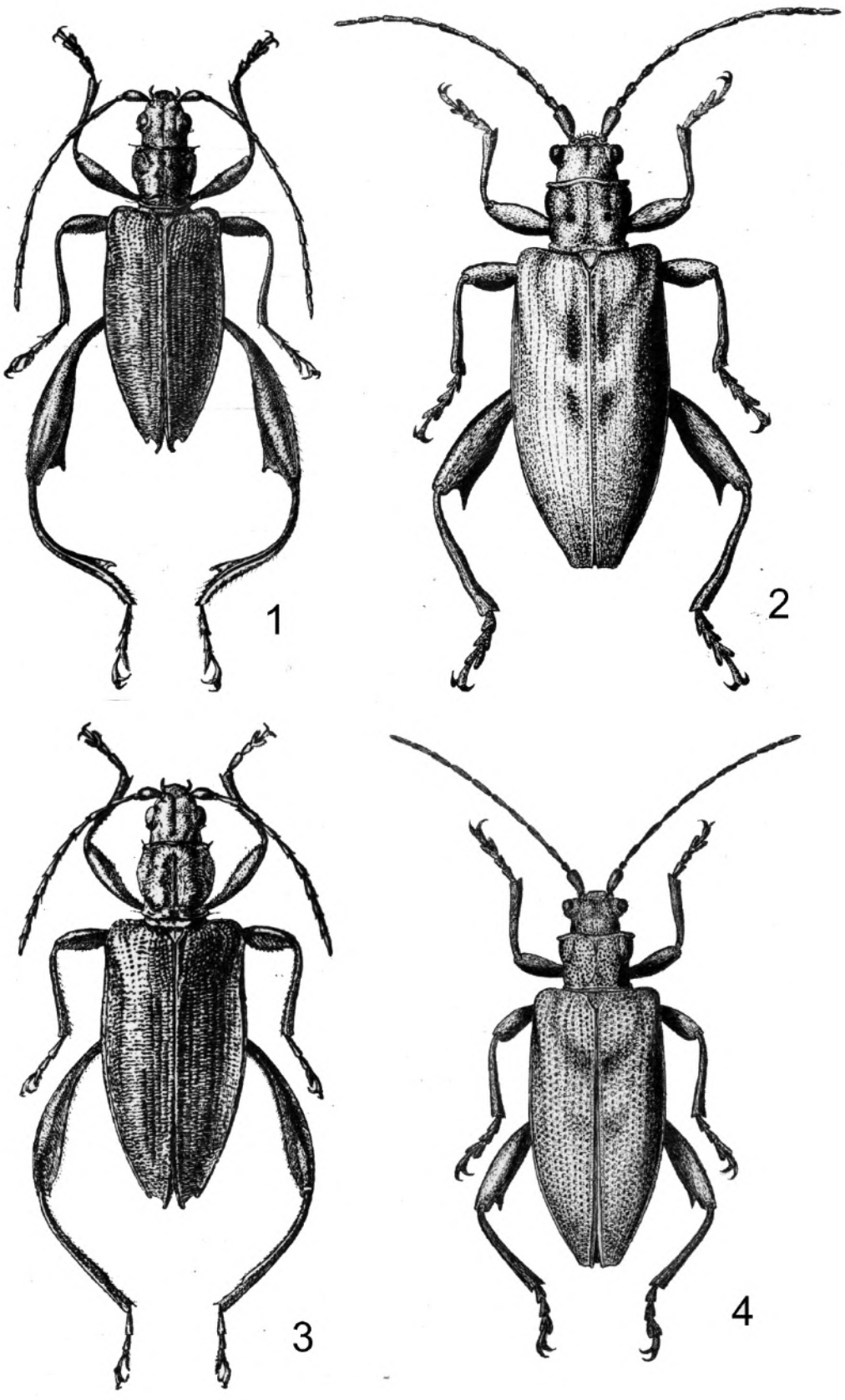


Рис. 2. Жуки-радужницы, общий вид: 1 – *Sominella macrocnemia* ♂, 2 – *Donacia flemola*, 3 – *S. macrocnemia* ♀, 4 – *D. bactriana*. (1, 3 – ориг. рис. О. Соминой, 2, 4 – ориг. рис. В.Б. Шаврова)

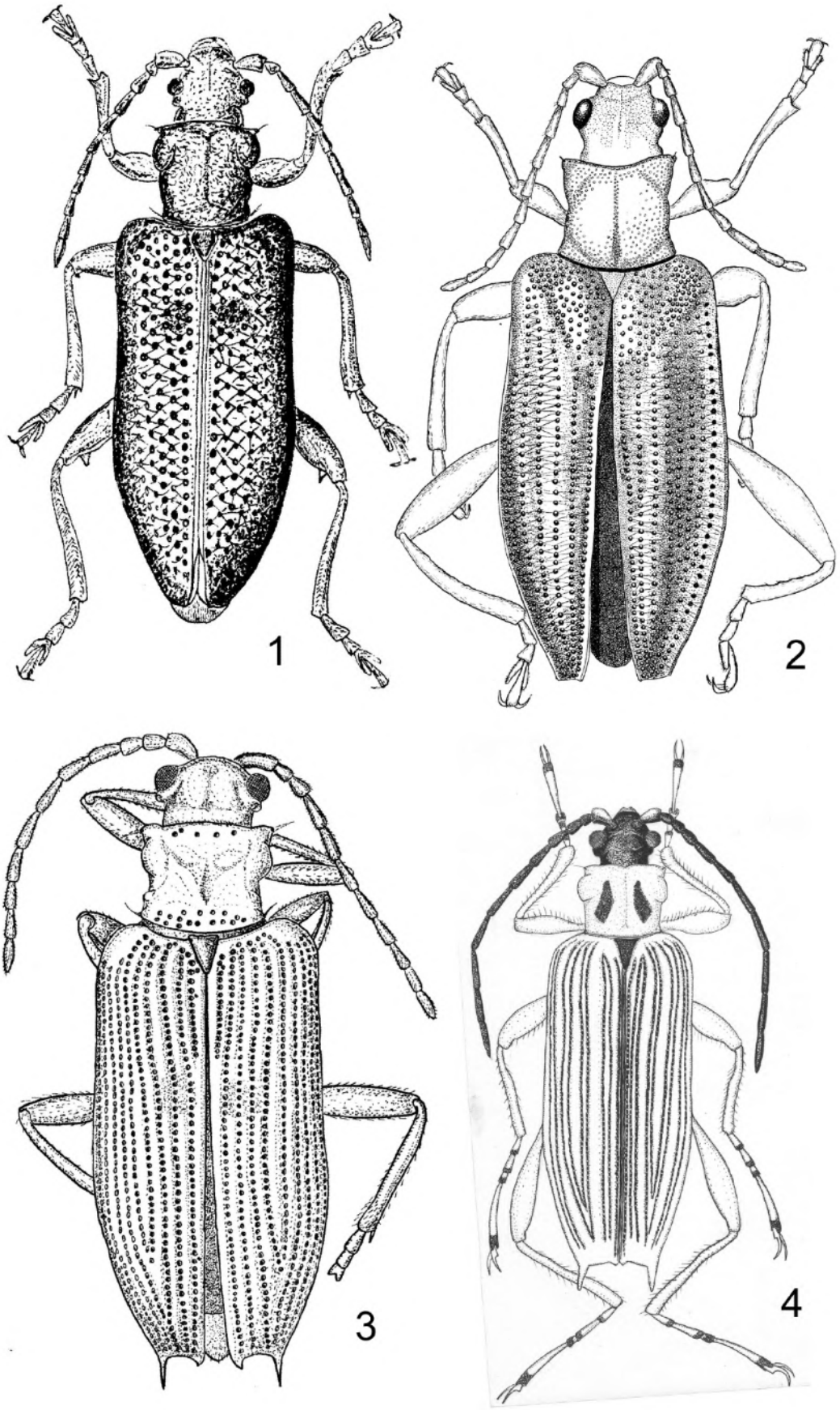


Рис. 3. Жуки-радужницы, общий вид: 1 – *Plateumaris sericea*, 2 – *Donacia aquatica*, 3 – *Neohaemonia voronovae*, 4 – *Macroplea appendiculata*. (2 – ориг. рис. М.Я. Орловой-Беньковской, ост. – рис. автора)

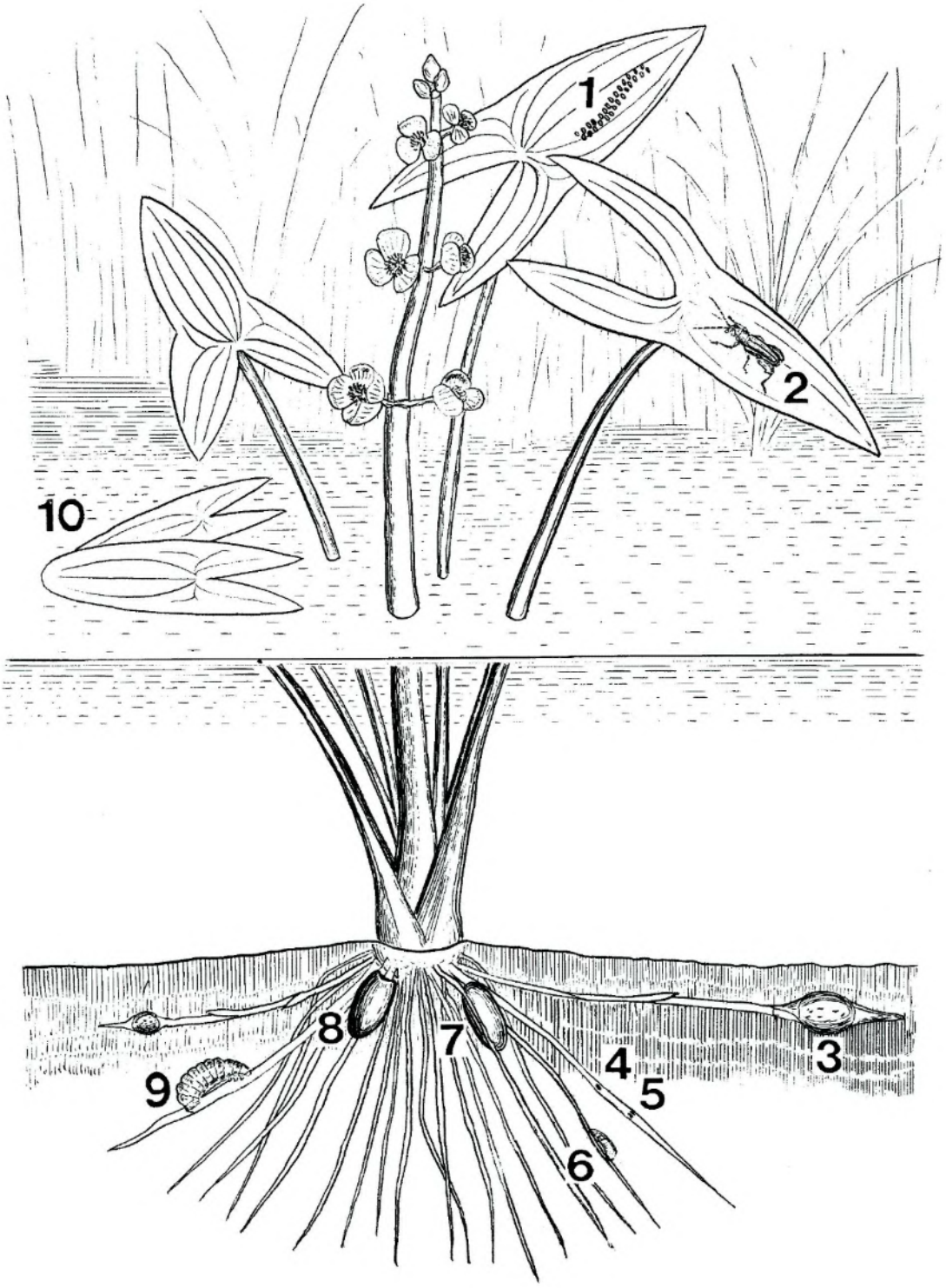


Рис. 4. Радужница *Donacia dentata* на своем кормовом растении, стрелолисте (*Sagittaria sagittifolia*): 1 – следы питания жука, 2 – жук, 3 – зимующая почка стрелолиста, 4 – след питания личинки, 5 – следы от воткнутых брюшных крючков личинки, 6 – молодая личинка, 7 – кокон, прикрепленный к корню, 8 – пустой кокон, из которого вышел жук, 9 – взрослая личинка, 10 – плавающие листья, склеенные кладкой яиц, находящейся между ними. (ориг.)



Рис. 5. Коконы *Donacia clavipes* на основании стебля тростника (*Phragmites australis*). (ориг.)



Рис. 6. Коконы *Donacia fennica* на основании стебля тростянки (*Scolochloa festucacea*). (фото Д.В. Власова)



Рис. 7. Коконы *Macroplea appendiculata* на корнях элодеи (*Elodea canadensis*). (фото Д.В. Матафонова)

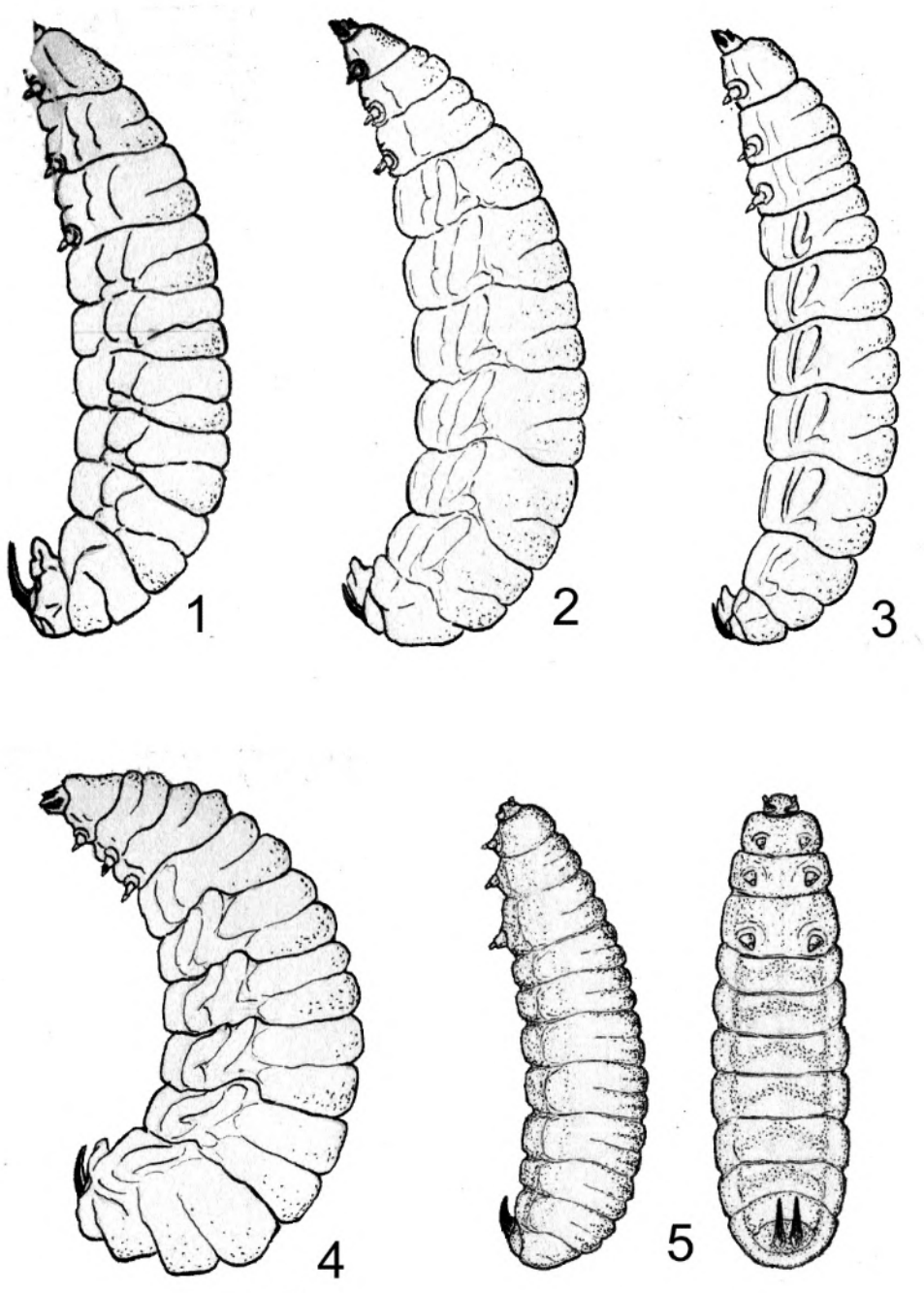


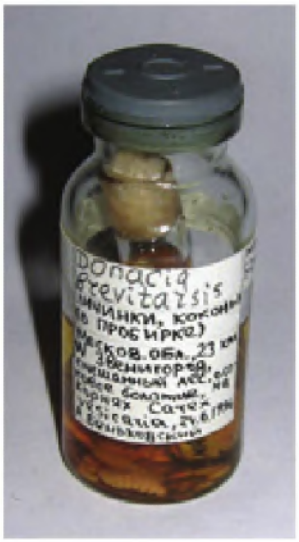
Рис. 8. Личинки радужниц: 1 – *Donacia crassipes*, 2 – *D. aquatica*, 3 – *D. tomentosa*, 4 – *D. fennica*, 5 – *D. vulgaris*. (ориг. рис. В.Б. Шаврова)



1



2



3

Рис. 9. Коллекция личинок радужниц: 1 – коллекция препаратов личинок (красная этикетка – экзувий неизвестной ранее личинки, желтая – экзувий известной личинки, белая – препарат личинки); 2 – препарат экзувия личинки; 3 – личинки и коконы в спирте. (ориг.)

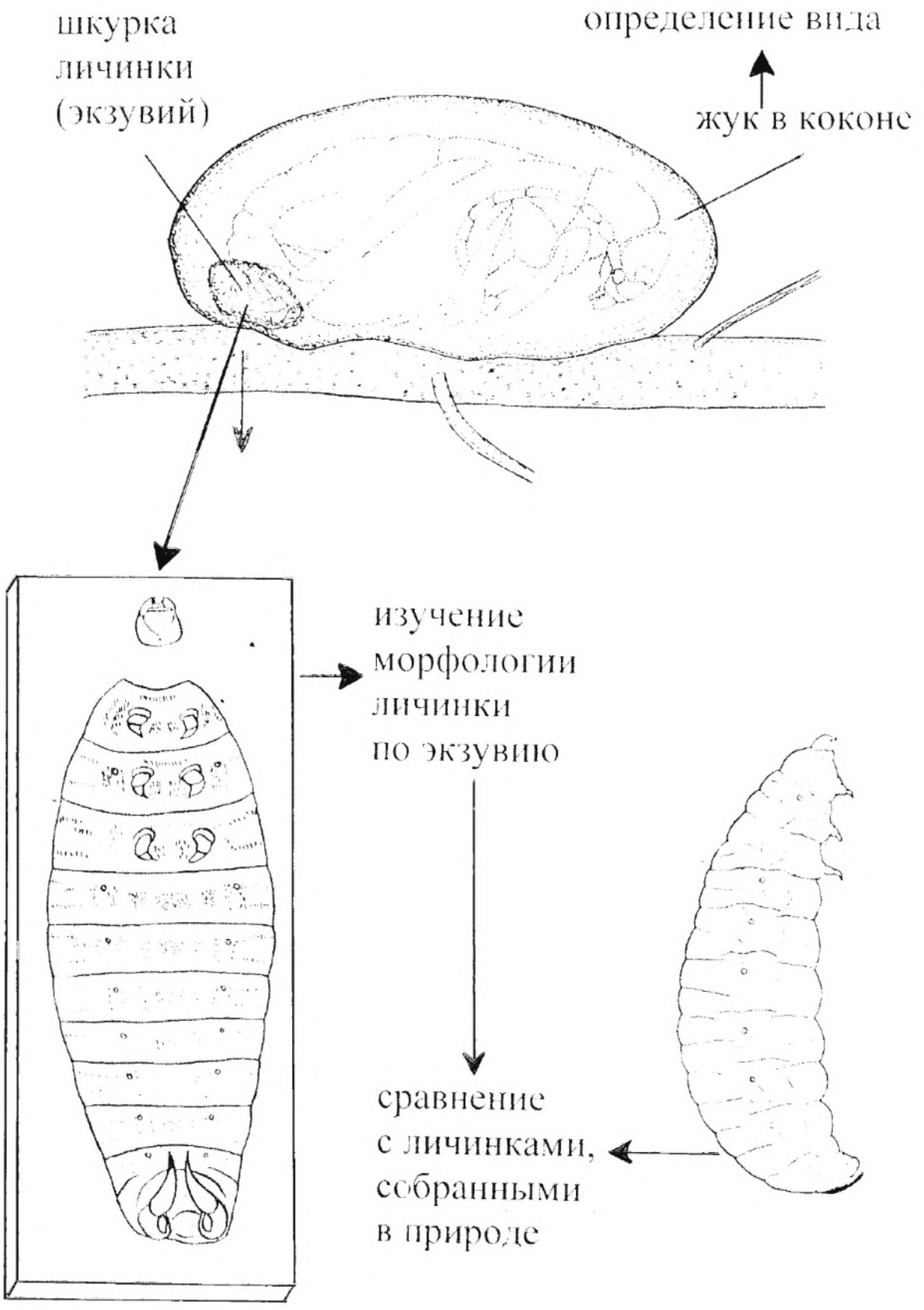


Рис. 10. Метод определения видовой принадлежности неизвестной личинки радужницы. (ориг.)



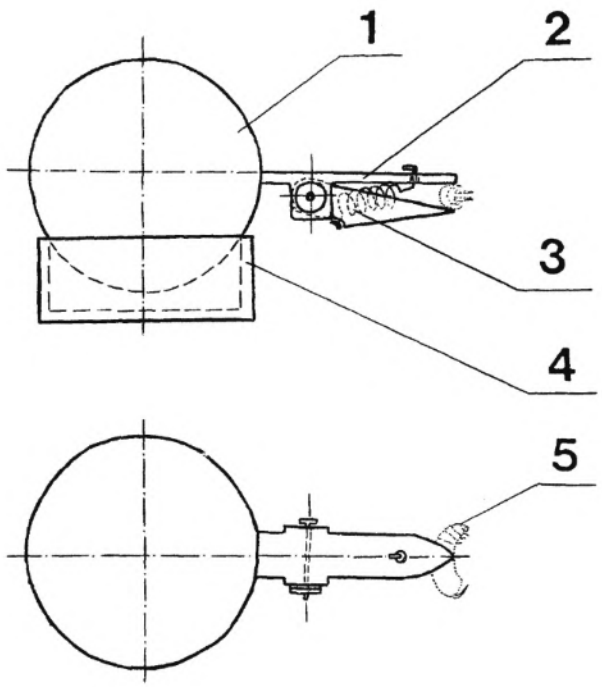


Рис. 11. Приспособление для закрепления личинок для измерений: 1 – шар, 2 – зажим, 3 – пружина, 4 – подставка, 5 – личинка. (ориг.)

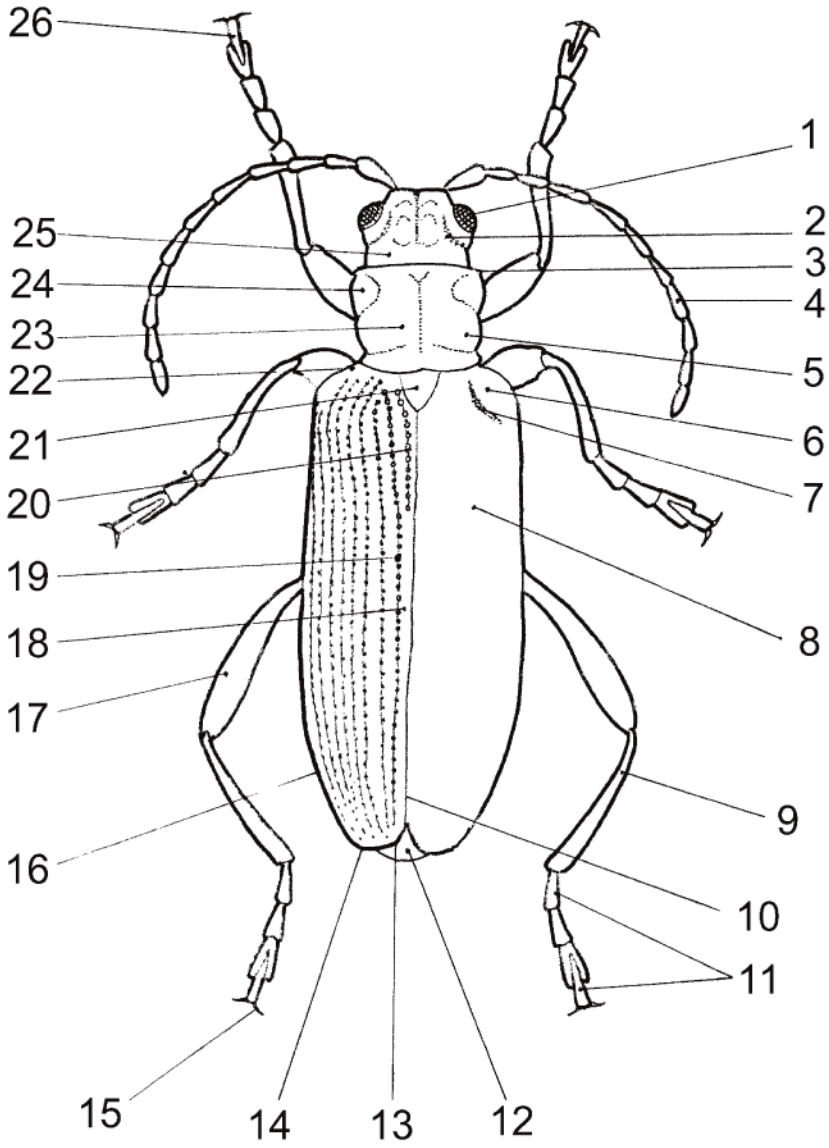

26
1
25
2
24
3
23
4
22
5
21
6
20
7
19
8
18
17
9
16
10
11
15
14
13
12

Рис. 12. Имаго радужницы (*Donacia clavipes*), общий вид и детали строения (ориг.):
Бедро (заднее) – 12: 17
Вдавления надкрылья – 16: 14
Глаз – 12: 1
Заднебоковой бугор переднеспинки – 12: 5
Голень (задняя) – 12: 9
Коготковый членик лапки (передней) – 12: 26
Коготок – 12: 15
Крайнее наружное междурядье надкрылья – пространство между крайним наружным и предпоследним рядами точек
Лапка (задняя) – 12: 11
Надкрылье – 12: 8
Наружный вершинный угол надкрылья – 12: 14
Наружный край надкрылья – 12: 16
Окологлазничная бороздка – 12: 2
Первое междурядье надкрылья – 12: 18
Первый ряд точек надкрылья – 12: 19
Переднебоковой бугор переднеспинки – 12: 24
Переднеспинка – 12: 23
Передний угол переднеспинки – 12: 3
Пигидий – 12: 12
Плечевая бороздка надкрылья – 12: 7
Плечевой бугорок надкрылья – 12: 6
Плечо надкрылья – 12: 22
Пришовный ряд точек надкрылья – 12: 20
Проплевра (боковая сторона переднеспинки) – 18: 1
Стерниты брюшка (нумерация от основания) – 16: 15, 18
Тазик (передней ноги) – 18: 1
Темя – 12: 25
Усик – 12: 4
Шов и шовный край надкрылья – 12: 10
Шовный угол надкрылья – 12: 13
Щёки – 13: 21, 22 (показаны стрелками)
Щиток – 12: 21
Эдеагус – 19: 2, 7
Эндофаллюс – 19: 5–7
Эпиплевра надкрылья – пространство между наружным краем надкрылья и крайним рядом точек
Яйцеклад (нижняя створка) – 18: 7, 12, 18

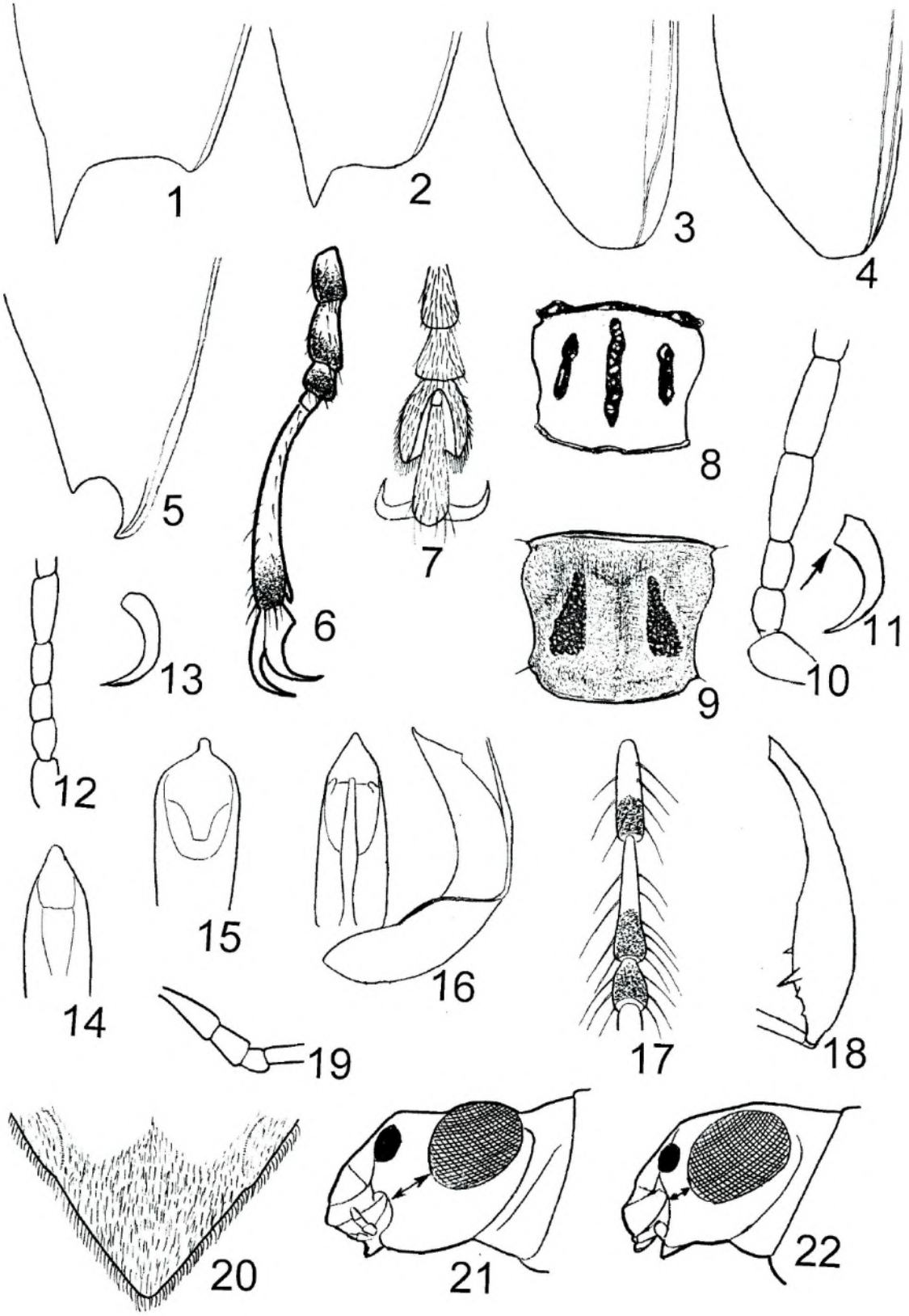

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22

Рис. 13. Детали строения имаго радужниц: 1–5 – вершина левого надкрылья: 1 – *Macroplea appendiculata*, 2 – *M. mutica*, 3 – *Plateumaris sericea*, 4 – *Donacia thalassina*, 5 – *Sominella macrocnemia*; 6–7 – задняя лапка: 6 – *M. mutica*, 7 – *D. vulgaris*; 8–9 – переднеспинка: 8 – *M. japana* (голотип), 9 – *M. mutica*; 10–11 – *M. mutica*: 10 – 1–5-й членики усика, 11 – коготок лапки; 12–13 – *M. japana*: 12 – 1–5-й членики усика, 13 – коготок лапки (голотип); 14–16 – эдеагус: 14 – *M. mutica*, 15 – *M. appendiculata*, 16 – *M. japana* (паратип *M. skomorokhovi*); 17 – *M. appendiculata*, 1–3-й членики задней лапки; 18 – *D. ussuriensis*, заднее бедро; 19 – *M. japana*, 1–3-й членики задней лапки; 20 – *D. crassipes*, ♀, пигидий; 21–22 – голова: 21 – *D. crassipes*, 22 – *D. ussuriensis*. (ориг.)

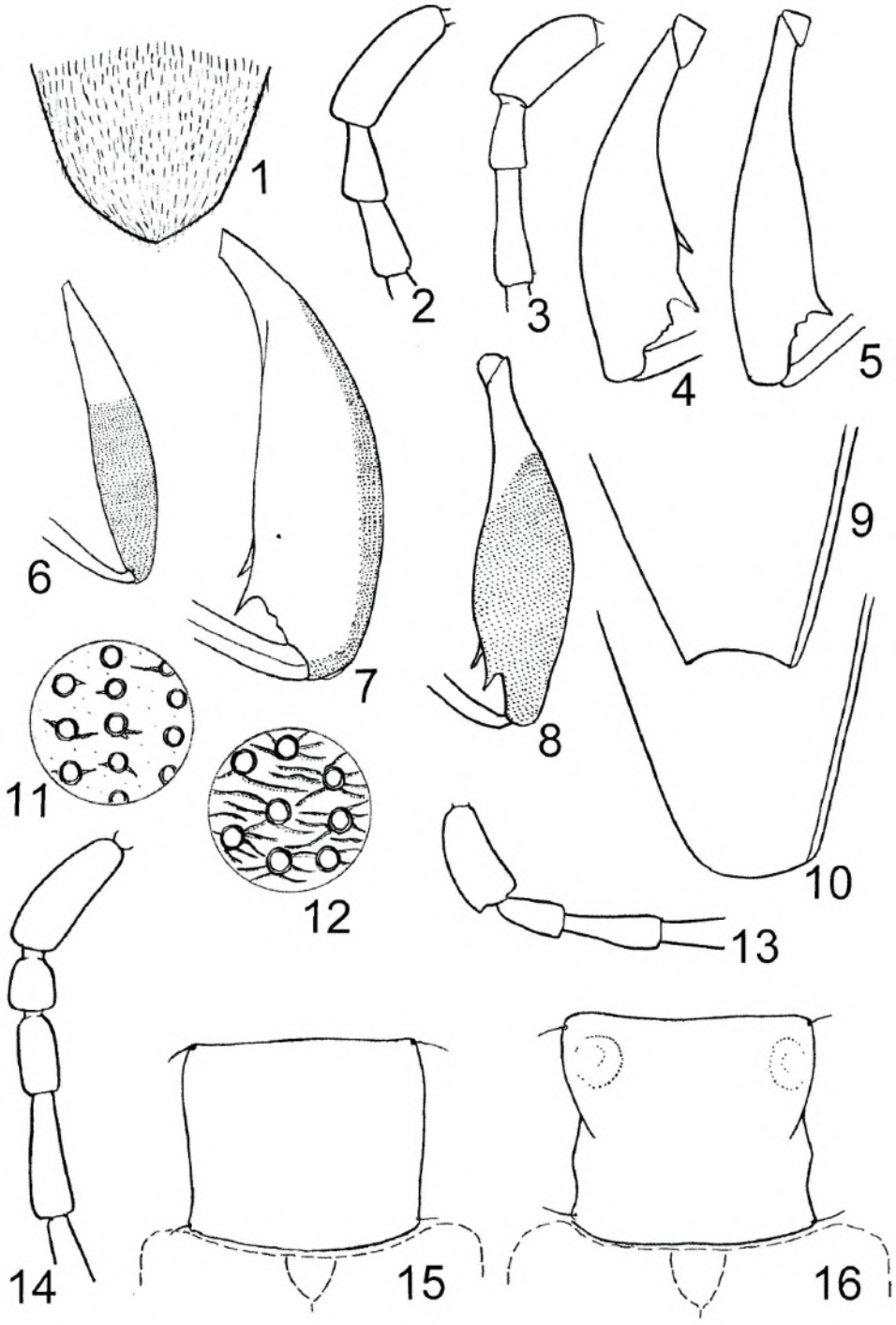


Рис. 14. Детали строения имаго *Donacia*: 1–2 – *D. lenzi*, ♀: 1 – пигидий, 2 – 1–3-й членики усика; 3 – *D. provostii*, ♀, 1–3-й членики усика; 4–8 – заднее бедро ♂: 4 – *D. lenzi*, 5 – *D. provostii*, 6 – *D. vulgaris*, 7 – *D. dentata*, 8 – *D. versicolorea*; 9–10 – вершина левого надкрылья: 9 – *D. vulgaris*, 10 – *D. simplex*; 11–12 – поверхность надкрылья: 11 – *D. versicolorea*, 12 – *D. vulgaris*; 13 – *D. clavipes*, 1–3-й членики усика; 14 – *D. simplex*, 1–4-й членики усика; 15–16 – форма переднеспинки: 15 – *D. semicuprea*, 16 – *D. clavipes*. (ориг.)

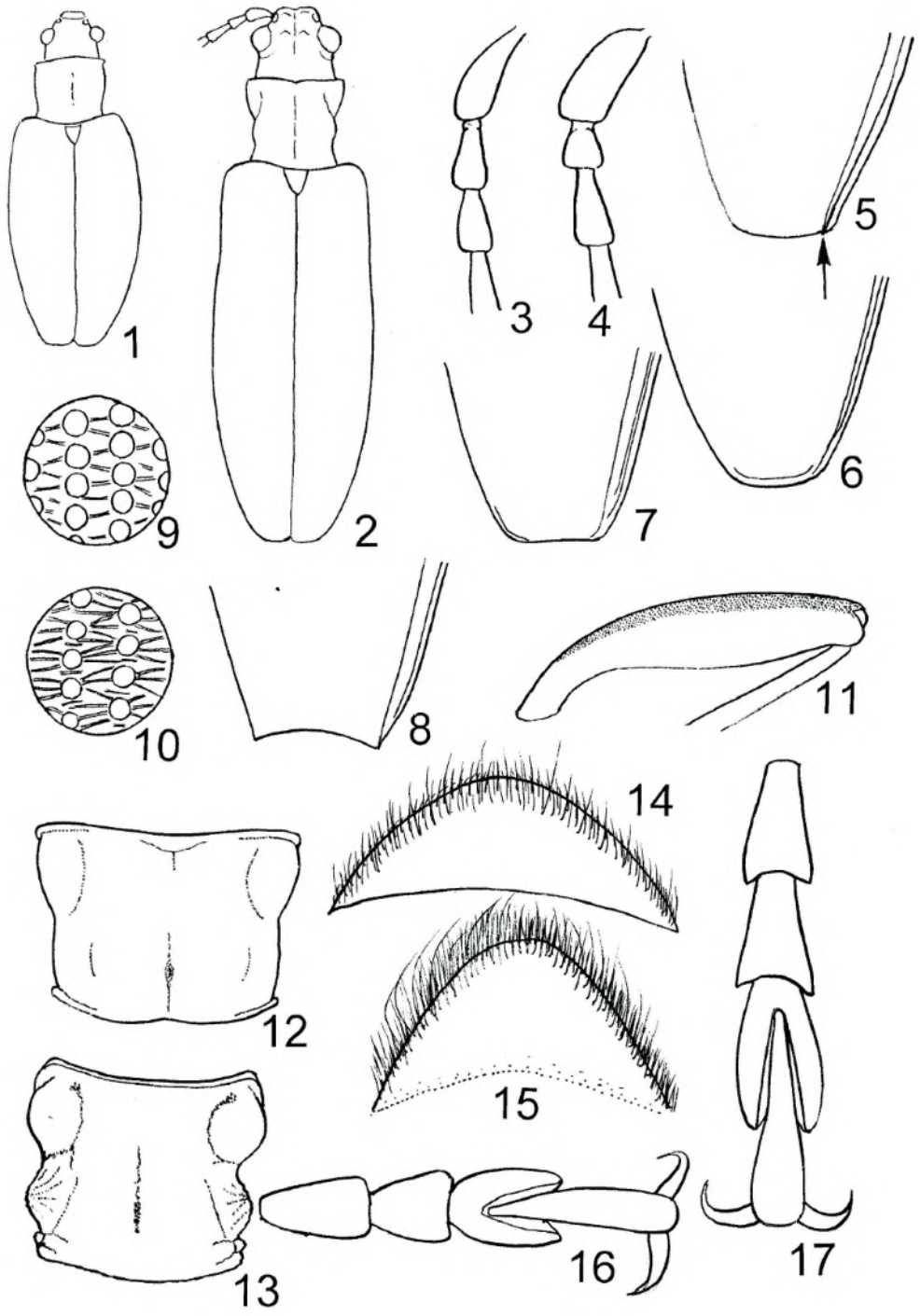


Рис. 15. Детали строения имаго *Donacia*: 1–2 – форма тела: 1 – *D. semicuprea*, 2 – *D. clavipes*; 3–4 – 1–3-й членики усика: 3 – *D. semicuprea*, 4 – *D. bicoloricornis*; 5–8 – вершина левого надкрылья: 5 – *D. bicoloricornis*, 6 – *D. clavipes*, 7 – *D. aequidorsis*, 8 – *D. dentata*; 9–10 – поверхность надкрылья: 9 – *D. dentata*, 10 – *D. aequidorsis*; 11 – *D. malinovskyi*, заднее бедро; 12–13 – переднеспинка: 12 – *D. fennica*, 13 – *D. ochroleuca*; 14–15 – последний стернит брюшка ♀: 14 – *D. fennica*, 15 – *D. malinovskyi*; 16–17 – задняя лапка: 16 – *D. malinovskyi,* 17 – *D. fennica*. (ориг.)

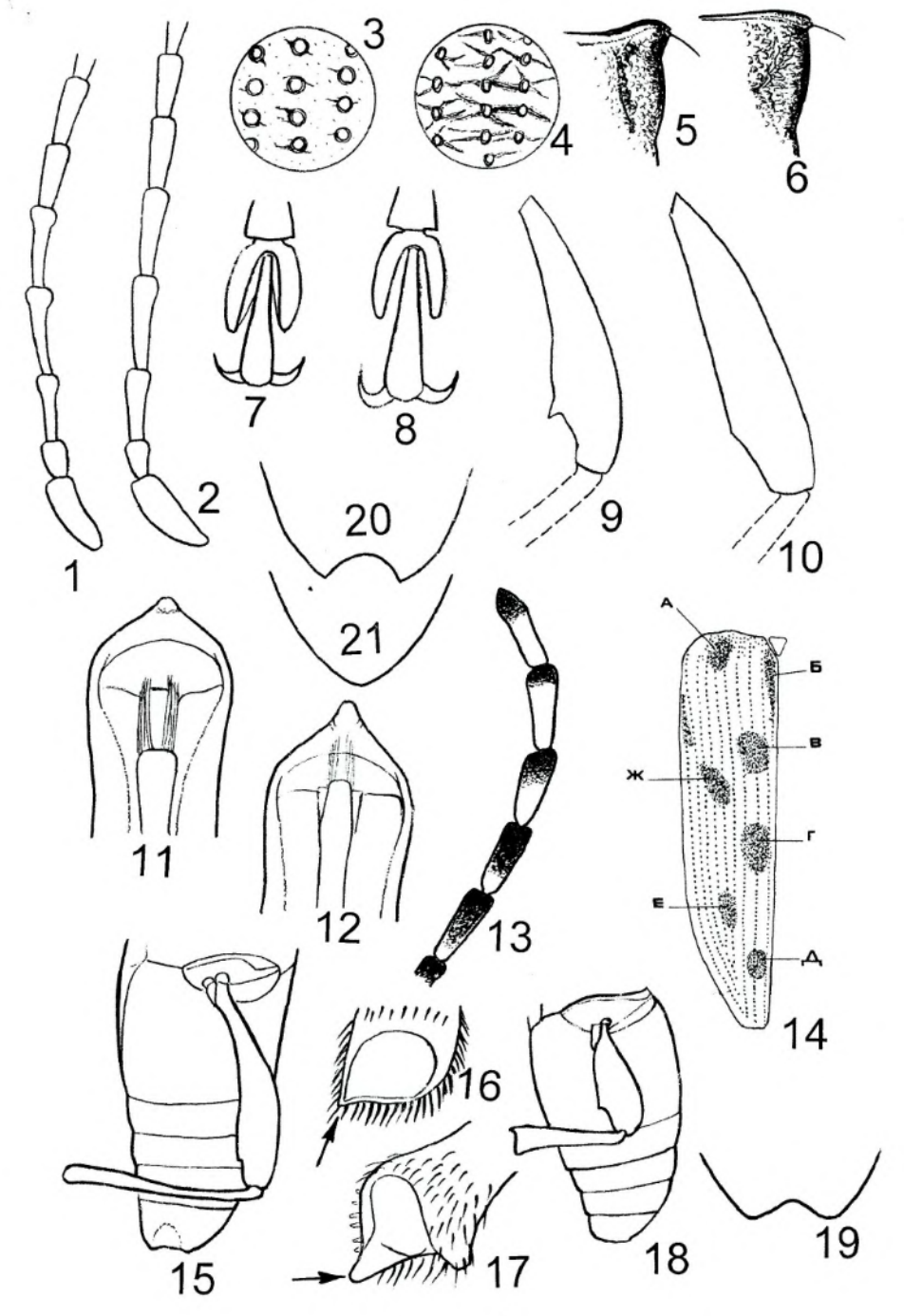


Рис. 16. Детали строения имаго *Donacia*: 1–2 – 1–7-й членики усика: 1 – *D. sparganii*, 2 – *D. aquatica*; 3–4 – поверхность надкрылья: 3 – *D. flemola*, 4 – *D. gracilipes*; 5–6 – передний угол переднеспинки: 5 – *D. gracilipes*, 6 – *D. sparganii*; 7–8 – 3–4-й членики задней лапки: 7 – D. *thalassina*, 8 – *D. splendens*; 9–10 – заднее бедро: 9 – *D. thalassina*, 10 – *D. impressa*; 11–12 – эдеагус: 11 – *D. brevicornis*, 12 – *D. thalassina*; 13 – *D. thalassina intermedia*, 7–11-й членики усика; 14 – *D. bicolora*, левое надкрылье, буквами обозначены вдавления: А – плечевое, Б – прищитковое, В – первое околошовное, Г – второе околошовное, Д – третье околошовное, Е – второе боковое, Ж – первое боковое; 15–16 – *D. marginata*: 15 – брюшко и задняя нога, 16 – вершина задней голени; 17–18 – *D. knipowitschi*: 17 – вершина задней голени, 18 – брюшко и задняя нога; 19–21 – пигидий ♀: 19 – *D. gracilicornis*, 20 – *D. brevicornis*, 21 – *D. thalassina*. (ориг.)

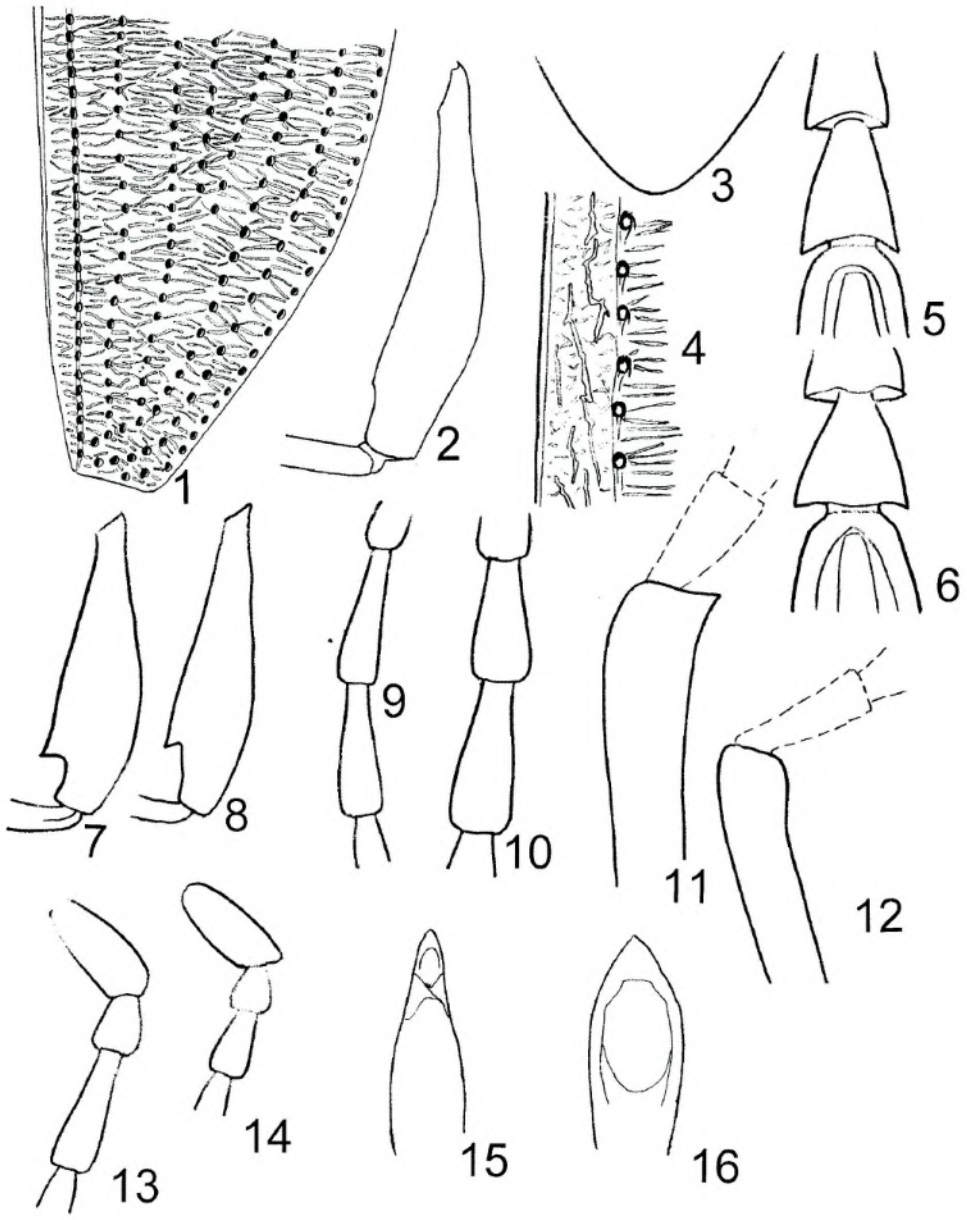


Рис. 17. Детали строения имаго радужниц: 1–2 – *Donacia gracilicornis*, ♀: 1 – вершина надкрылья, 2 – заднее бедро; 3–4 – *D. impressa*, ♀: 3 – пигидий, 4 – пришовное междурядье надкрылья; 5–6 – второй членик задней лапки: 5 – *D. obscura*, 6 – *D. splendens*; 7–8 – заднее бедро: 7 – *D. antiqua*, 8 – *D. bactriana*; 9–10 – 4–5-й членики усика: 9 – *D. antiqua*, 10 – *D. breviuscula*; 11–12 – вершина передней голени: 11 – *D. cinerea*, 12 – *D. tomentosa*; 13–14 – 1–3-й членики усика: 13 – *D. tomentosa*, 14 – *D. cinerea*; 15–16 – *Plateumaris*, эдеагус: 15 – *P. rustica*, 16 – *P. weisei*. (ориг.)

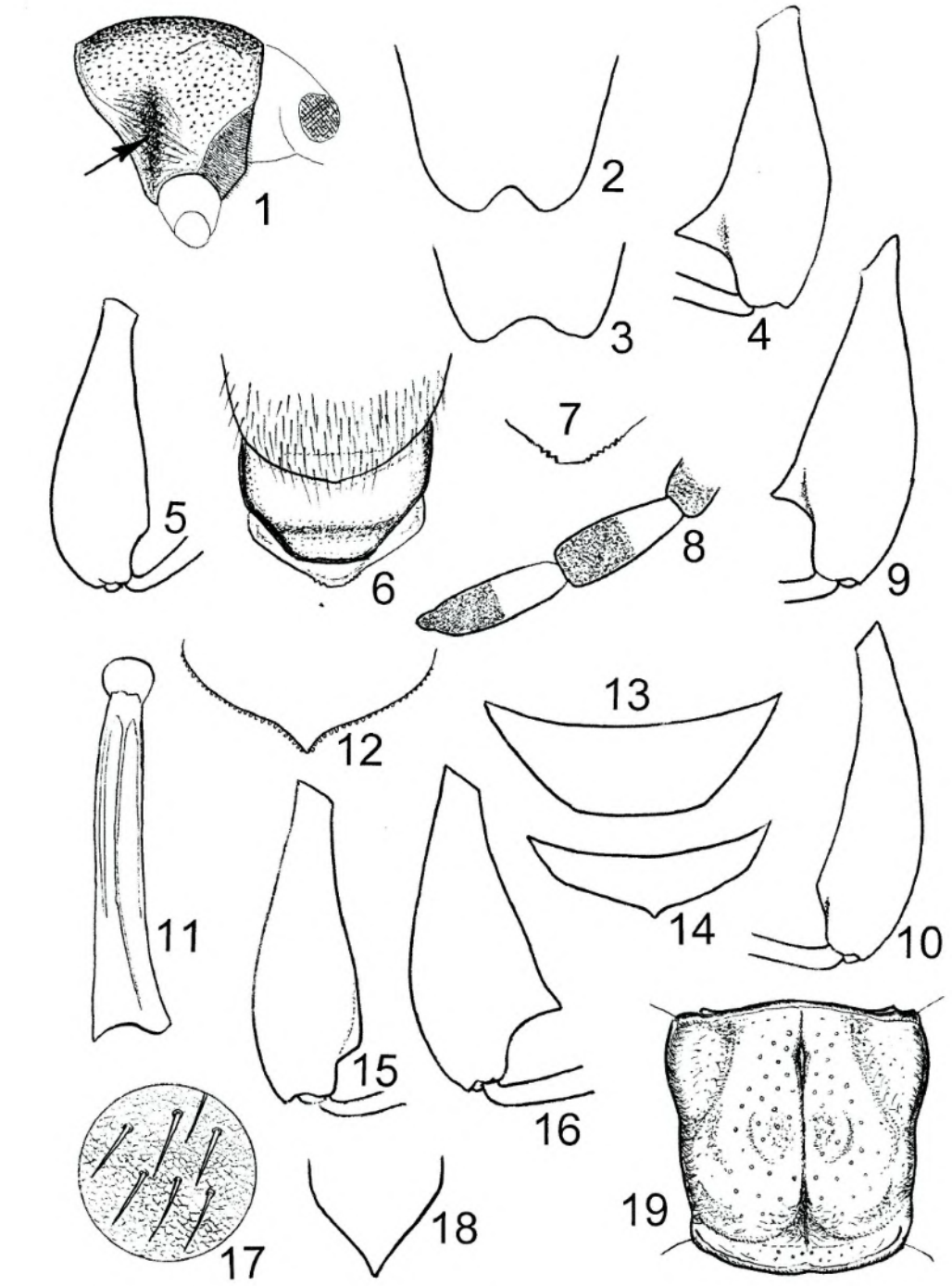


Рис. 18. Детали строения имаго *Plateumaris*: 1 – *P. discolor*, переднеспинка сбоку; 2–3 – *P. roscida*, пигидий: 2 – ♀, 3 – ♂; 4–5 – заднее бедро: 4 – *P. discolor*, 5 – *P. obsoleta* (голотип); 6–8 – *P. obsoleta* (голотип): 6 – пигидий и яйцеклад, 7 – вершина нижней створки яйцеклада, 8 – 10–11-й членики усика; 9–10 – *P. shirahatai*, заднее бедро: 9 – ♂, 10 – ♀; 11–12 – *P. consimilis*: 11 – передняя голень снаружи, 12 – нижняя створка яйцеклада; 13–14 – последний стернит брюшка ♀: 13 – *P. weisei*, 14 – *P. amurensis*; 15–16 – заднее бедро: 15 – *P. weisei*, 16 – *P. amurensis*; 17–18 – *P. rustica*: 17 – поверхность наружной стороны заднего бедра, 18 – нижняя створка яйцеклада; 19 – *P. constricticollis*, переднеспинка. (ориг.)

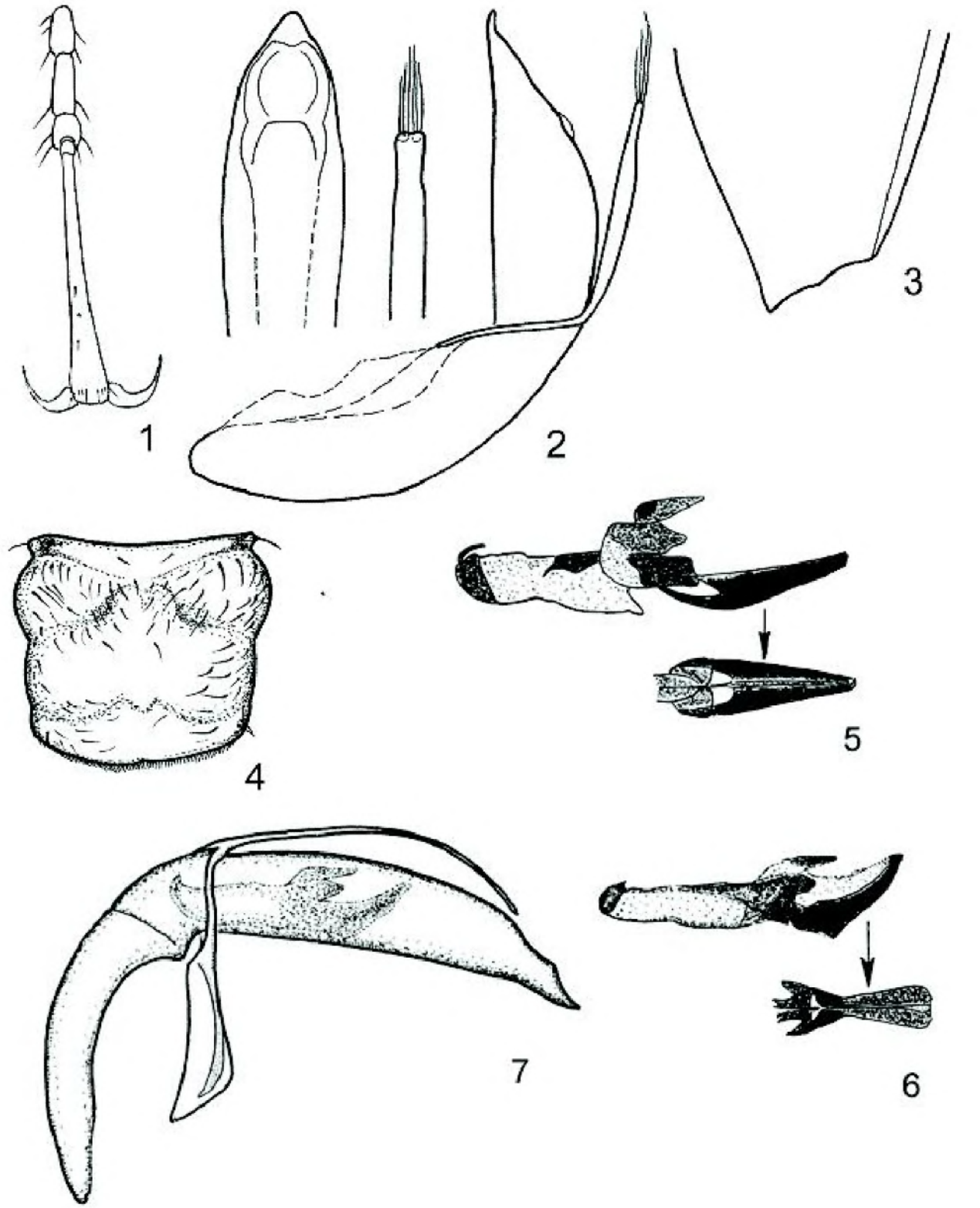


Рис. 19. Детали строения имаго радужниц: 1–4 – *Macroplea pubipennis*: 1 – задняя лапка, 2 – эдеагус, сверху и сбоку, 3 – вершина левого надкрылья, 4 – переднеспинка, 1, 3, 4 – ♀ (Бурятия, Гусино-Убукунская система, оз. Щучье); 2 – ♂ (Китай, Синьцзян-Уйгурский Автономный район, Ния); 5–6 – эндофаллюс ♂ сбоку и его вершина снизу: 5 – *Donacia obscura*, 6 – *D. splendens*; 7 – *D. splendens*, эдеагус с просвечивающим эндофаллюсом сбоку. (ориг.)

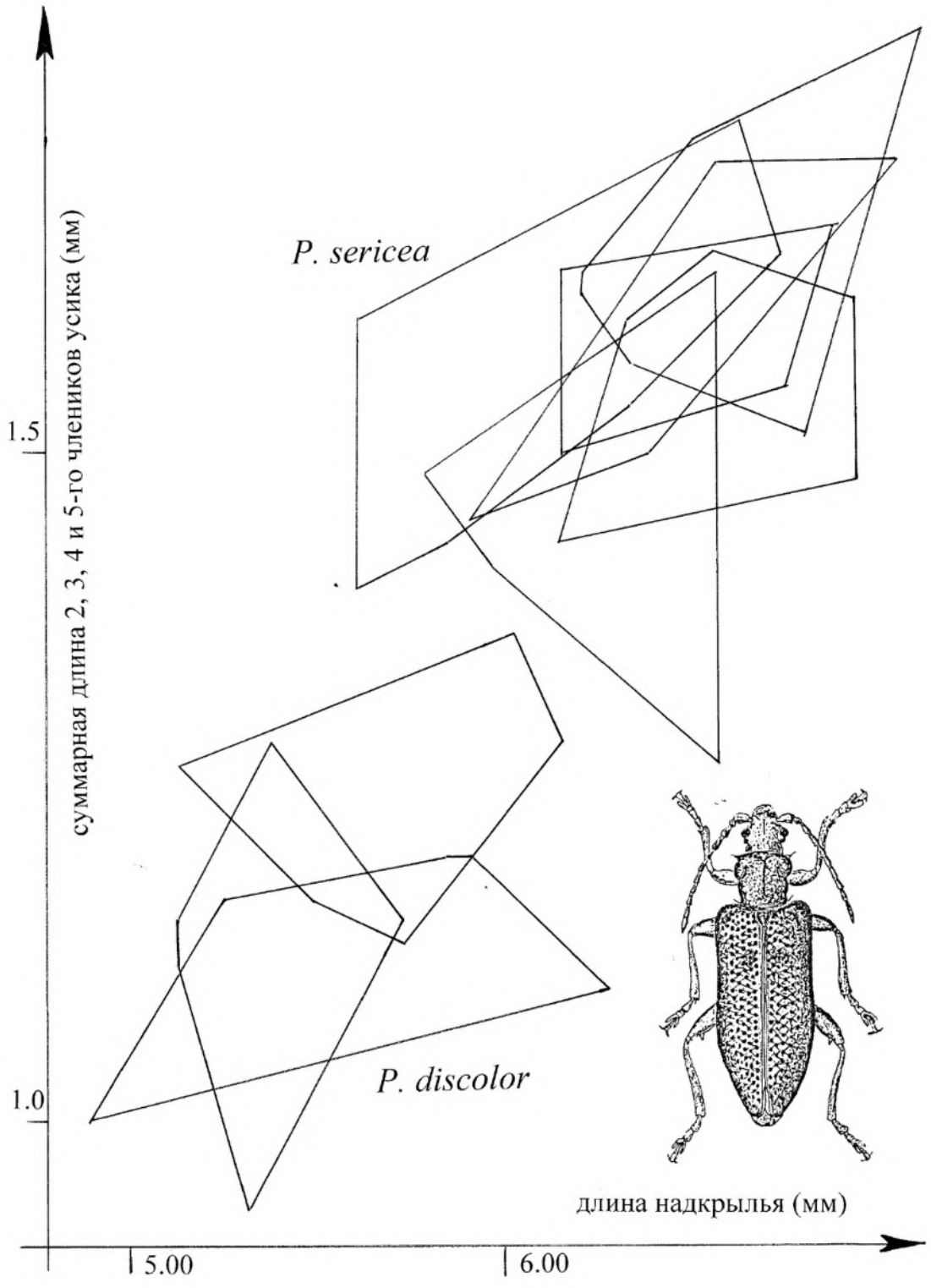


Рис. 20. Различие самок *Plateumaris discolor* и *P. sericea* по длине надкрылий и суммарной длине 2–5-го члеников усиков. Каждый контур включает точки, соответствующие экземплярам из одной популяции. (ориг.)

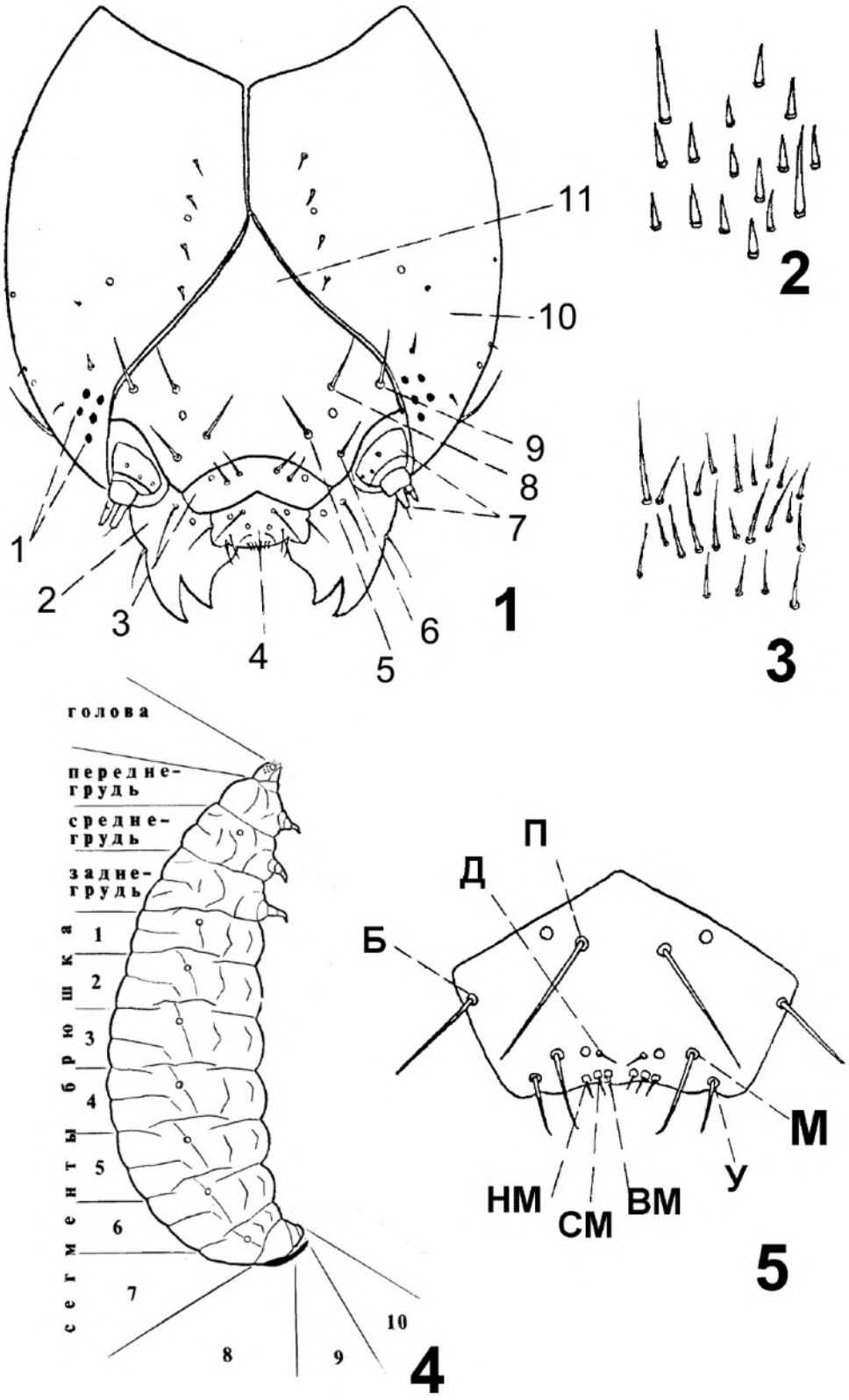


Рис. 21. Личинки радужниц: **1** – *Donacia cinerea*, голова: 1 – глазки, 2 – мандибула, 3 – наличник, 4 – верхняя губа, 5, 6 – маргинальные хеты лба, 7 – усик, 8 – дискальная хета лба, 9 – угловая хета лба, 10 – темя, 11 – лоб; **2–3** – хеты тела: 2 – *Donacia*, 3 – *Macroplea*; **4** – отделы тела, цифрами обозначены брюшные сегменты; **5** – *Donacia sparganii*, верхняя губа, буквами обозначены хеты: Б – боковая, ВМ – внутренняя маргинальная, Д – дистальная, М – медиальная, НМ – наружная маргинальная, П – проксимальная, СМ – средняя маргинальная, У – угловая. (ориг.)

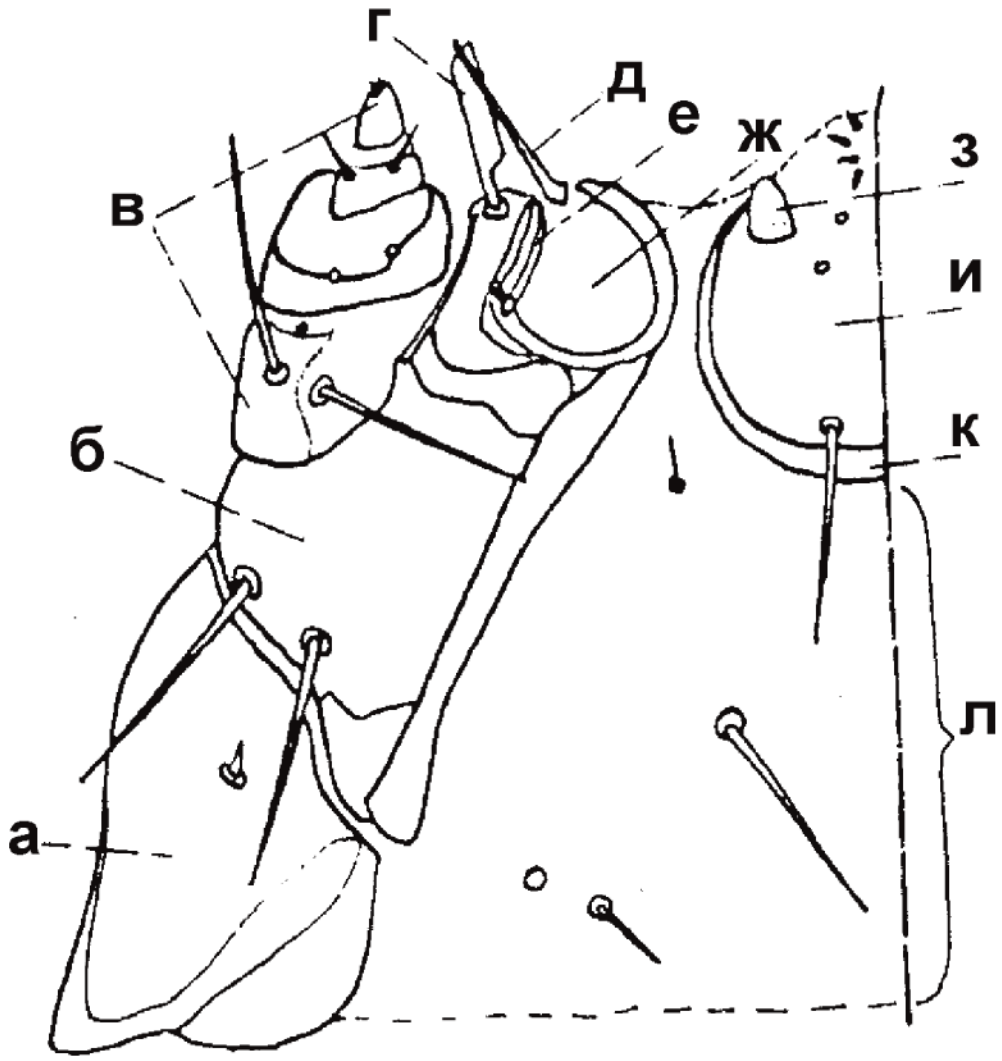


Рис. 22. Максилла и нижняя губа личинки *Donacia thalassina*: а – кардо, б – стипес, в – пальпифер и трехчлениковый максиллярный щупик, г – лопасть (галея), д – отросток лациниии, е – волоски, ж – лациния, з – нижнегубной щупик, и – прементум, к – ментальный склерит, л – ментум. (ориг.)

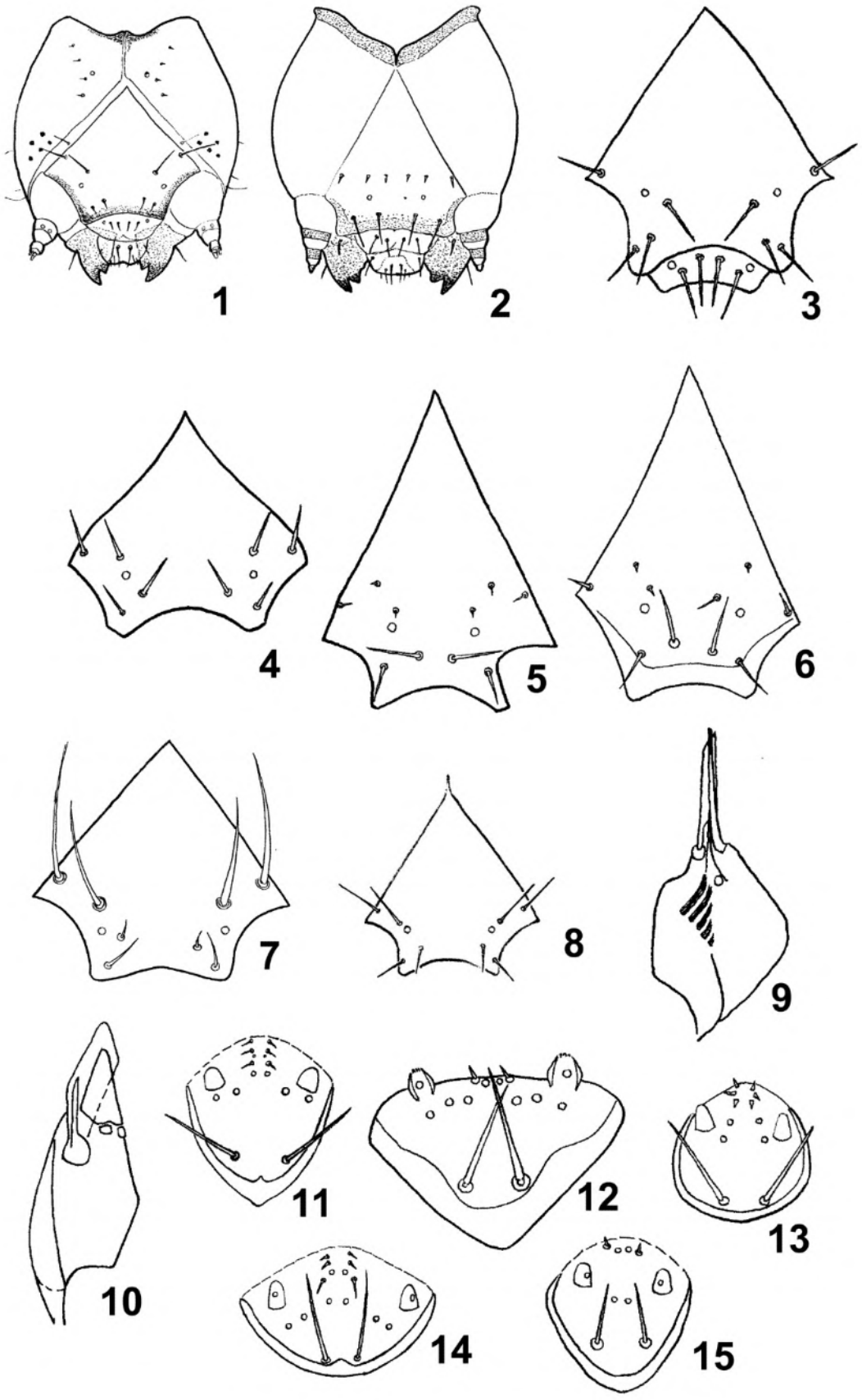


Рис. 23. Личинки радужниц, детали строения: 1–2 – голова: 1 – *Donacia brevitarsis*, 2 – *Plateumaris consimilis*; 3 – *D. sparganii*, лоб и наличник; 4–8 – лоб: 4 – *D. cinerea*, 5 – *P. discolor*, 6 – *P. weisei*, 7 – *Macroplea japana*, 8 – *D. thalassina*; 9–10 – максилла: 9 – *D. cinerea*, 10 – *P. discolor*; 11–15 – прементум и ментальный склерит: 11 – *D. sparganii*, 12 – *D. semicuprea*, 13 – *D. thalassina*, 14 – *D. cinerea*, 15 – *P. discolor*. (ориг.)

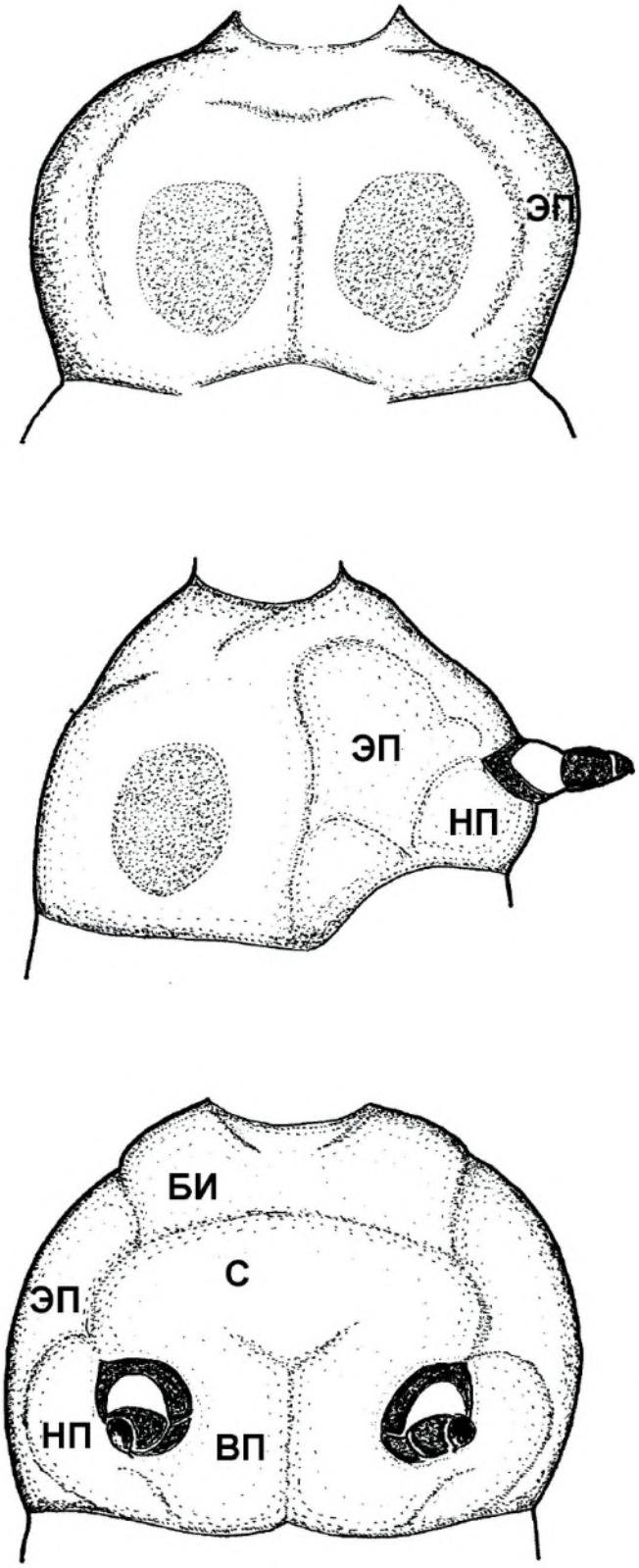


Рис. 24. Переднегрудь личинки радужницы. Буквами обозначены места расположения групп хет: БИ – боковая интеркалярная, ВП – внутренняя педальная, НП – наружная педальная, С – стернальная, ЭП – эпиплевральная. (ориг.)

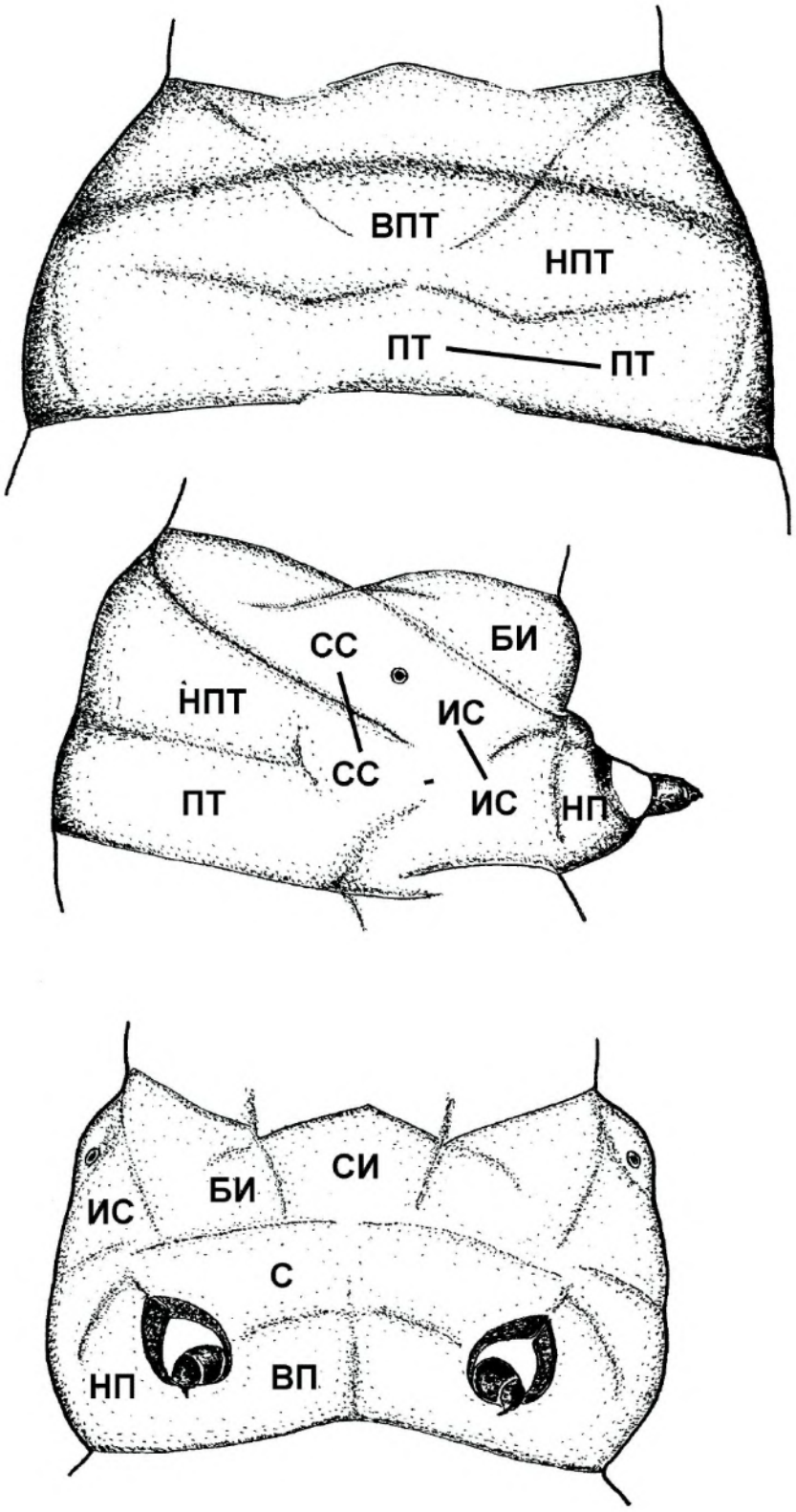


Рис. 25. Среднегрудь личинки радужницы. Буквами обозначены места расположения групп хет: БИ – боковая интеркалярная, ВП – внутренняя педальная, ВПТ – внутренняя претергальная, ИС – инфраспиракулярная, НП – наружная педальная, НПТ – наружная претергальная, ПТ – посттергальная, С – стернальная, СИ – средняя интеркалярная, СС – супраспиракулярная. (ориг.)

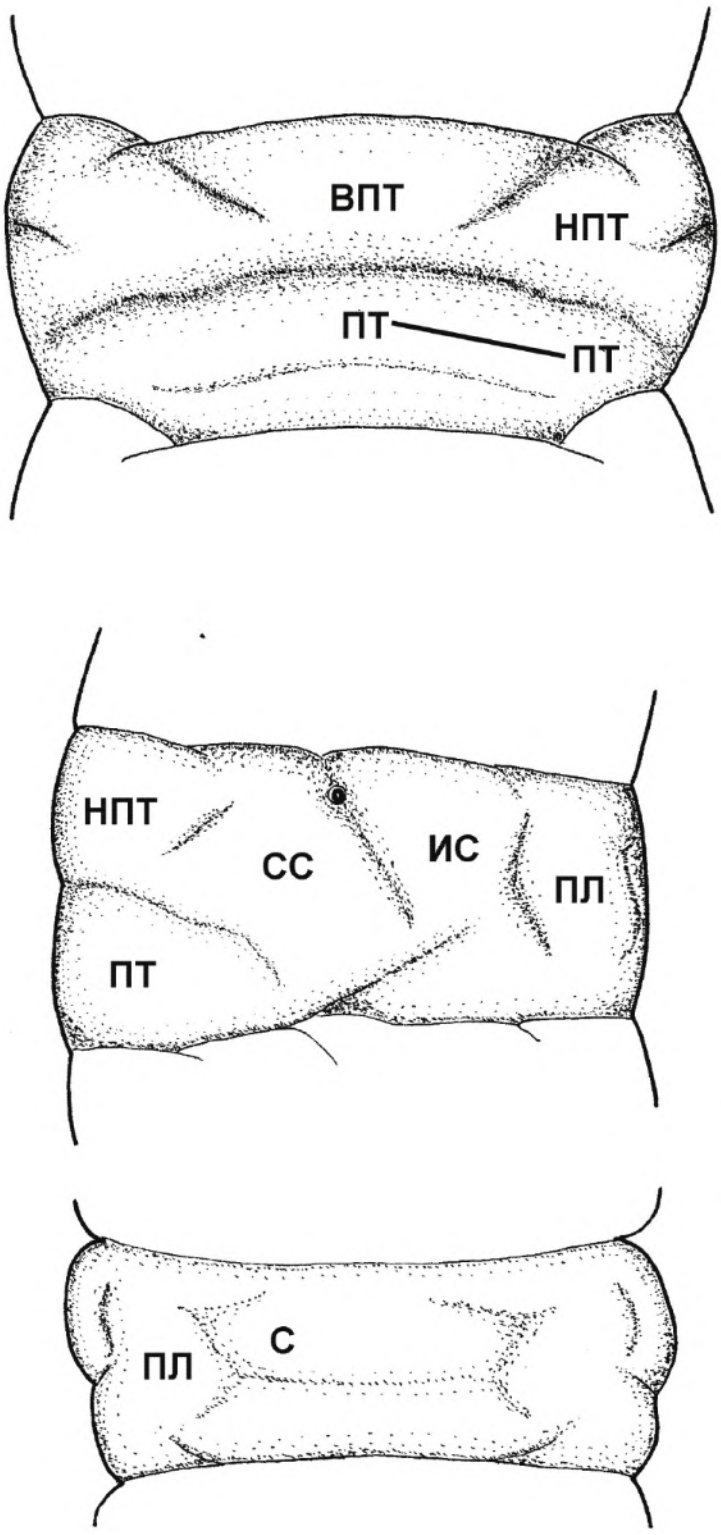


Рис. 26. Второй сегмент брюшка личинки радужницы. Буквами обозначены места расположения групп хет: ВПТ – внутренняя претергальная, ИС – инфраспиракулярная, НПТ – наружная претергальная, ПЛ – плевральная, ПТ – посттергальная, С – стернальная, СС – супраспиракулярная. (ориг.)

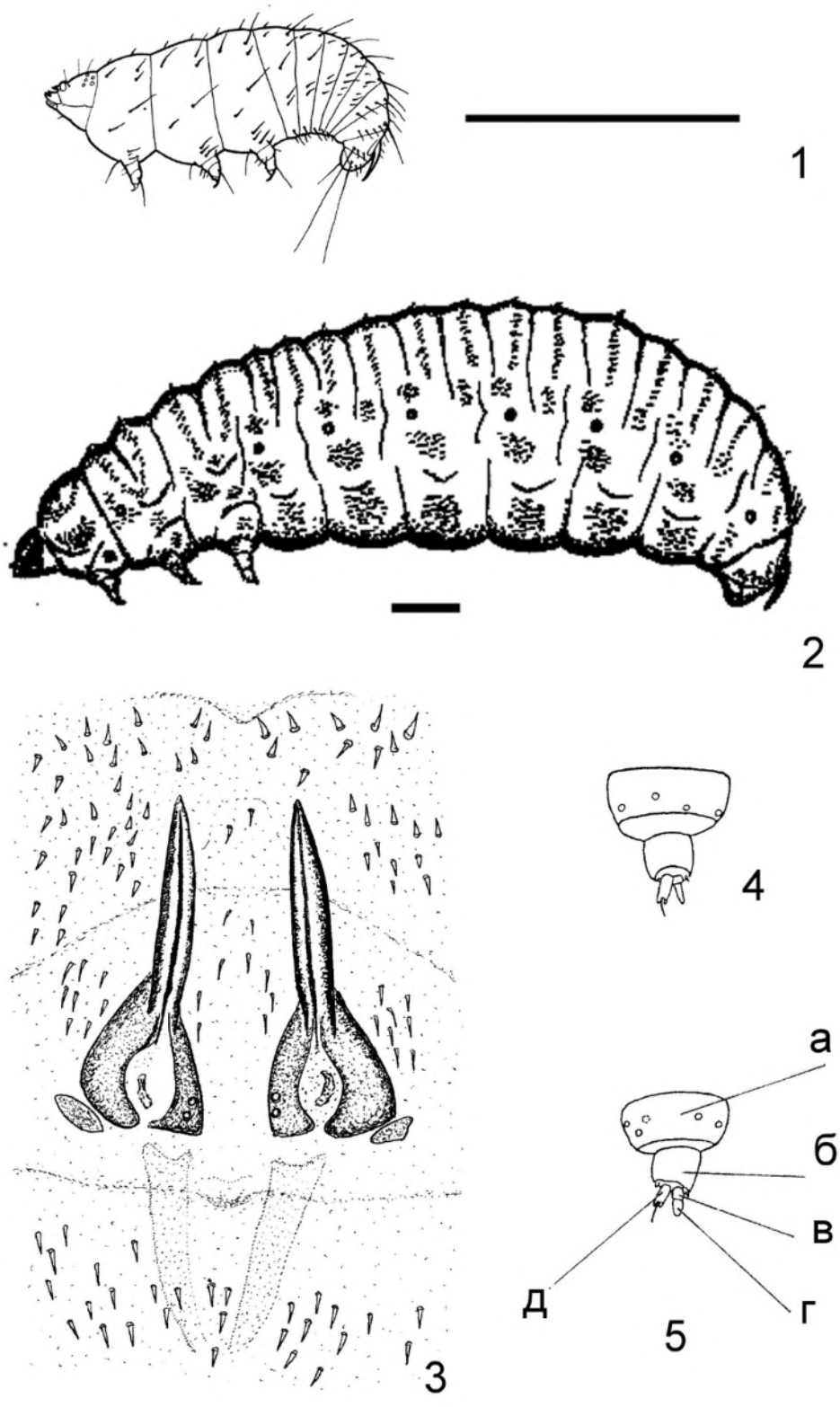


Рис. 27. Личинки радужниц: 1–2 – возрастные изменения: 1 – личинка первого возраста (*Donacia crassipes*), 2 – личинка последнего возраста (*D. dentata*); масштабная линейка на обоих рисунках – 1 мм; 3 – личинка *Plateumaris sericea*, брюшные дыхательные крючки; 4–5 – усик личинки: 4 – *D. cinerea*, 5 – *P. discolor* (а – 1-й членик усика, б – 2-й членик усика, в–г – сенсориальный придаток, д – 3-й членик усика). (ориг.)

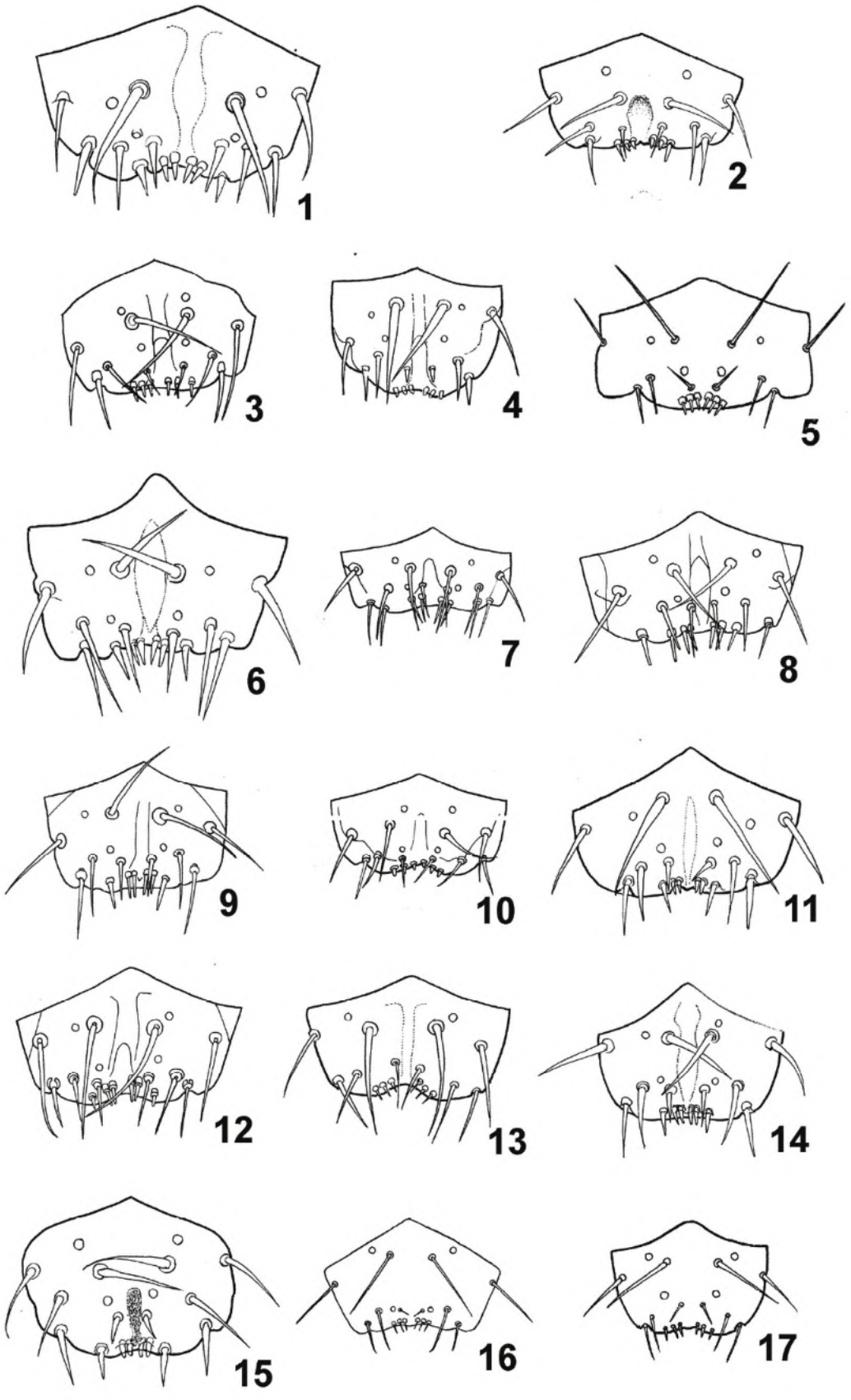


Рис. 28. Верхняя губа личинок *Donacia*: 1 – *D. antiqua*, 2 – *D. aquatica*, 3 – *D. bicolora*, 4 – *D. brevitarsis*, 5 – *D. cinerea*, 6 – *D. clavipes*, 7 – *D. crassipes*, 8 – *D. dentata*, 9 – *D. fennica*, 10 – *D. impressa*, 11 – *D. malinovskyi*, 12 – *D. marginata*, 13 – *D. obscura*, 14 – *D. semicuprea*, 15 – *D. simplex*, 16 – *D. sparganii*, 17 – *D. thalassina*. (ориг.)

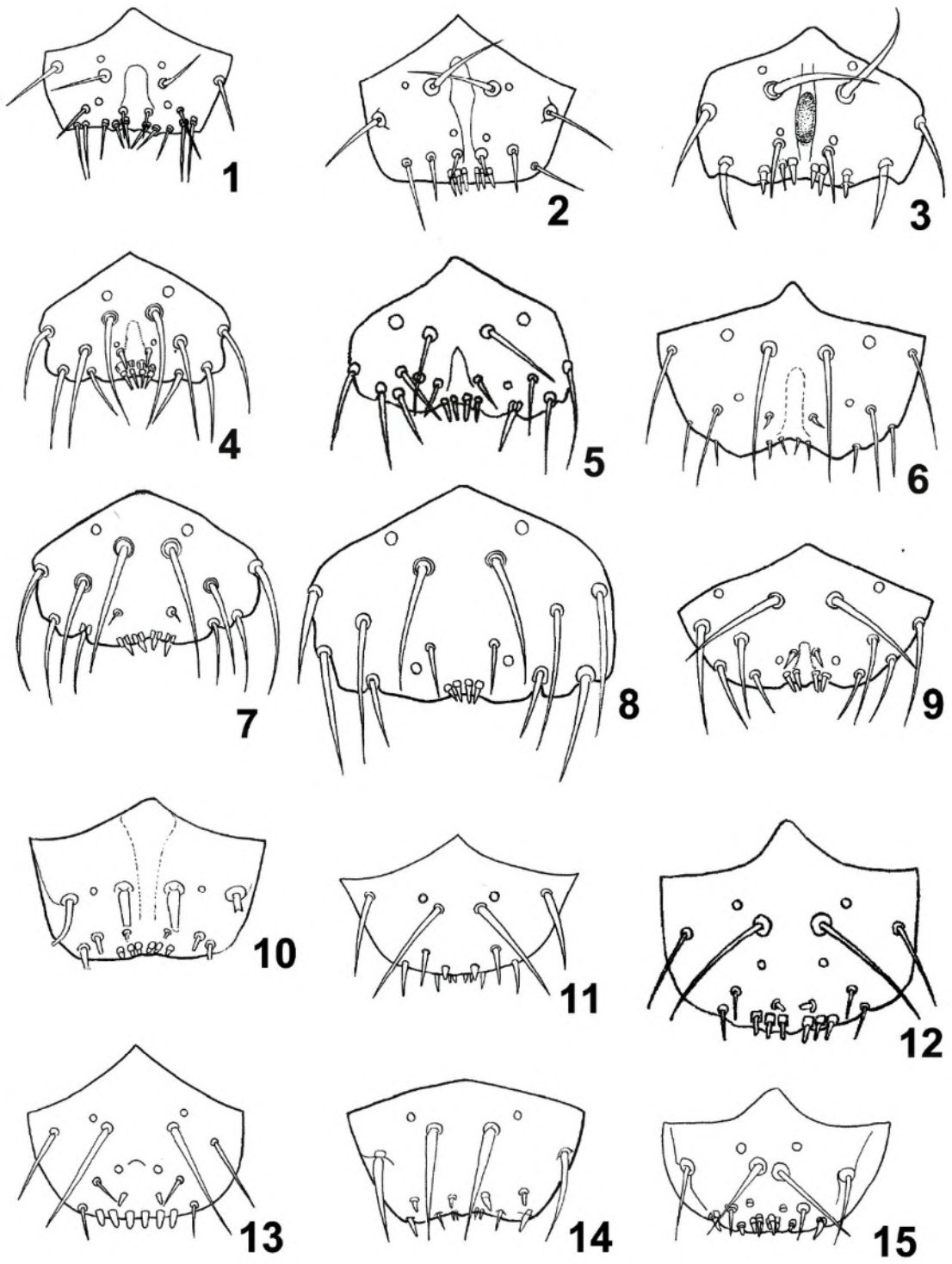


Рис. 29. Верхняя губа личинок радужниц: 1 – *Donacia tomentosa*, 2 – *D. versicolorea*, 3 – *D. vulgaris*, 4 – *D.* sp., 5 – *Macroplea appendiculata*, 6 – *M. japana*, 7 – *M. mutica*, 8 – *M. pubipennis*, 9 – *Neohaemonia voronovae*, 10 – *Plateumaris braccata*, 11 – *P. consimilis*, 12 – *P. discolor*, 13 – *P. rustica*, 14 – *P. sericea*, 15 – *P. weisei*. (13 – по: Böving, 1910, ост. ориг.)

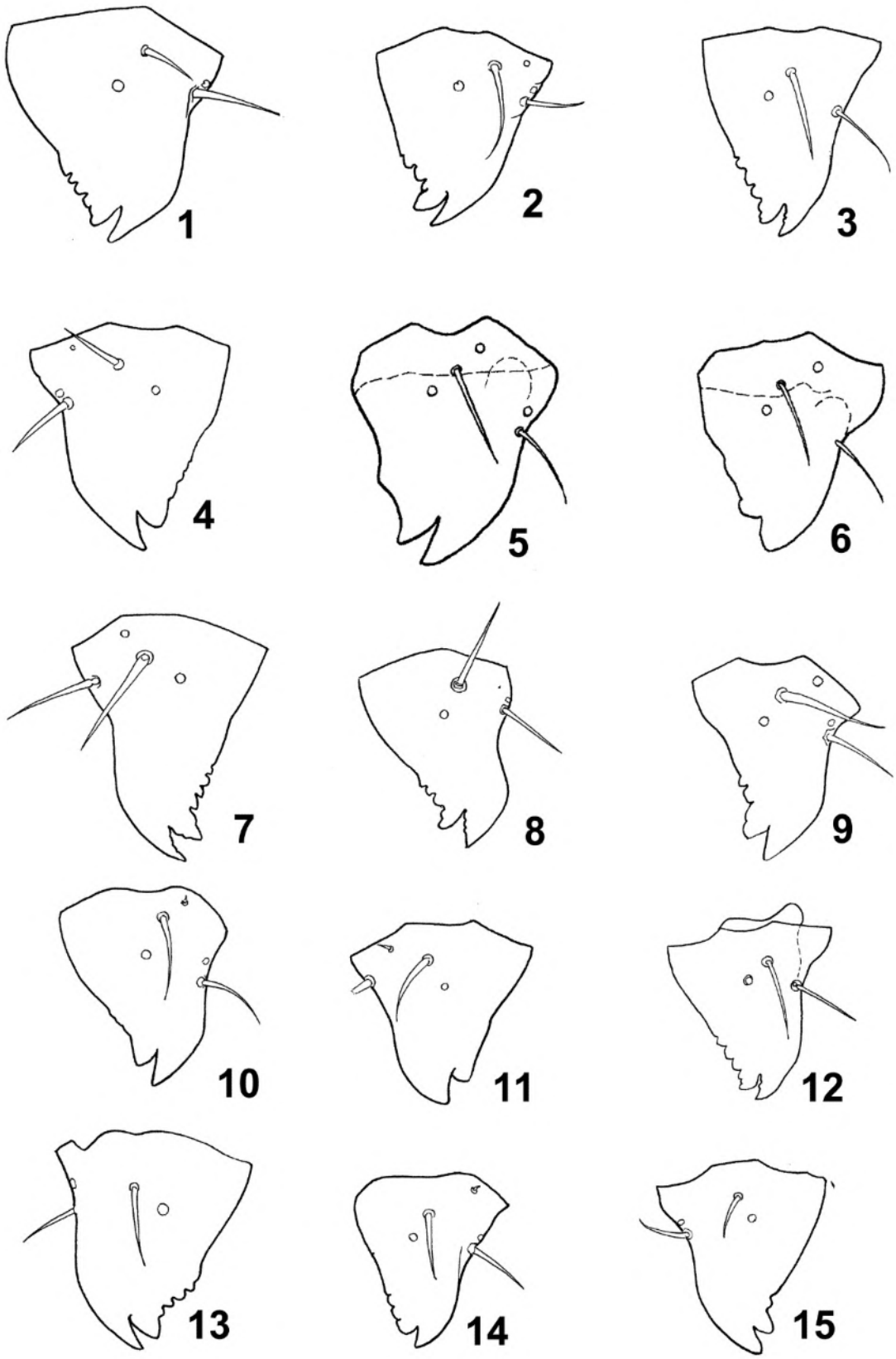


Рис. 30. Мандибулы личинок *Donacia*: 1 – *D. antiqua*, 2 – *D. aquatica*, 3 – *D. bicolora*, 4 – *D. brevitarsis*, 5 – *D. cinerea*, 6 – *D. clavipes*, 7 – *D. crassipes*, 8 – *D. dentata*, 9 – *D. fennica*, 10 – *D. impressa*, 11 – *D. malinovskyi*, 12 – *D. marginata*, 13 – *D. obscura*, 14 – *D. semicuprea*, 15 – *D. simplex*. (ориг.)

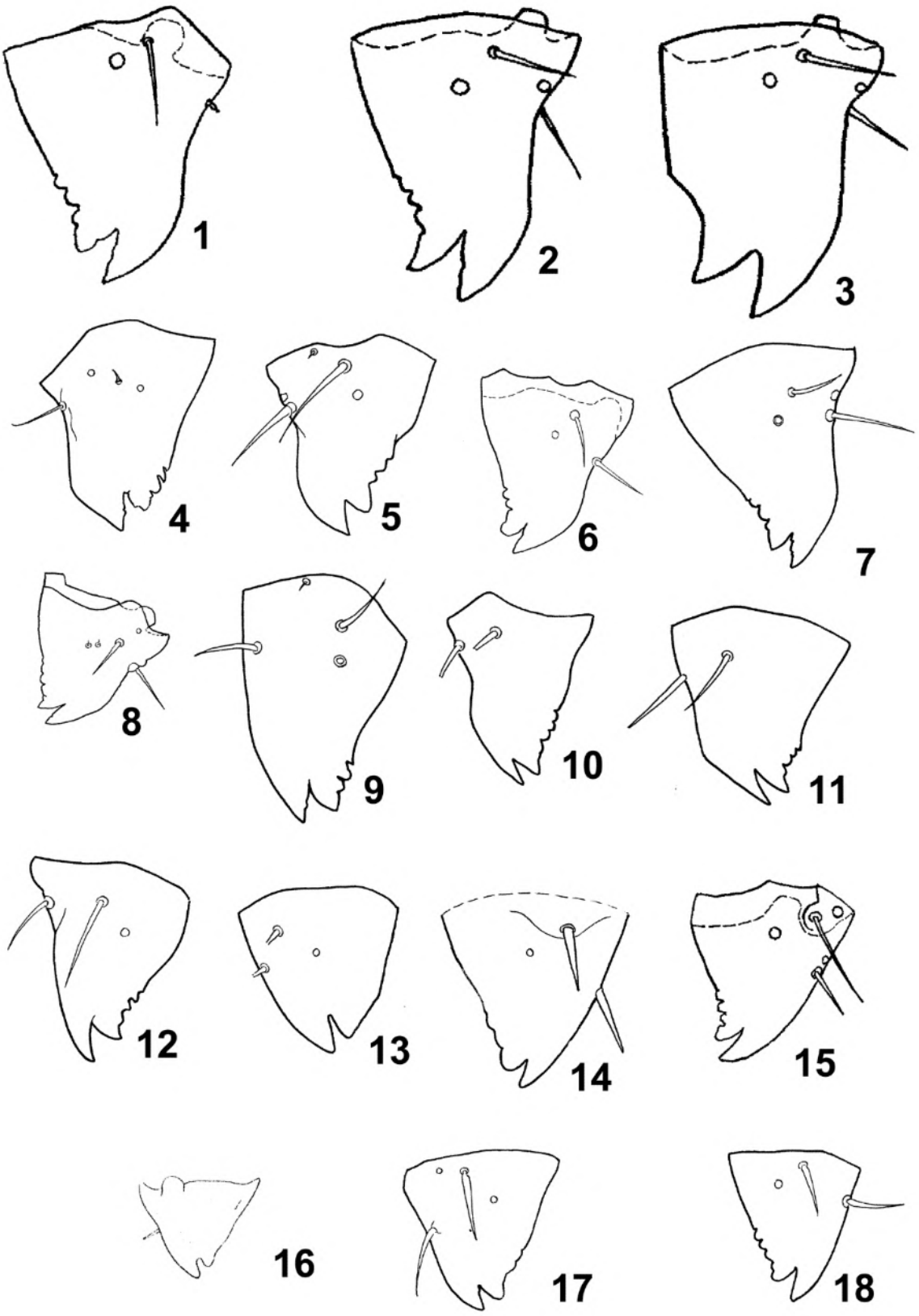


Рис. 31. Мандибулы личинок радужниц: 1 – *Donacia sparganii*, 2,3 – *D. thalassina*, 4 – *D. tomentosa*, 5 – *D. versicolorea*, 6 – *D. vulgaris*, 7 – *D.* sp., 8 – *Macroplea appendiculata*, 9 – *M. japana*, 10 – *M. mutica*, 11 – *M. pubipennis*, 12 – *Neohaemonia voronovae*, 13 – *Plateumaris braccata*, 14 – *P. consimilis*, 15 – *P. discolor*, 16 – *P. rustica*, 17 – *P. sericea*, 18 – *P. weisei*. (16 – по: Böving, 1910, ост. ориг.)

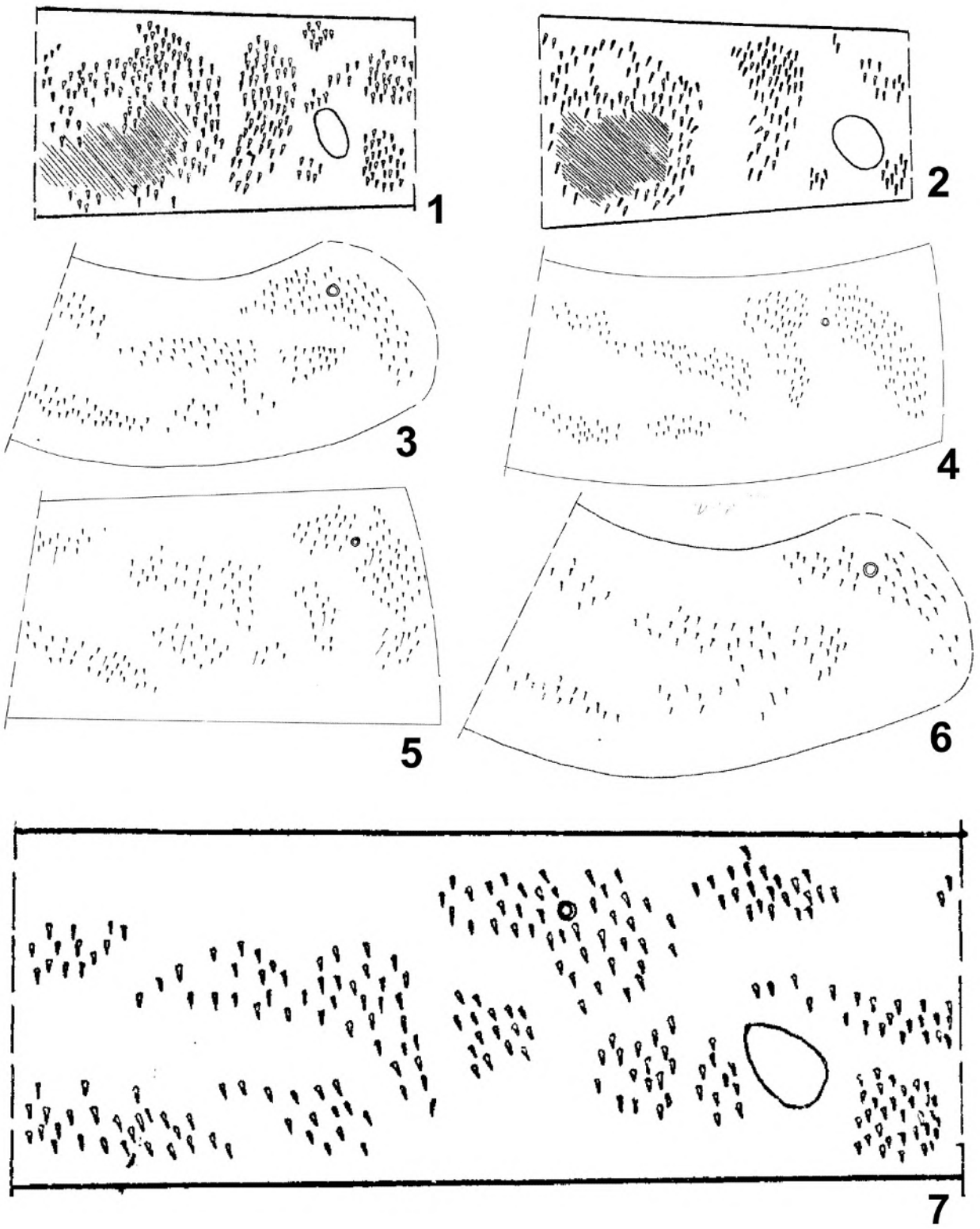


Рис. 32. Переднегрудь (1, 2) и среднегрудь (3–7) личинок *Donacia*, правая половина: 1 – *D. cinerea*, 2 – *D. thalassina*, 3 – *D. antiqua*, 4 – *D. aquatica*, 5 – *D. bicolora*, 6 – *D. brevitarsis*, 7 – *D. cinerea*; 1, 2, 7 – от середины верхней стороны до середины нижней, 3–6 – верхняя сторона. (ориг.)

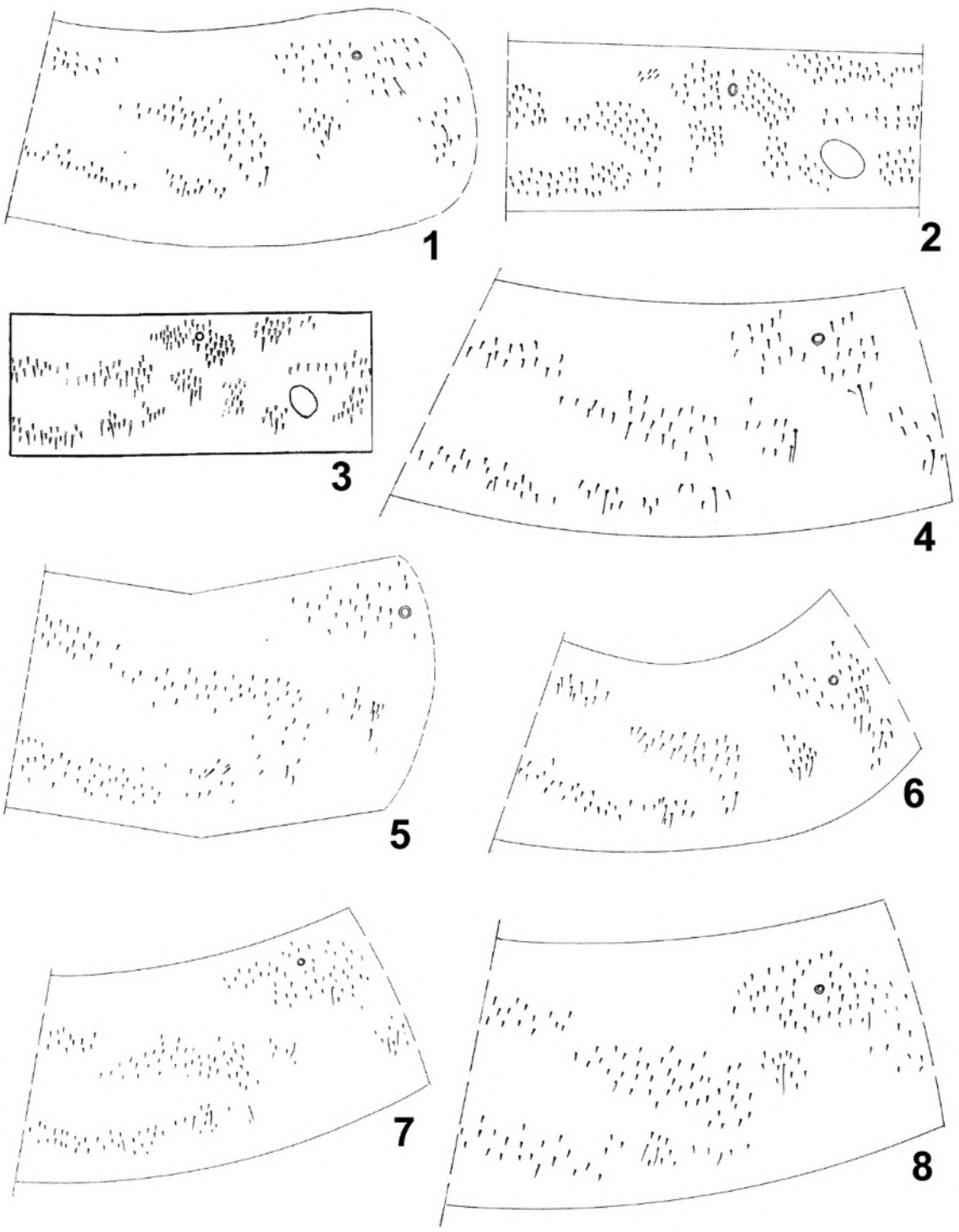


Рис. 33. Среднегрудь личинок *Donacia*, правая половина: 1 – *D. clavipes*, 2 – *D. crassipes*, 3 – *D. dentata*, 4 – *D. fennica*, 5 – *D. impressa*, 6 – *D. malinovskyi*, 7 – *D. marginata*, 8 – *D. obscura*; 1, 4–8 – верхняя сторона, 2, 3 – от середины верхней стороны до середины нижней. (ориг.)

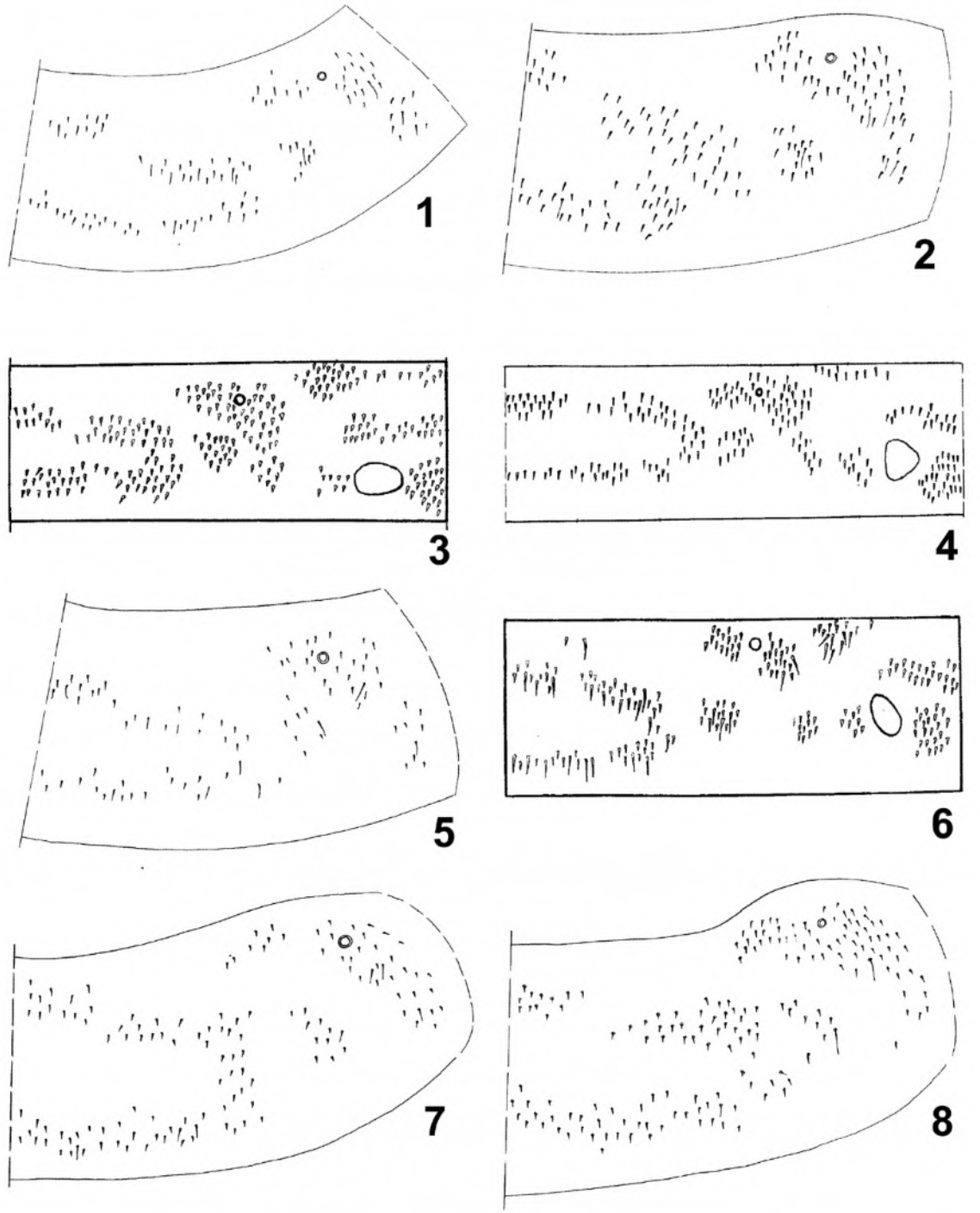


Рис. 34. Среднегрудь личинок *Donacia*, правая половина: 1 – *Donacia semicuprea*, 2 – *D. simplex*, 3 – *D. sparganii*, 4 – *D. thalassina*, 5 – *D. tomentosa*, 6 – *D. versicolorea*, 7 – *D. vulgaris*, 8 – *D.* sp.; 1, 2, 5–8 – верхняя сторона, 3, 4, 6 – от середины верхней стороны до середины нижней. (ориг.)

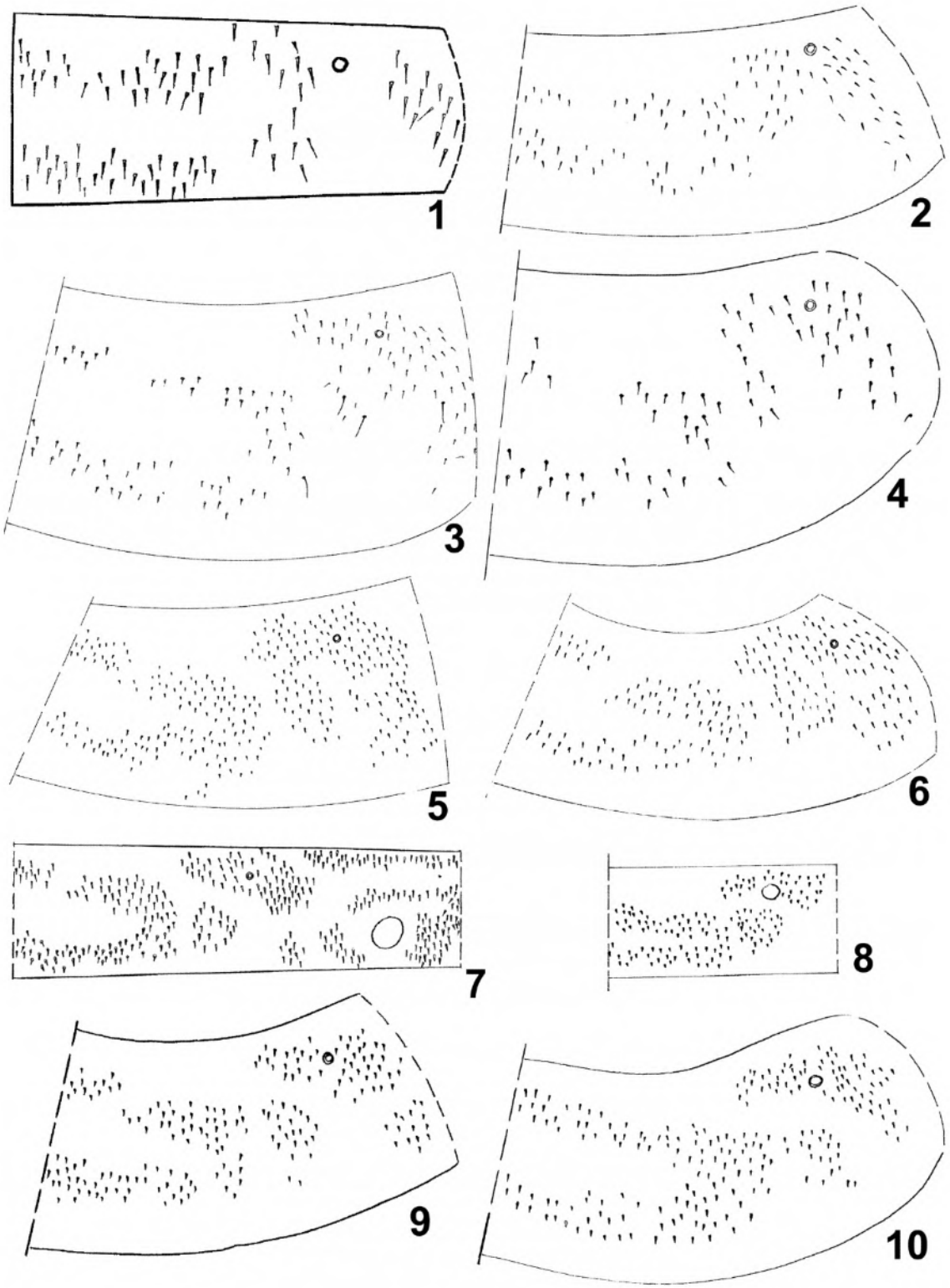


Рис. 35. Среднегрудь личинок радужниц, правая половина: 1 – *Macroplea appendiculata*, 2 – *M. mutica*, 3 – *M. pubipennis*, 4 – *Neohaemonia voronovae*, 5 – *Plateumaris braccata*, 6 – *P. consimilis*, 7 – *P. discolor*, 8 – *P. rustica*, 9 – *P. sericea*, 10 – *P. weisei*; 1–6, 8–10 – верхняя сторона, 7 – от середины верхней стороны до середины нижней. (8 – по: Böving, 1910, ост. ориг.)

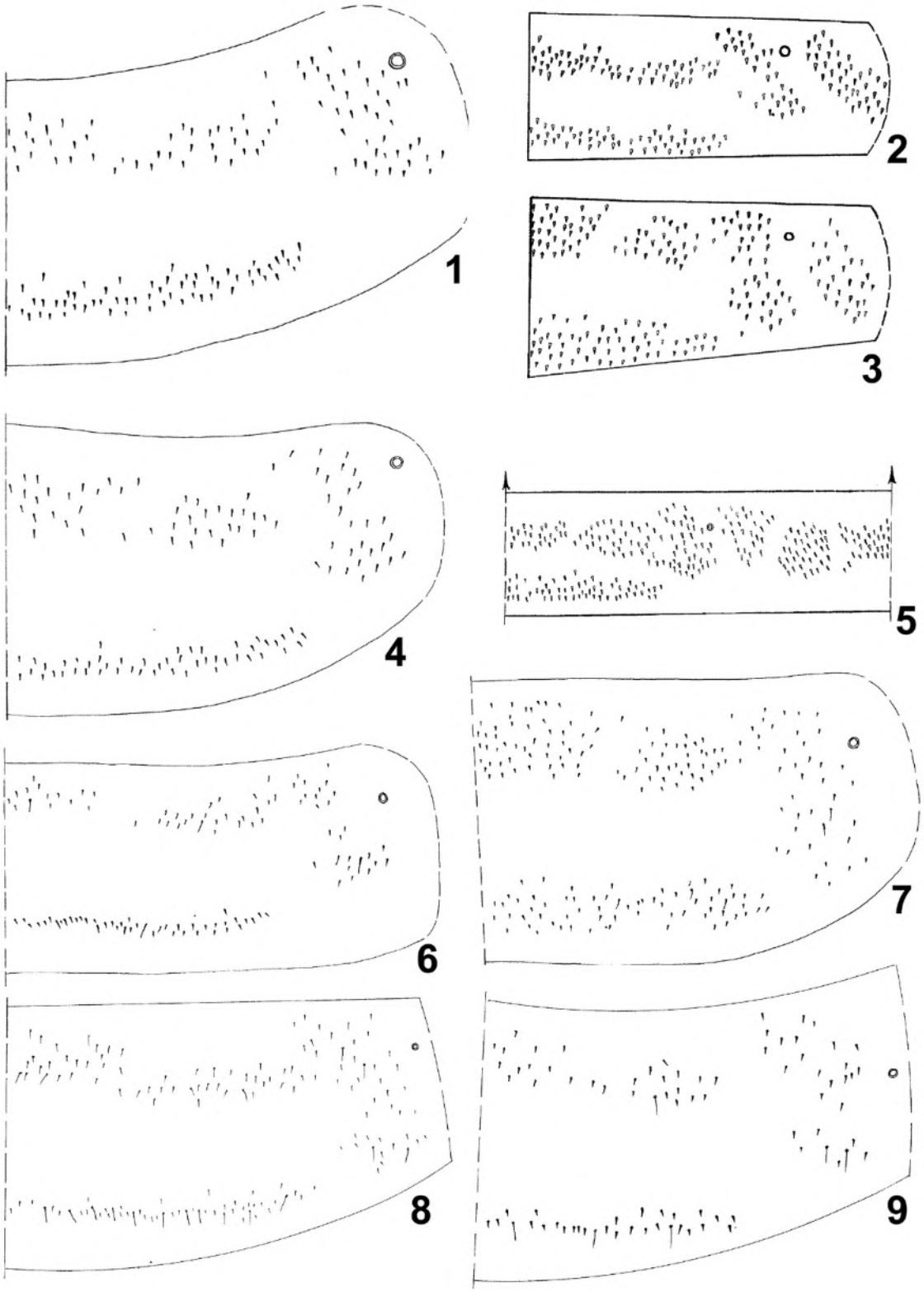


Рис. 36. Второй сегмент брюшка личинок *Donacia*, правая половина: 1 – *Donacia antiqua*, 2 – *D. aquatica*, 3 – *D. bicolora*, 4 – *D. brevitarsis*, 5 – *D. cinerea*, 6 – *D. clavipes*, 7 – *D. crassipes*, 8 – *D. dentata*, 9 – *D. fennica*; 1–4, 6–9 – верхняя сторона, 5 – от середины верхней стороны до середины нижней. (ориг.)

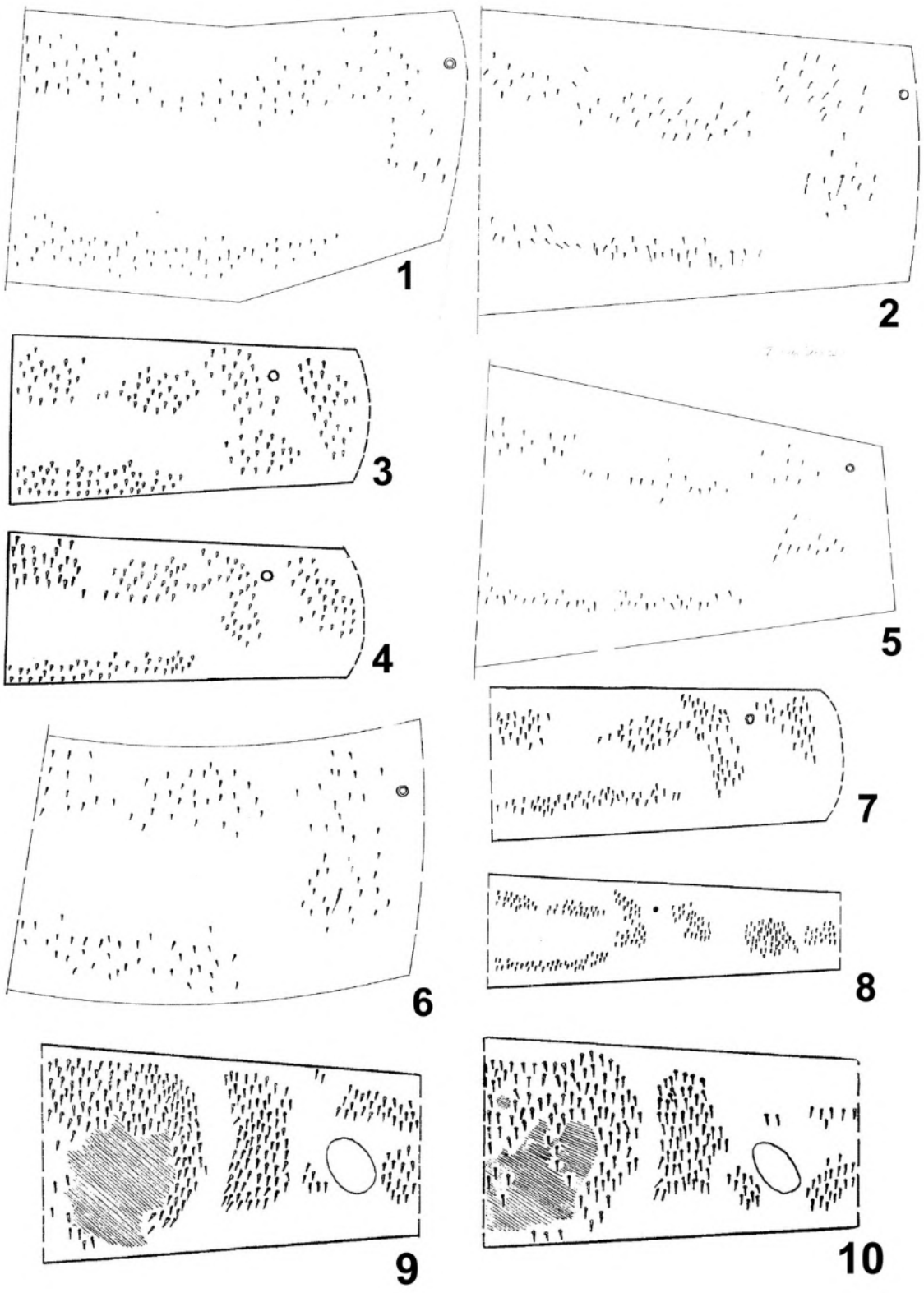


Рис. 37. Второй сегмент брюшка (1–8) и переднегрудь (9–10) личинок радужниц, правая половина: 1 – *Donacia impressa*, 2 – *D. malinovskyi*, 3 – *D. marginata*, 4 – *D. obscura*, 5 – *D. semicuprea*, 6 – *D. simplex*, 7 – *D. sparganii*, 8 – *D. thalassina*, 9 – *D. sparganii,* 10 – *Plateumaris discolor*; 1–7 – верхняя сторона, 8–10 – от середины верхней стороны до середины нижней. (ориг.)

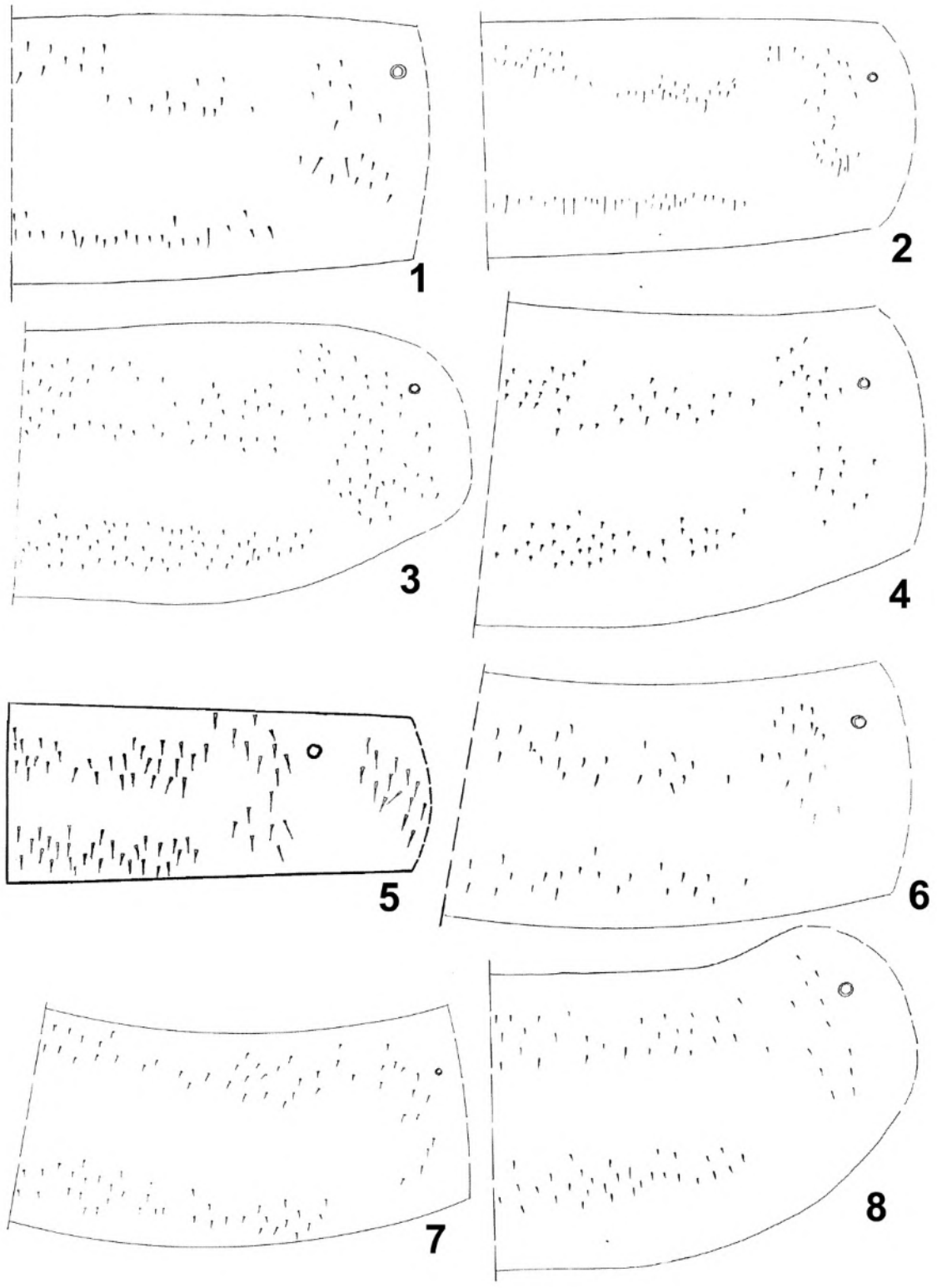


Рис. 38. Второй сегмент брюшка личинок радужниц, правая половина, верхняя сторона: 1 – *Donacia tomentosa*, 2 – *D. versicolorea*, 3 – *D. vulgaris*, 4 – *D.* sp., 5 – *Macroplea appendiculata*, 6 – *M. mutica*, 7 – *M. pubipennis*, 8 – *Neohaemonia voronovae*. (ориг.)

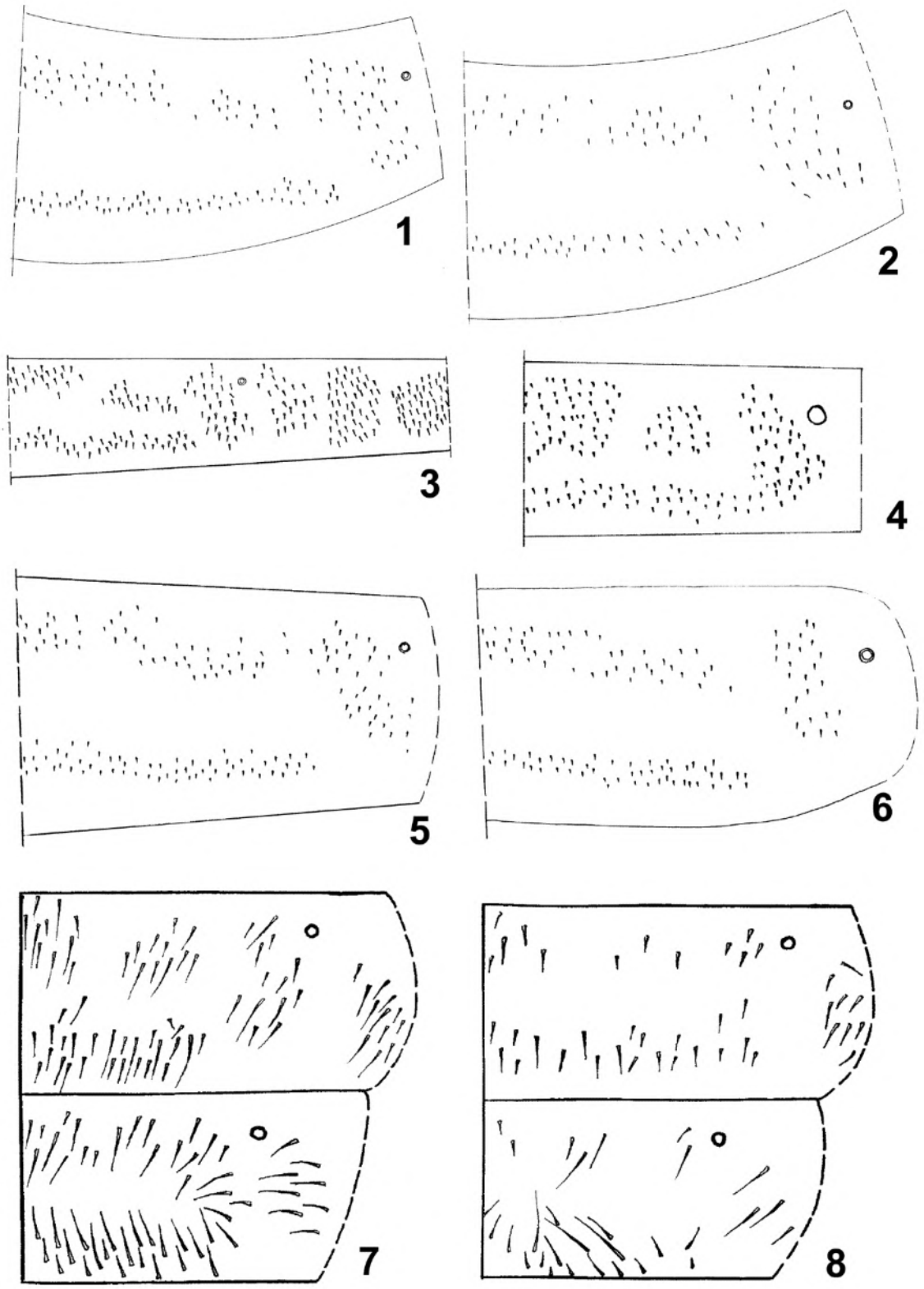


Рис. 39. Сегменты брюшка личинок радужниц, правая половина: 1–6 – второй сегмент: 1 – *Plateumaris braccata*, 2 – *P. consimilis*, 3 – *P. discolor*, 4 – *P. rustica*, 5 – *P. sericea*, 6 – *P. weisei*; 7–8 – шестой и седьмой сегменты: 7 – *Macroplea appendiculata*, 8 – *Neohaemonia voronovae*; 1, 2, 4–8 – верхняя сторона, 3 – от середины верхней стороны до середины нижней. (4 – по: Böving, 1910, ост. ориг.)

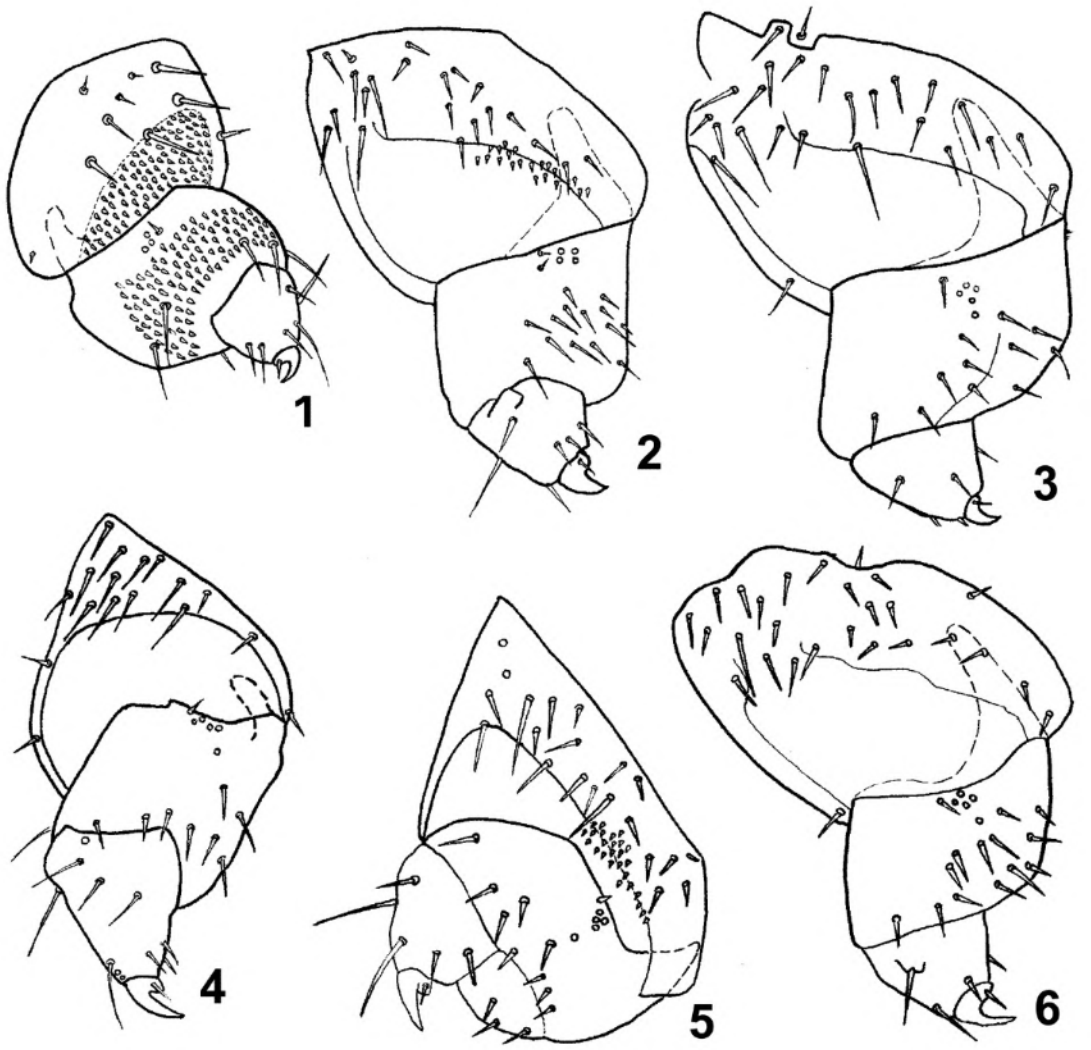


Рис. 40. Ноги личинок *Donacia*: 1 – *D. tomentosa*, 2 – *D. impressa*, 3 – *D. cinerea*, 4 – *D. thalassina*, 5 – *D. vulgaris*, 6 – *D. simplex*. (ориг.)

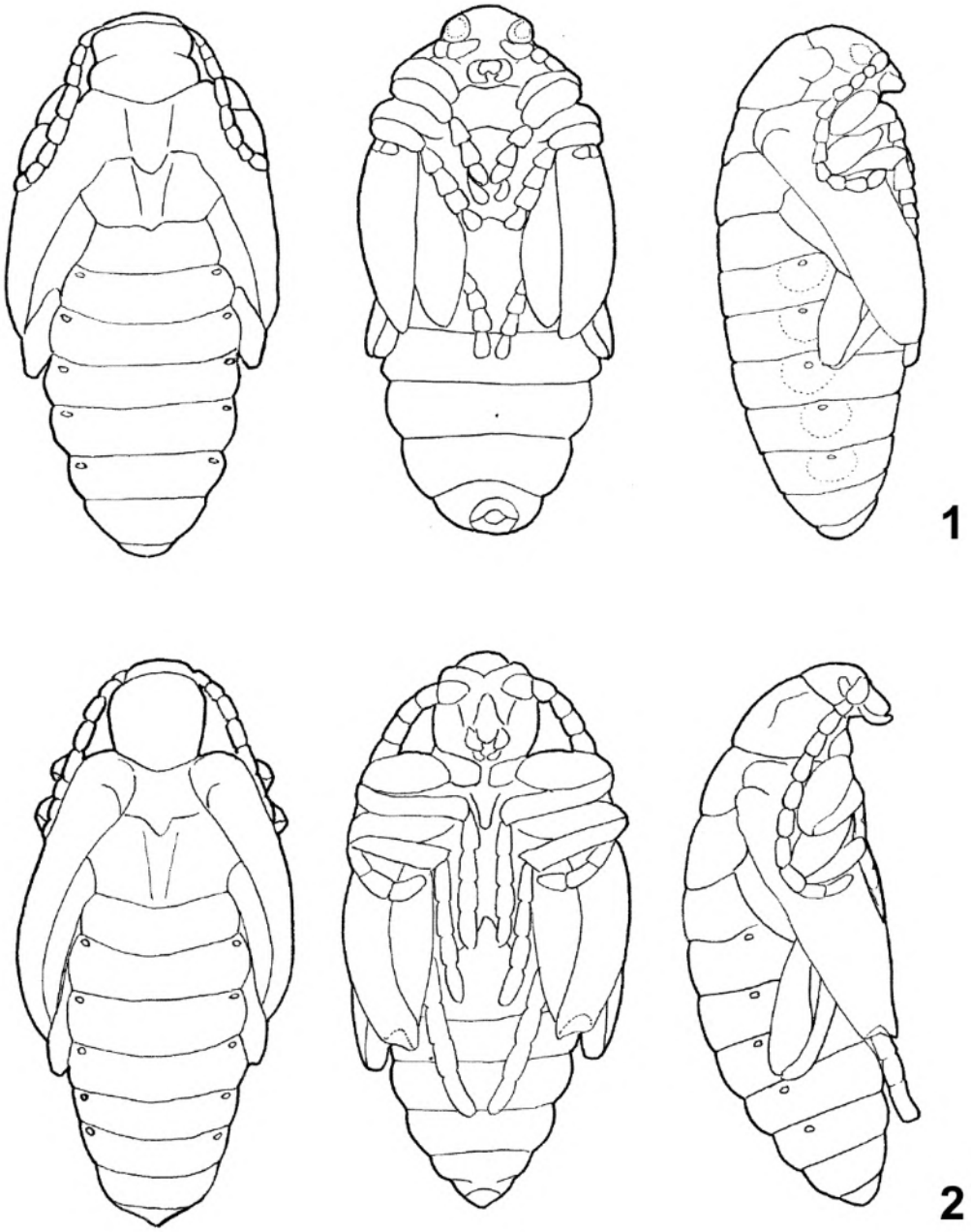


Рис. 41. Куколки радужниц сверху, снизу и сбоку: 1 – *Donacia clavipes*, 2 – *Macroplea appendiculata*. (ориг.)

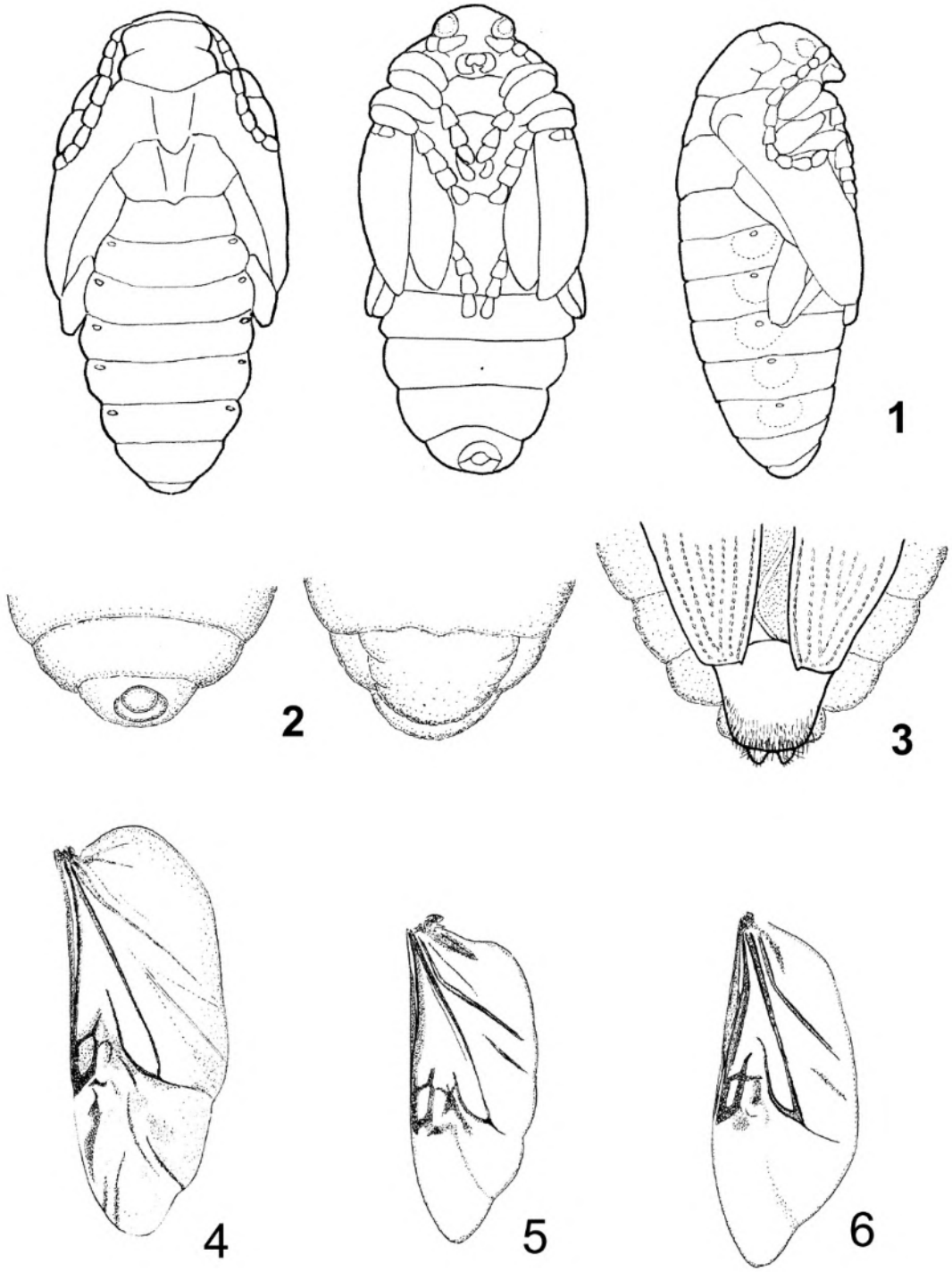


Рис. 42. Куколка и имаго радужниц: 1 – куколка *Plateumaris braccata* сверху, снизу и сбоку; 2 – куколка *Donacia aquatica*, вершина брюшка снизу и сверху; 3 – имаго *D. aquatica* (неокрепший, слабо окрашенный) из кокона, вершина брюшка сверху; 4–6 – левое крыло: 4 – *D. crassipes*, 5 – *Macroplea appendiculata*, 6 – *M. mutica*. (ориг.)

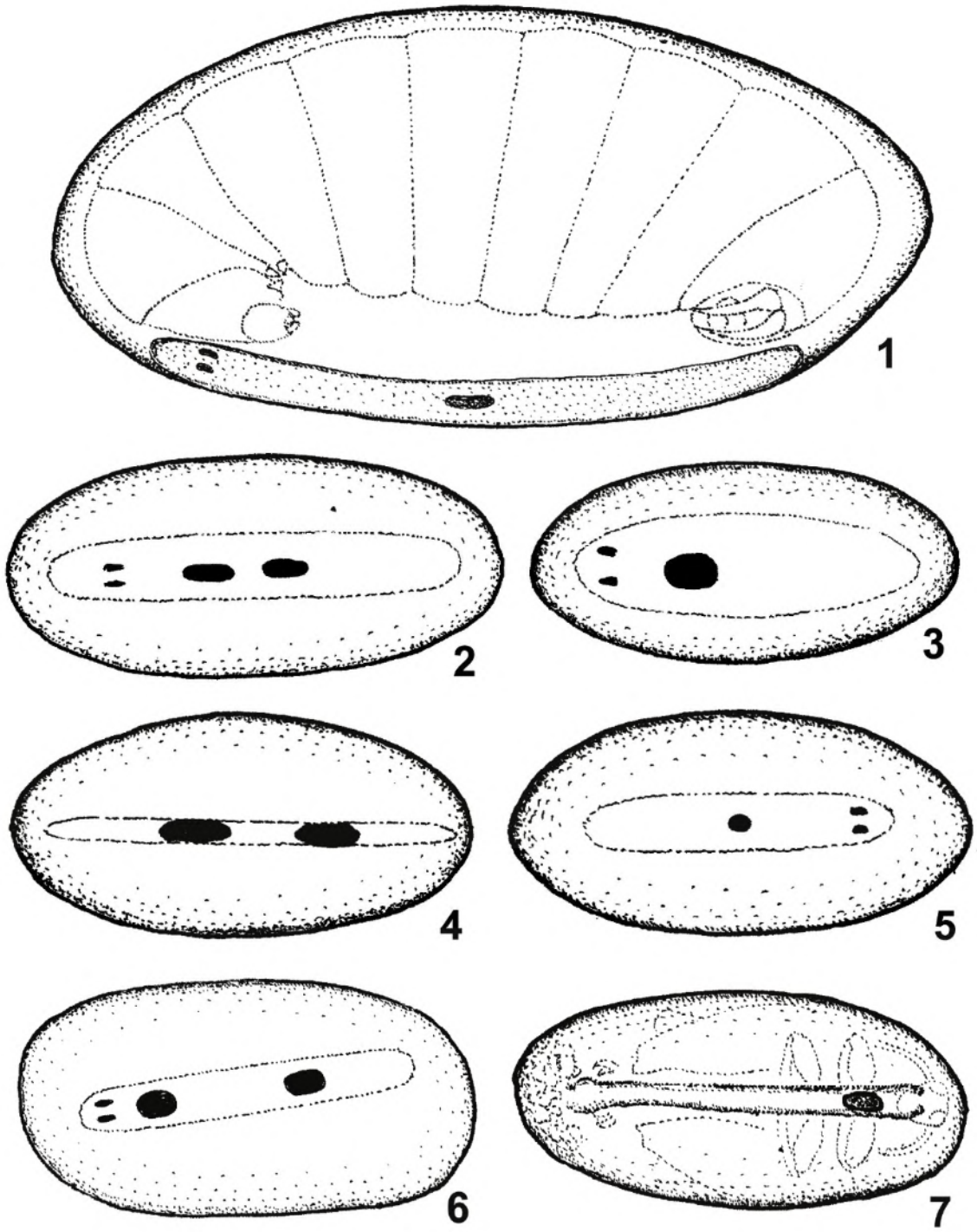


Рис. 43. Коконы радужниц: 1 – «предкуколка» *Donacia cinerea* в коконе; 2–7 – кокон со стороны дна: 2 – *D. marginata*, 3 – *D. crassipes*, 4 – *D. sparganii*, 5 – *D. simplex*, 6 – *D. semicuprea*, 7 – куколка *Macroplea japana*. (ориг.)

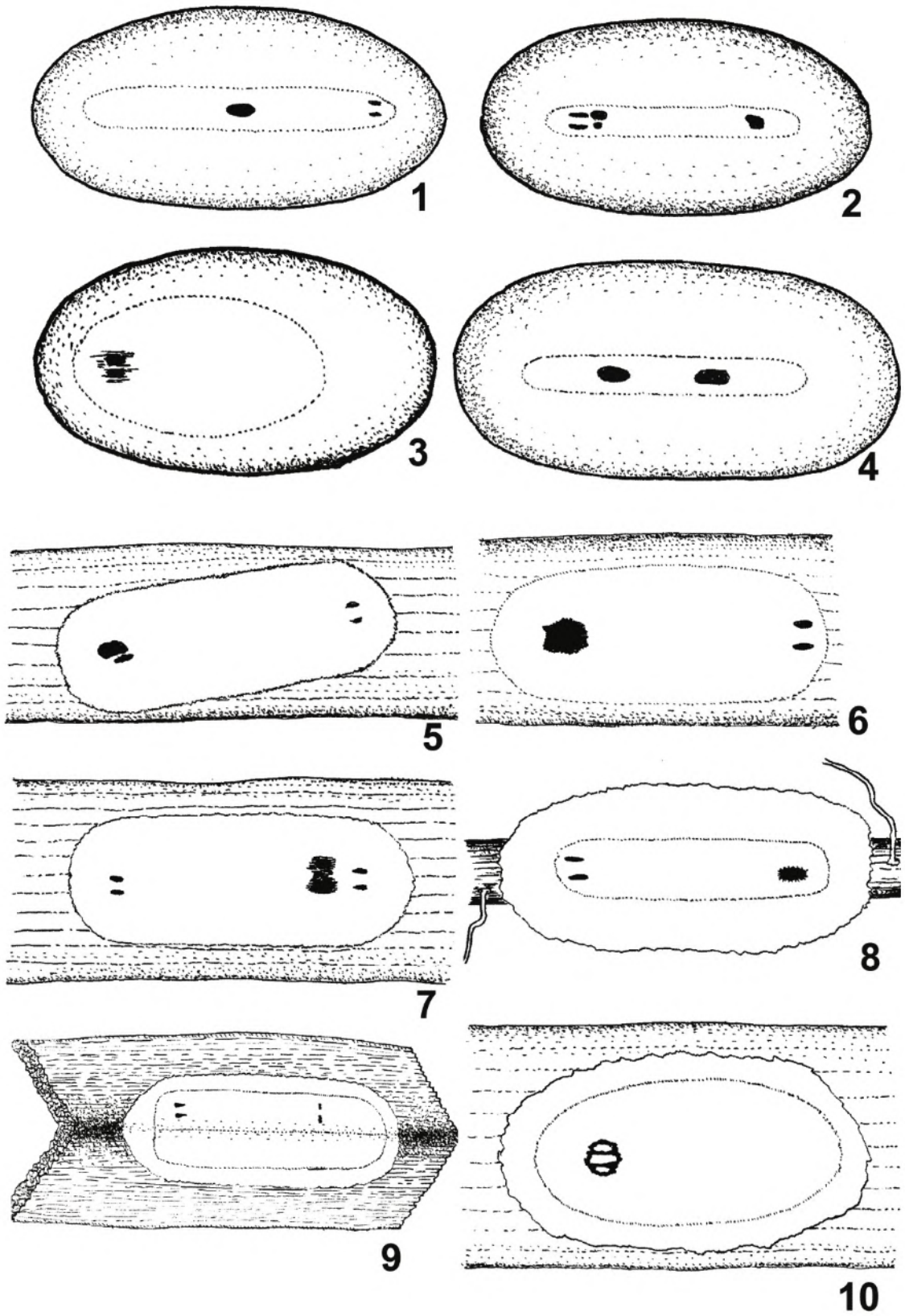


Рис. 44. Коконы радужниц: 1–4 – кокон со стороны дна: 1 – *Plateumaris braccata*, 2 – *Donacia thalassina*, 3 – *Neohaemonia voronovae*, 4 – *D. versicolorea*; 5–10 – дно кокона (сам кокон удален): 5–7 – *D. fennica* на стебле *Scolochloa festucacea*, 8 – *D. aquatica* на корне *Carex rostrata*, 9 – *D. tomentosa* на листе *Butomus umbellatus*, 10 – *D. clavipes* на корневище *Phragmites australis*. (ориг.)



Рис. 45. Местообитание радужниц (Саратовская обл., окр. г. Хвалынск, р. Терешка): *Donacia aquatica, D. bicolora, D. marginata, D. simplex, D. vulgaris* – все на *Sparganium erectum*. (ориг.)



Рис. 46. Местообитание радужниц (Белгородская обл., р. Ворскла): *Donacia cinerea* на *Typha latifolia*, *D. crassipes* на *Nuphar lutea*, *D. dentata* на *Sagittaria sagittifolia*, *D. marginata* на *Sparganium erectum*. (ориг.)



Рис. 47. Местообитание радужниц (г. Архангельск, болото Мхи): *Plateumaris weisei* на *Carex*. (ориг.)



Рис. 48. Местообитание радужниц (Саратовская обл., г. Хвалынск, пруд): *Plateumaris braccata* на *Phragmites australis*. (ориг.)



Рис. 49. Местообитание радужниц (Краснодарский кр., Сочи, Адлерский р-н, пос. Весёлое): *Plateumaris sericea* на *Iris pseudacorus*. (ориг.)

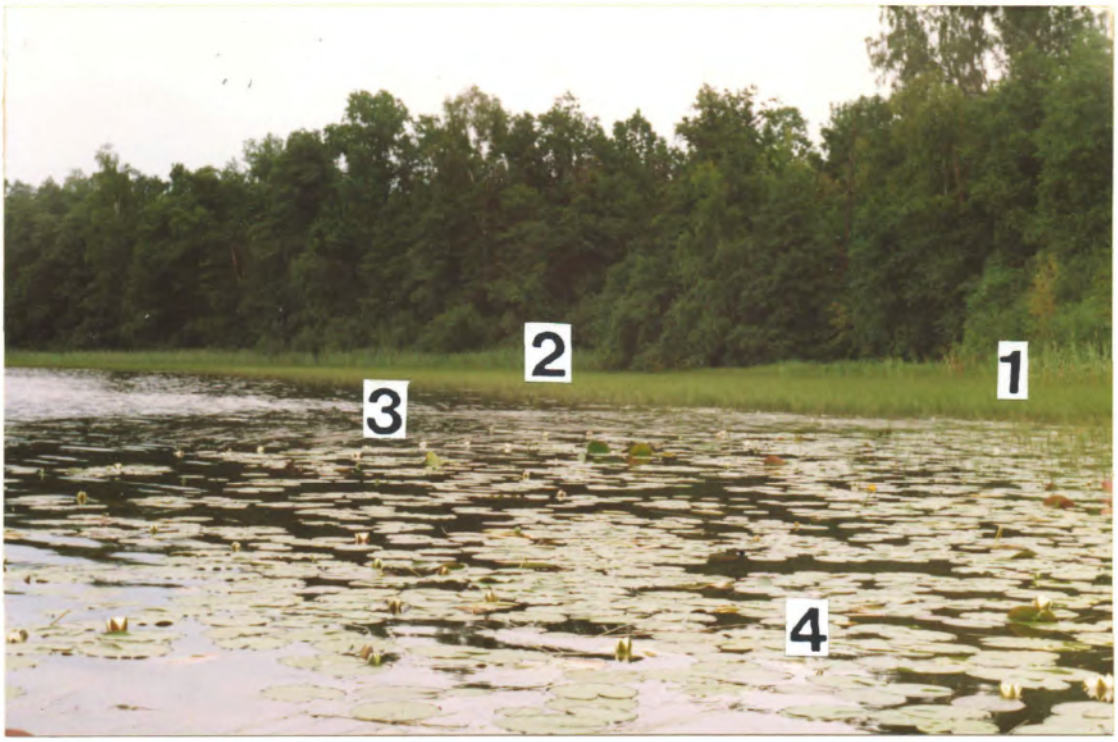


Рис. 50. Местообитание радужниц (Московская обл., Глубокое оз.): 1 – *Donacia clavipes* на *Phragmites ausrtralis*, 2 – *D. obscura* на *Carex vesicaria*, 3 – *D. aquatica* и *D. sparganii* на *Sparganium angustifolium*, 4 – *D. crassipes* на *Nymphaea candida*. (ориг.)

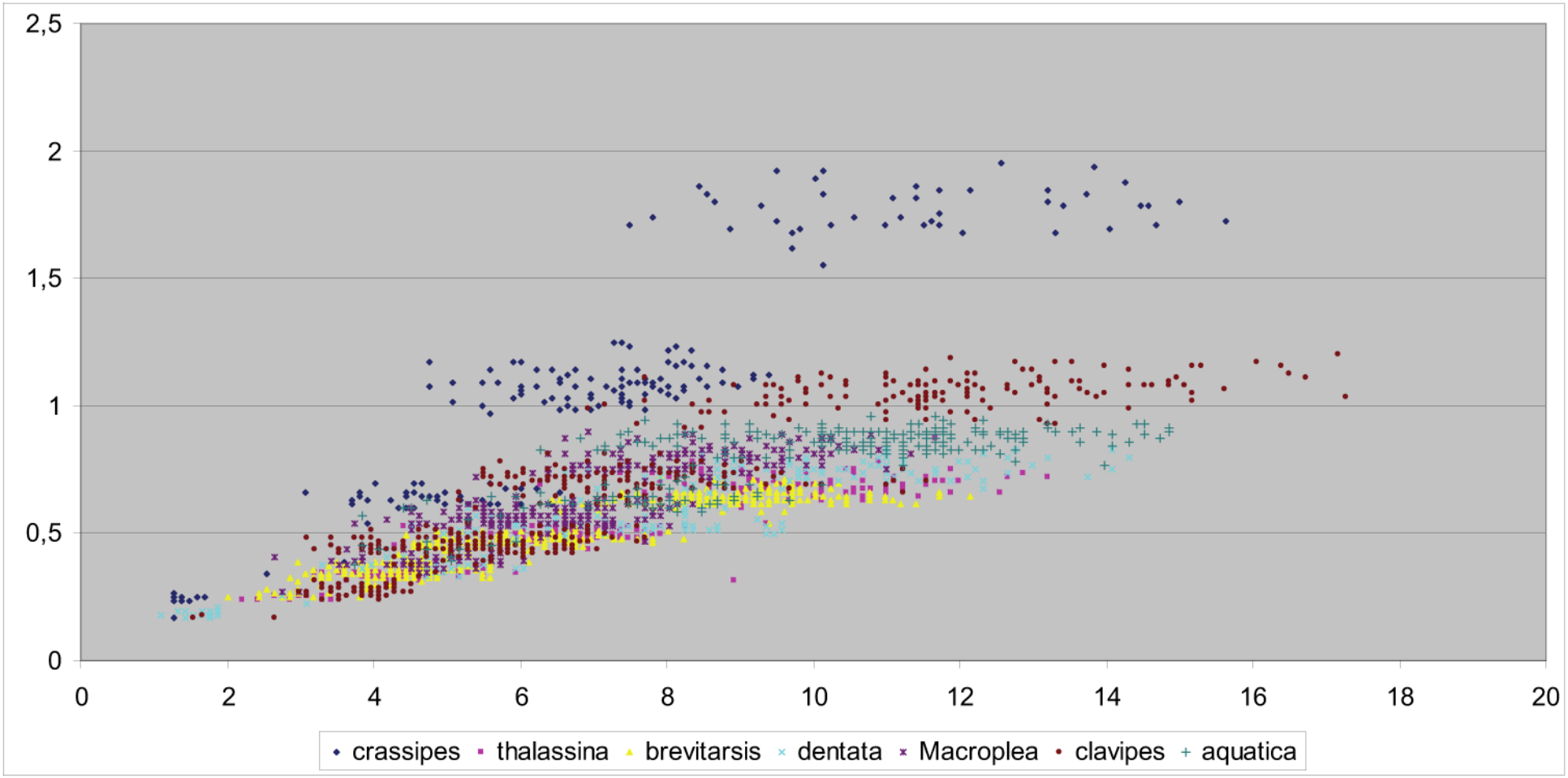


Рис. 51. Местообитание радужниц (Ярославская обл., Плещеево оз.): *Donacia fennica* на *Scolochloa festucacea*. (фото Д.В. Власова)



Рис. 52. Местообитание радужниц (Московская обл., окр. Глубокого оз., Тереховский пруд): *Donacia aquatica* и *D. vulgaris* на *Typha latifolia*, *D. bicolora*, *D. simplex* и *D. marginata* на *Sparganium erectum*, *D. versicolorea* на *Potamogeton natans*, *D. dentata* на *Typha latifolia* (только личинки) и *Sagittaria sagittifolia*. (ориг.)

Рис. 53. Соотношение длины тела (по горизонтали) и длины брюшных крючков (по вертикали) в мм у личинок радужниц. (ориг.)



Условные обозначения: *Macroplea* – *Macroplea appendiculata*, остальные виды – род *Donacia*.

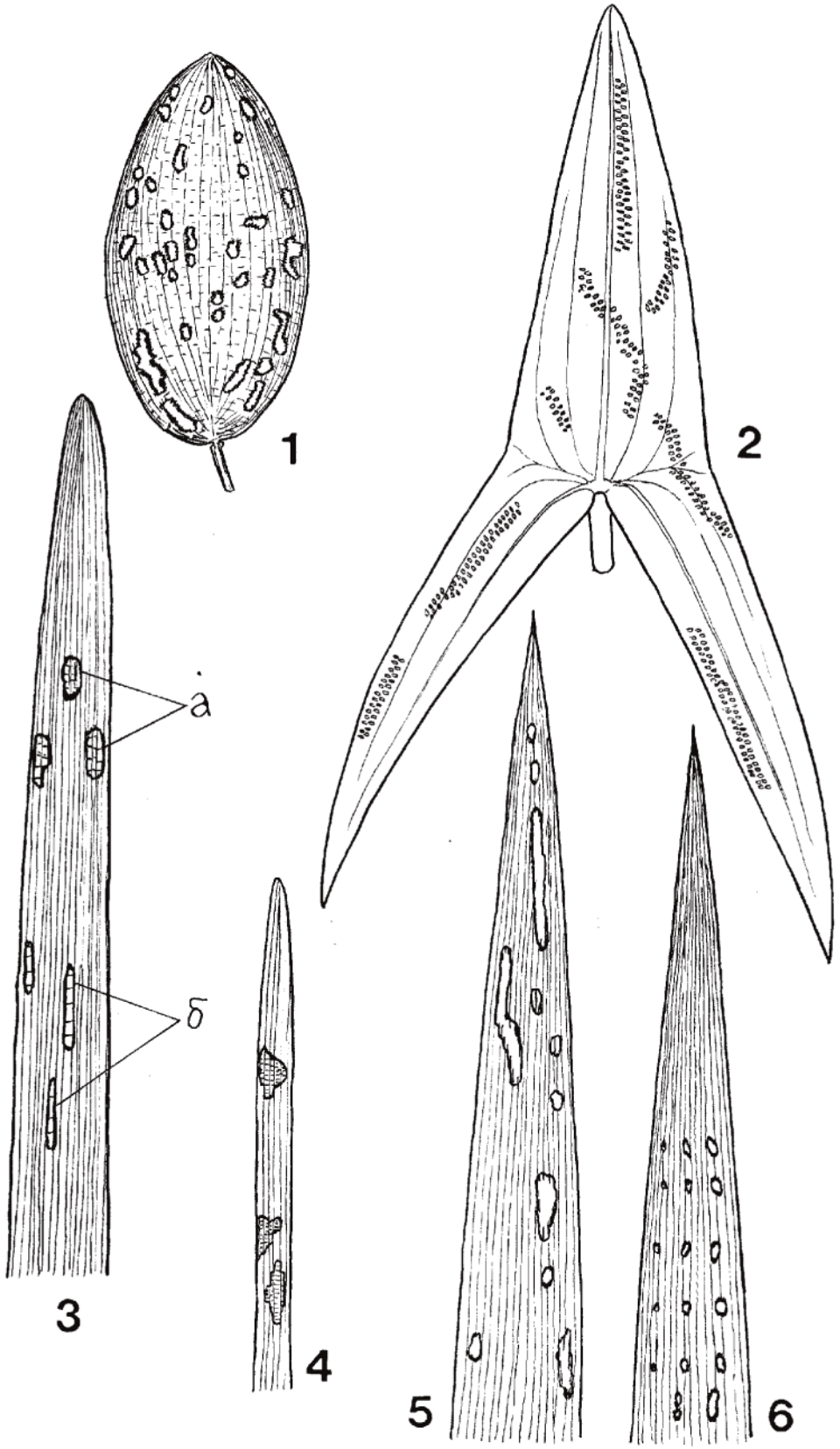


Рис. 54. Следы питания имаго радужниц: 1 – *Donacia versicolorea* на *Potamogeton natans*; 2 – *D. dentata* на *Sagittaria sagittifolia*; 3 – *D. vulgaris* (а) и *D. cinerea* (б) на *Typha latifolia*; 4 – *D. sparganii* на *Sparganium angustifolium*; 5–6 – *D. clavipes* на *Phragmites australis*: 5 – на развернувшемся листе, 6 – на молодом листе, свернутом в трубку. (ориг.)

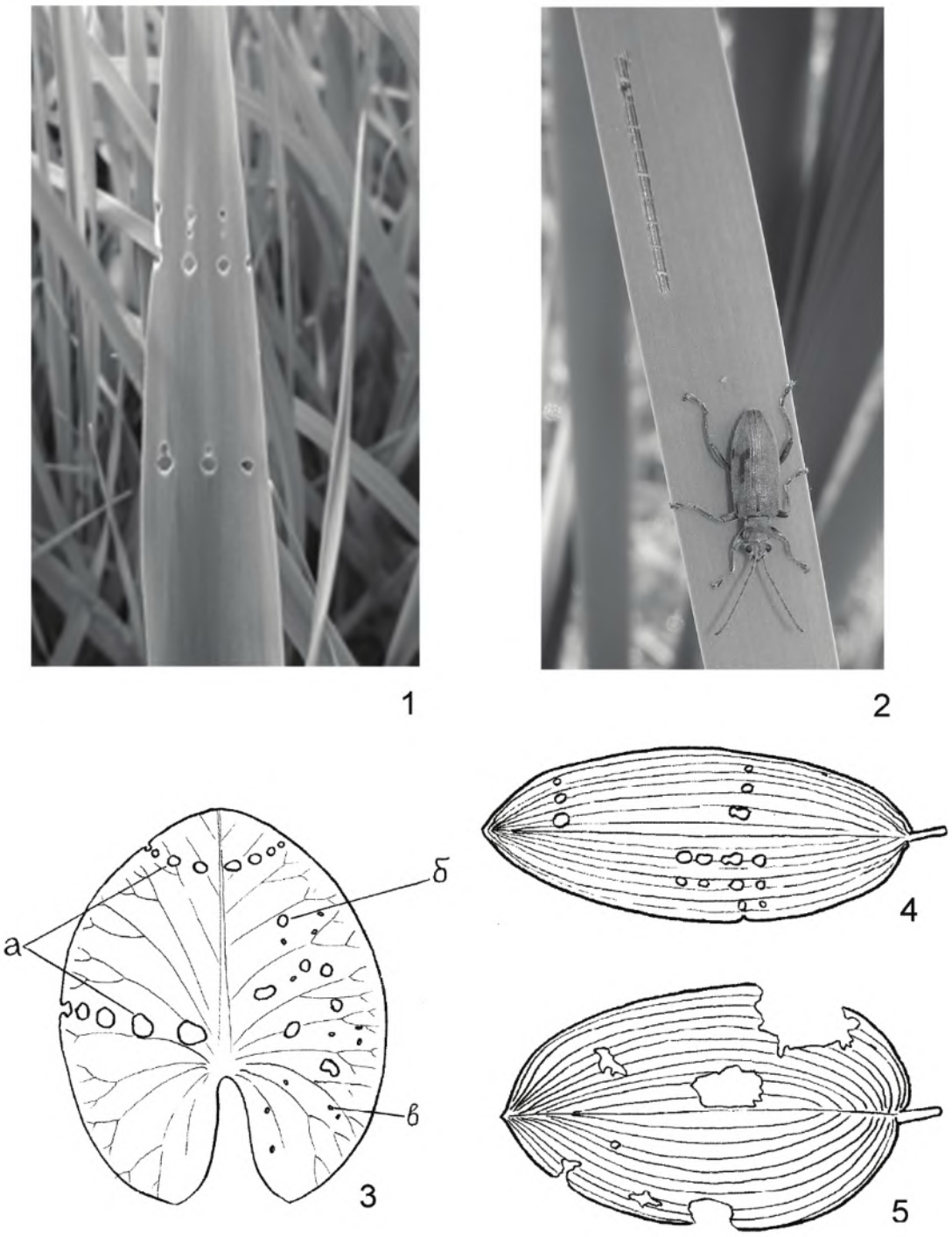


Рис. 55. Следы питания на листьях водных растений: 1 – имаго *Donacia clavipes* на неразвернувшемся листе *Phragmites australis*; 2 – имаго *D. cinerea* на *Typha latifolia*; 3 – лист *Nymphaea candida* со следами питания: а – моллюсков прудовиков на неразвернувшемся листе, б, в – имаго *D. crassipes*; 4–5 – лист *Potamogeton natans* с погрызами: 4 – моллюсков прудовиков (?) на неразвернувшемся листе, 5 – гусеницы *Nymphula* sp. (1 – фото А.А. Прокина, 2 – фото Д.В. Власова, ост. ориг.)

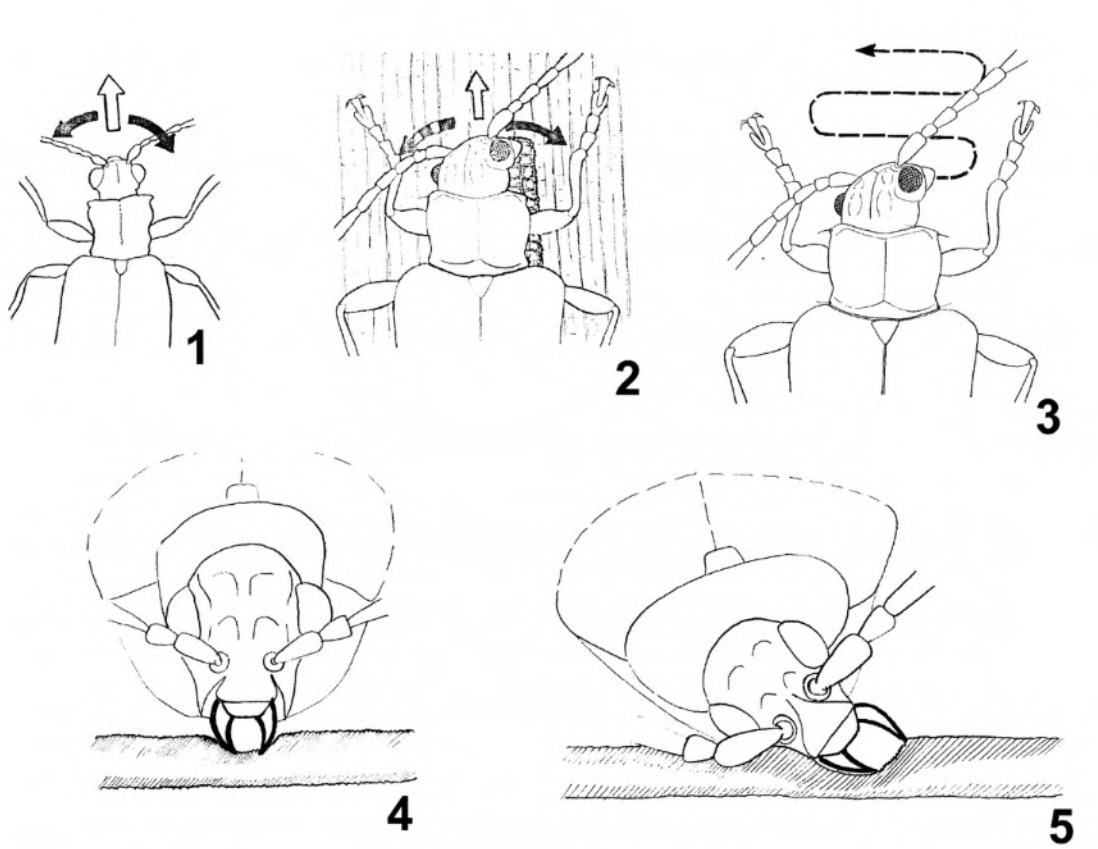


Рис. 56. Движение и положение головы жуков-радужниц во время питания на листьях: 1 – *Donacia dentata* (черные стрелки – движение головы при двух последовательных укусах листа, белая стрелка – движение жука по листу), 2 – *D. bicolora* (черная и полосатая стрелки – движение головы в двух последовательных сериях укусов, белая стрелка – движение жука по листу), 3 – *D. bicolora*, траектория движения головы во время питания, 4 – *D. crassipes*, 5 – *D. bicolora*. (ориг.)

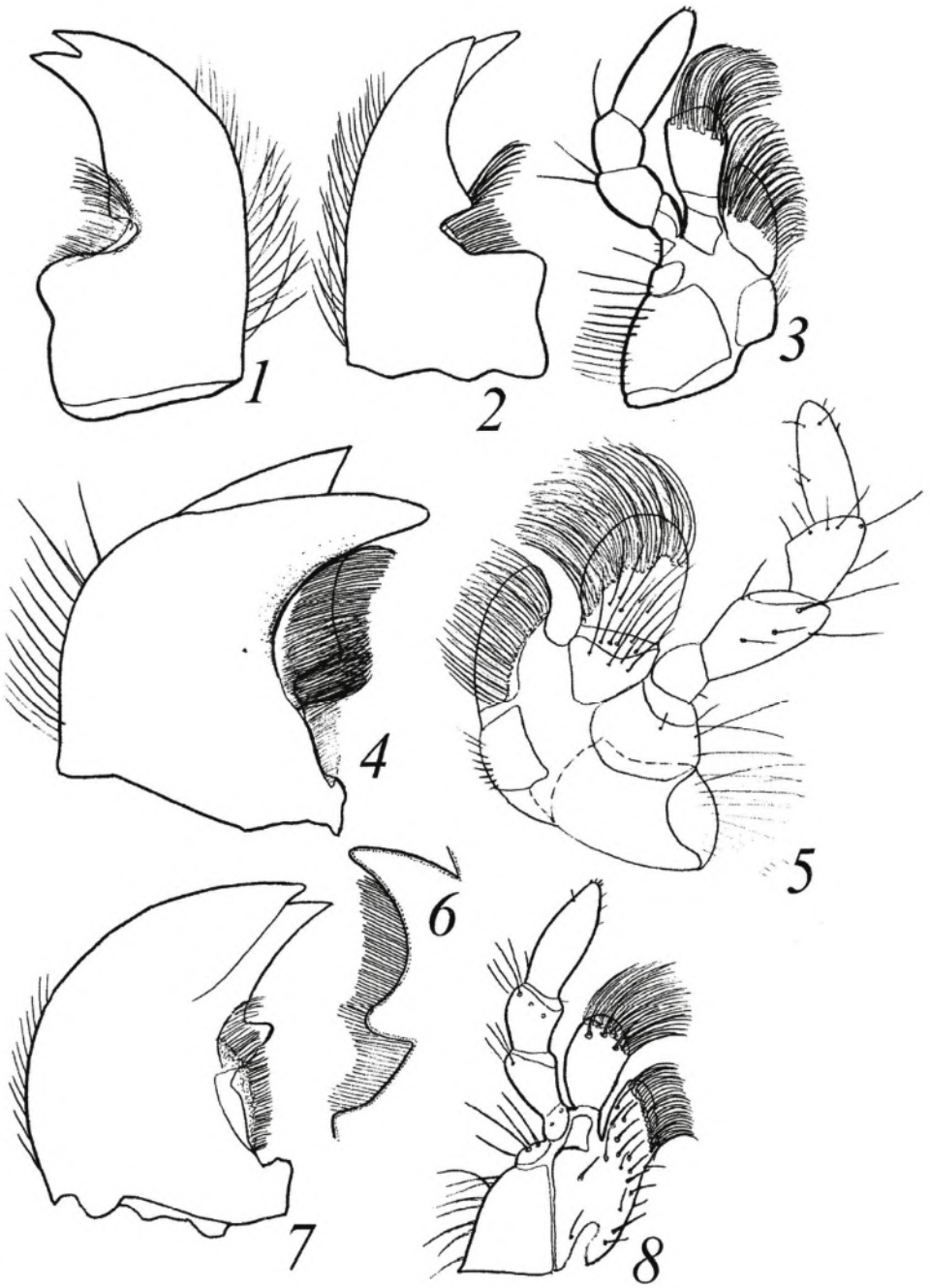
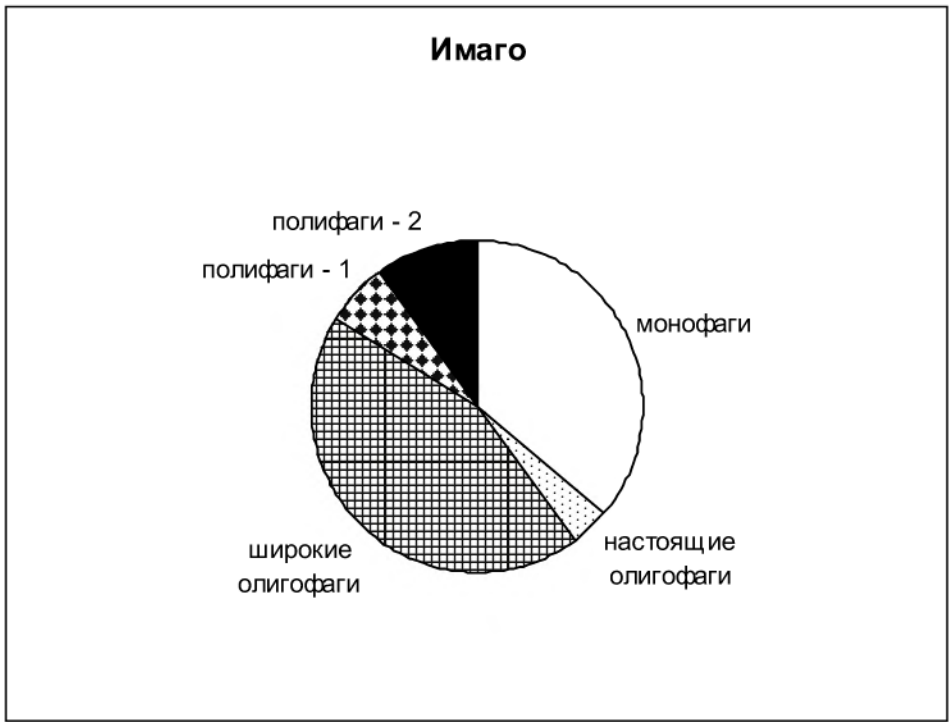


Рис. 57. Челюсти имаго радужниц: 1–3 – *Donacia thalassina*: 1 – мандибула с внутренней стороны, 2 – мандибула с наружной стороны, 3 – максилла; 4–6 – *D. clavipes*: 4 – мандибула с внутренней стороны, 5 – максилла, 6 – режущий край мандибулы с наружной стороны; 7–8 – *Plateumaris discolor*: 7 – мандибула с внутренней стороны, 8 – максилла. (ориг.)



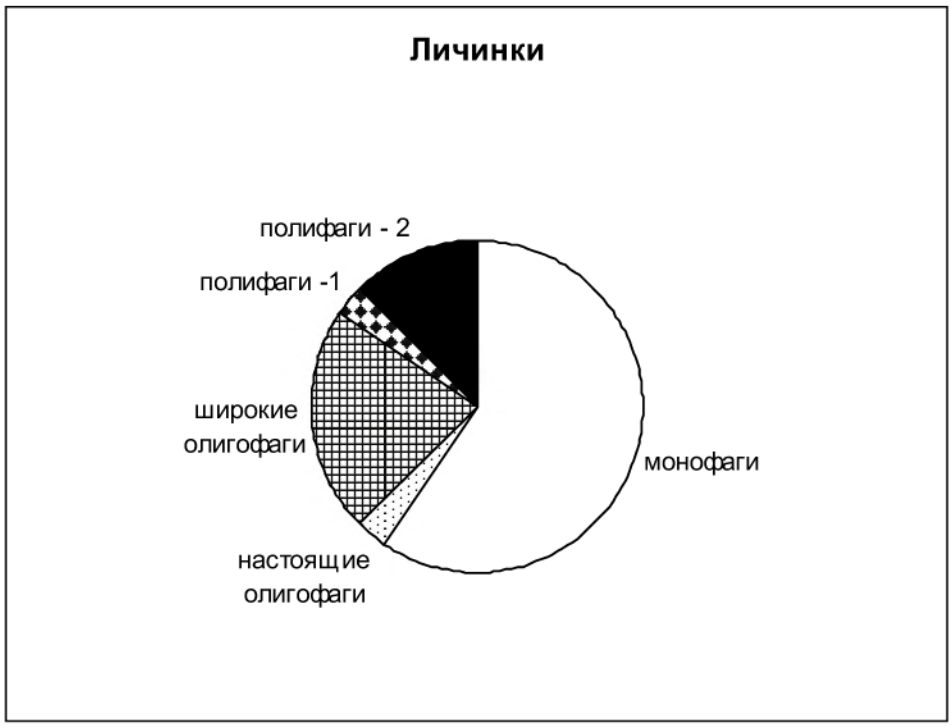


Рис. 58. Сравнение кормовой специализации имаго и личинок палеарктических радужниц (объяснение терминов в тексте: Глава 11, раздел "Анализ кормовой специализации радужниц"). (ориг.)

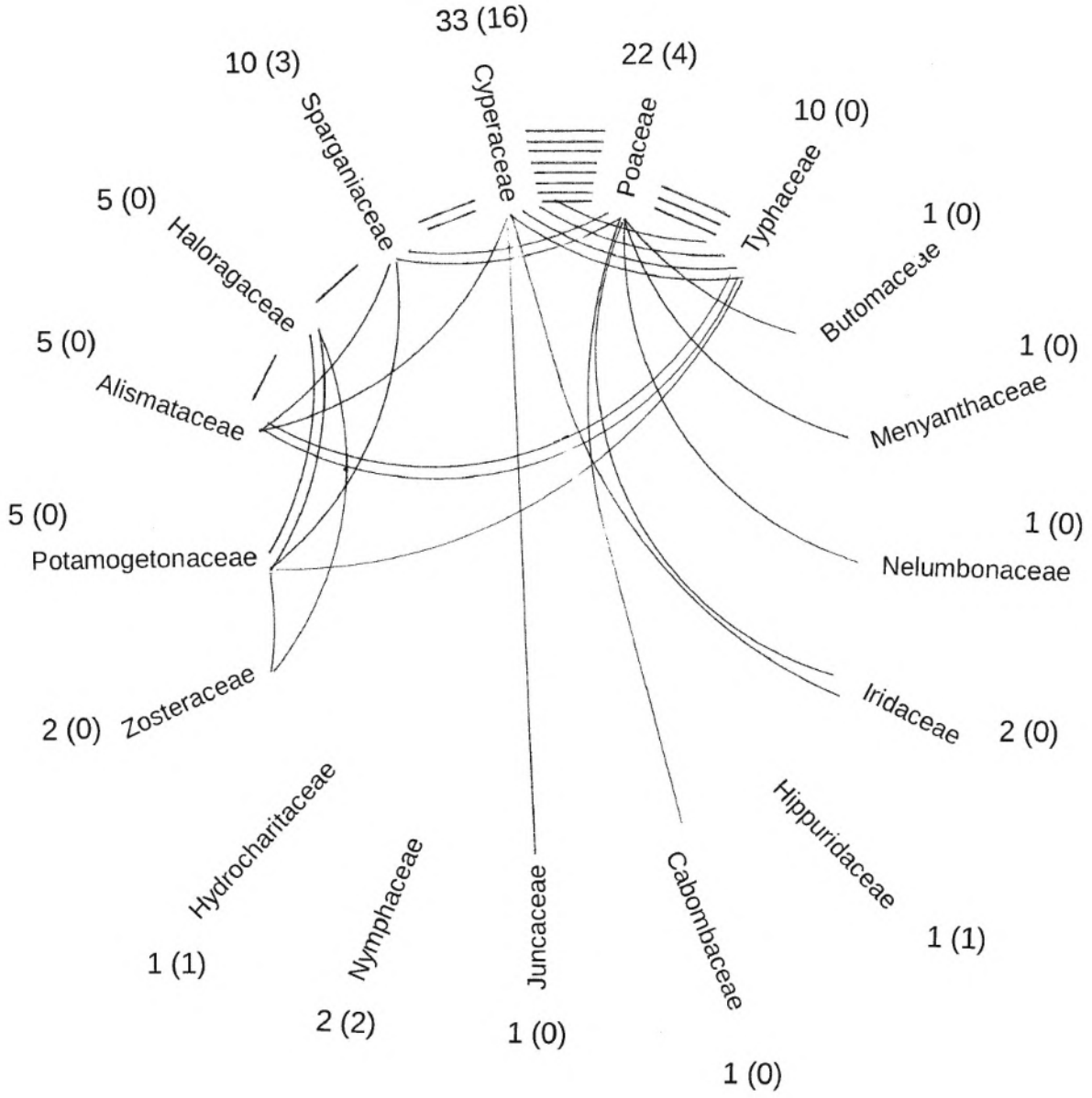


Рис. 59. Кормовые связи личинок палеарктических радужниц – монофагов и олигофагов. Линии соединяют семейства растений, к которым относятся кормовые растения одного вида, число за скобкой – число видов радужниц, развивающихся на растениях соответствующего семейства, в скобках – только монофаги (питаются на растениях одного рода) и настоящие олигофаги (питаются на растениях одного семейства). (ориг.)

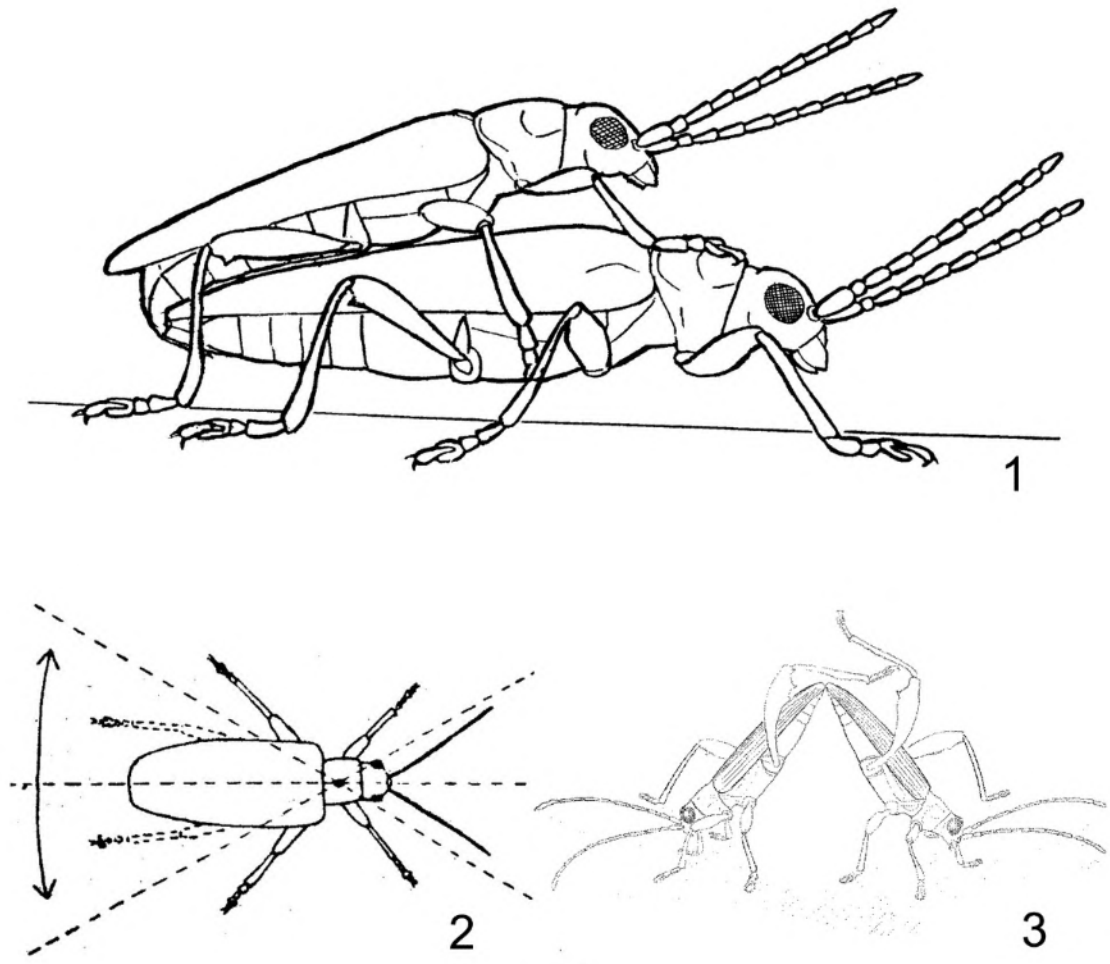


Рис. 60. Репродуктивное поведение у радужниц: 1 – спаривание *Donacia thalassina*, 2 – «маятниковое» движение самки *D. aquatica* после окончания копуляции, 3 – противоборство самцов *D. crassipes*. (1 – ориг., 2 – по: Michelsen, 1966, 3 – по: Konstantinov, 2004)

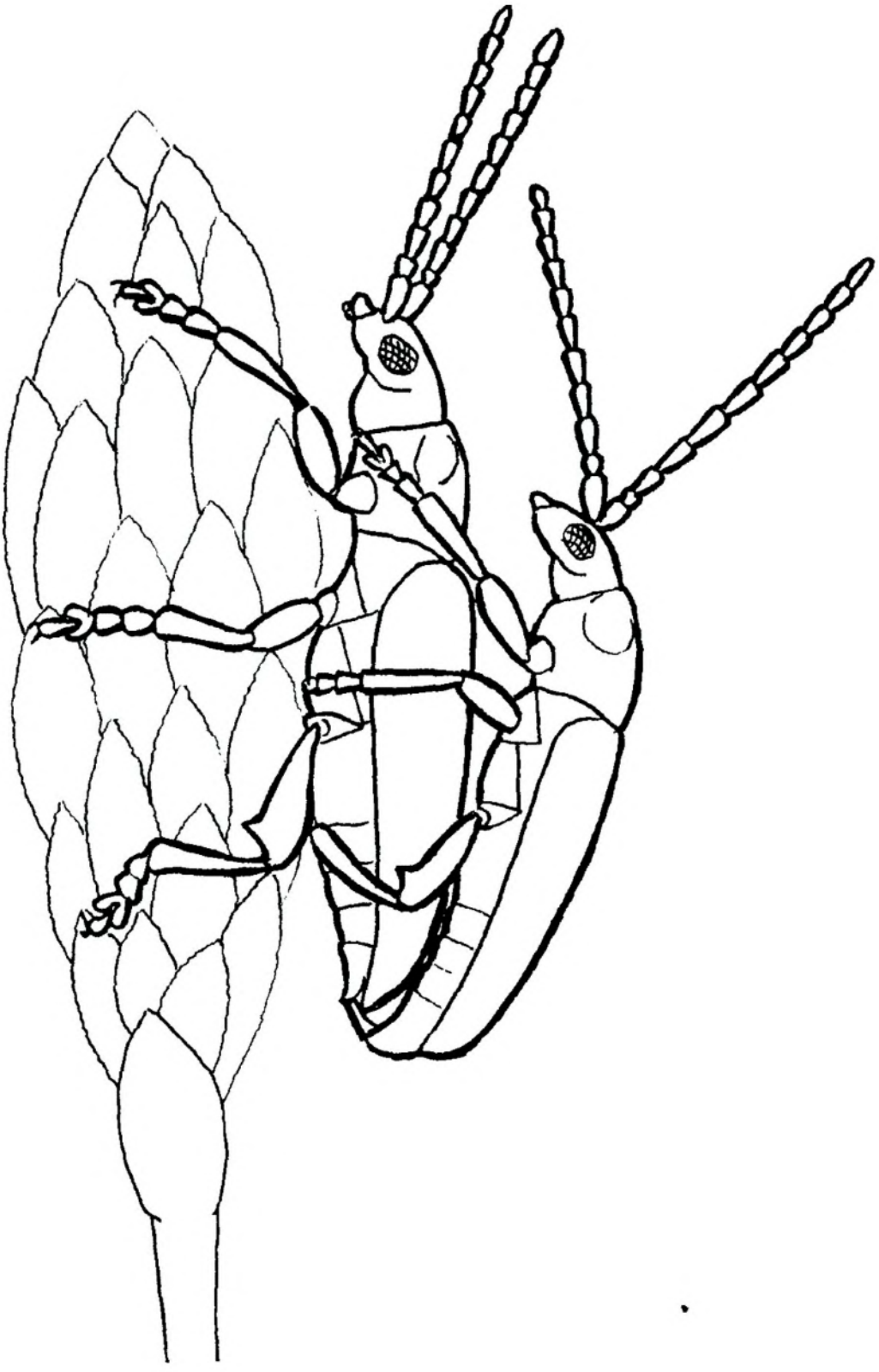


Рис. 61. Спаривание *Plateumaris discolor* на колоске *Eleocharis palustris.* (ориг.)

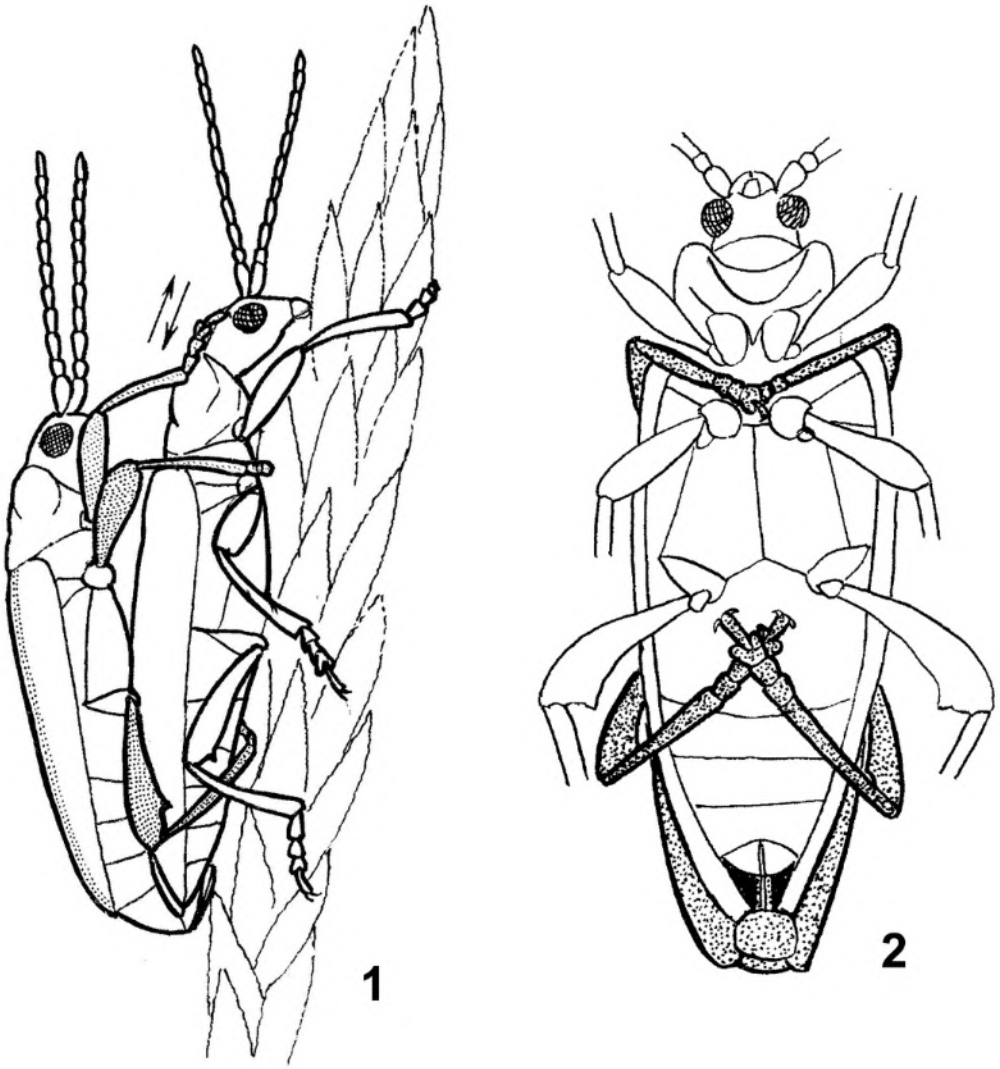


Рис. 62. Спаривание *Donacia brevitarsis*: 1 – копулирующая пара на мужском колоске *Carex vesicaria*, стрелки показывают движение лапок самца; 2 – положение средней и задней пары ног самца во время копуляции. (ориг.)

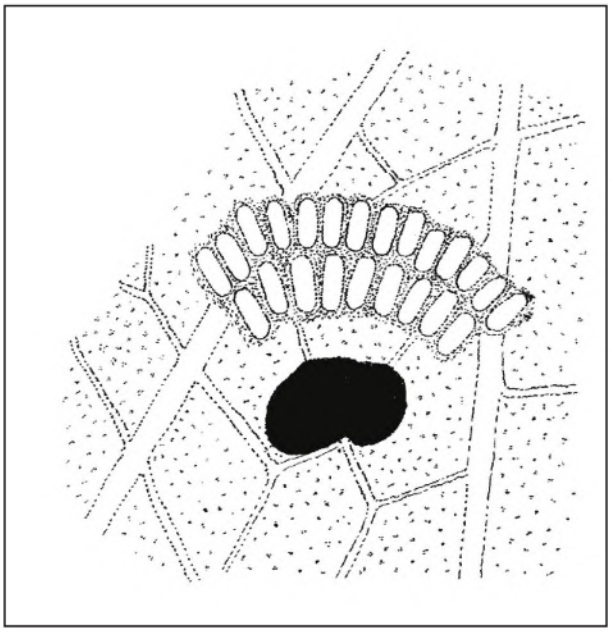


Рис. 63. Яйцекладка *Donacia crassipes* на нижней стороне листа *Nuphar lutea.* (ориг.)

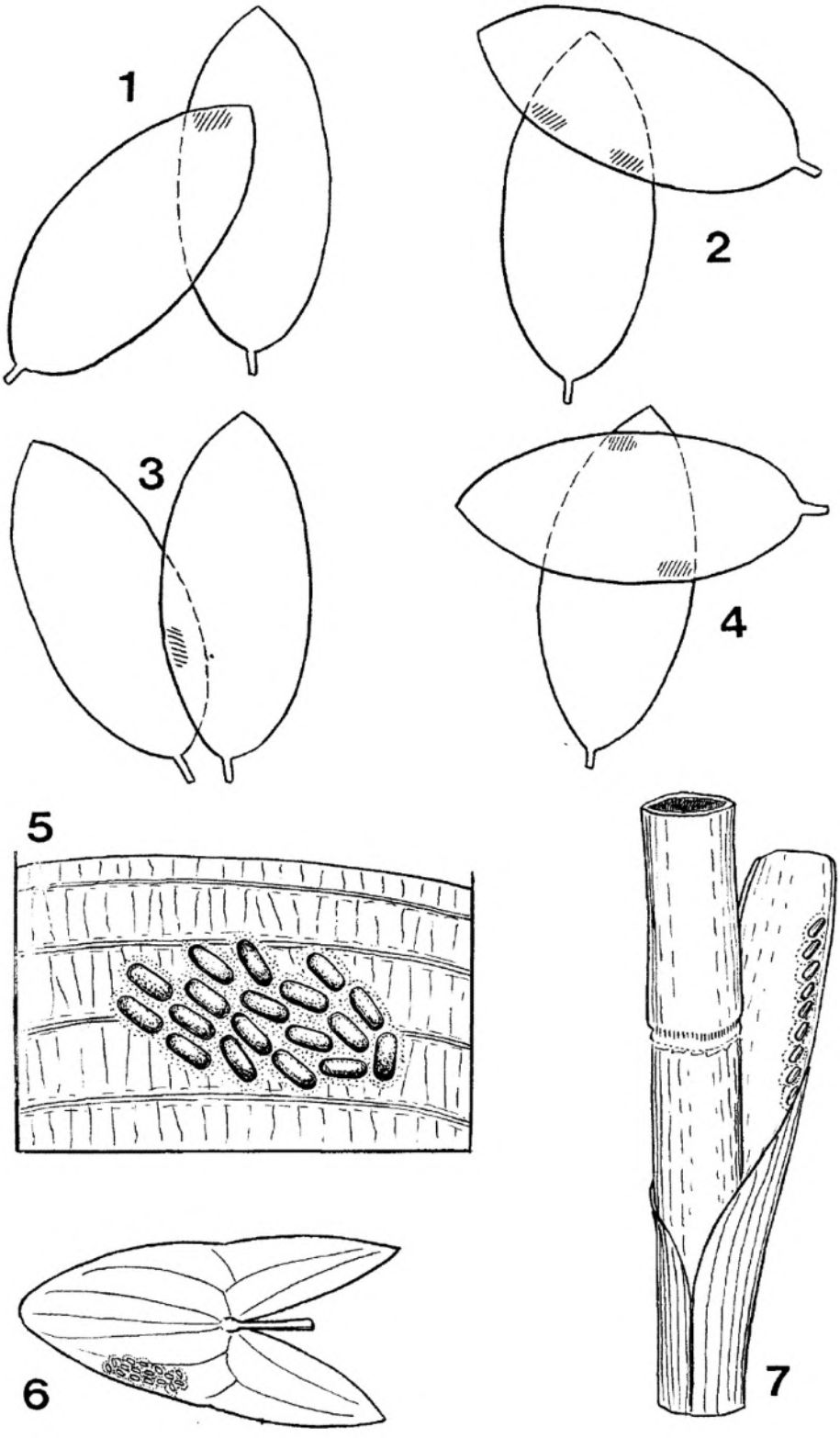


Рис. 64. Кладки яиц радужниц: 1–4 – варианты прикрепления кладок *Donacia versicolorea* между плавающими листьями *Potamogeton natans* (штриховка показывает место расположения кладки); 5 – кладка *D. versicolorea* на нижней стороне листа *Potamogeton natans* (подстилающий лист удален); 6 – кладка *D. dentata* на нижней стороне плавающего листа *Sagittaria sagittifolia*; 7 – кладка *D. clavipes* на внутренней стороне листа *Phragmites australis*. (ориг.)

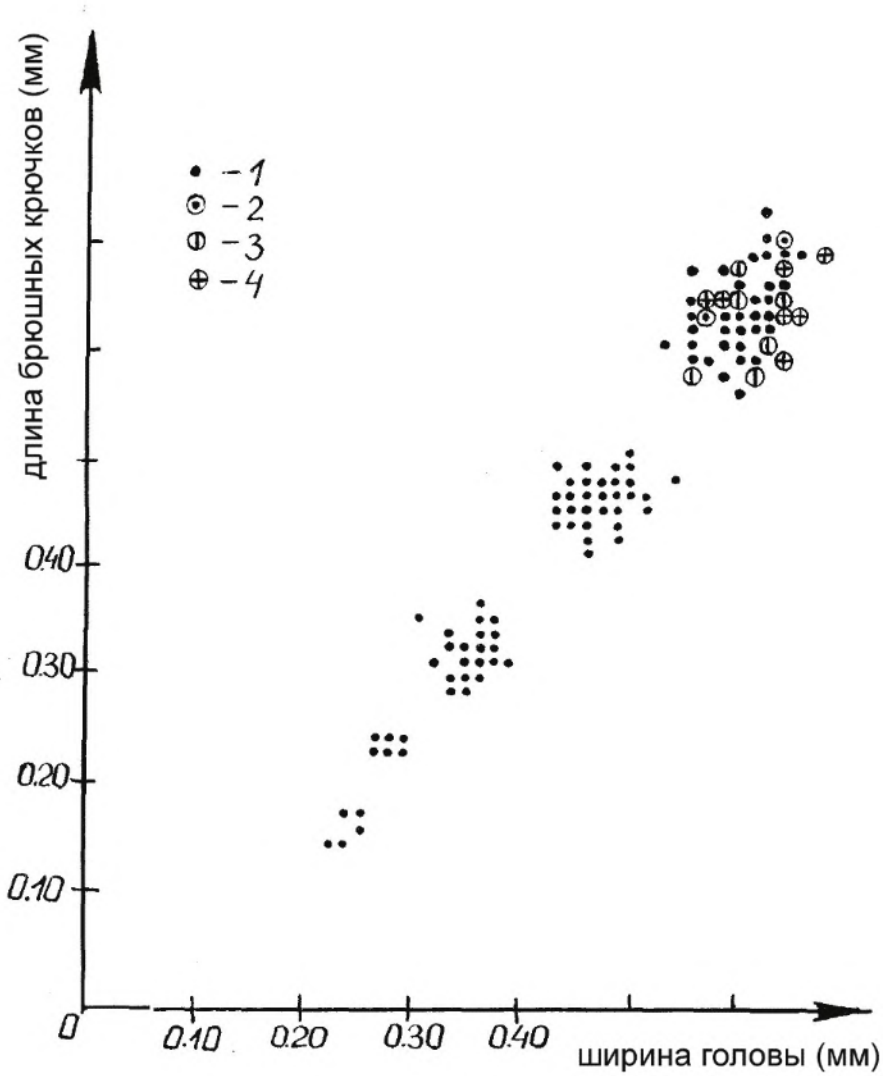


Рис. 65. Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia thalassina*: 1 – личинка, 2 – личинка в коконе, 3 – личиночный экзувий из кокона с самцом, 4 – личиночный экзувий из кокона с самкой. (ориг.)

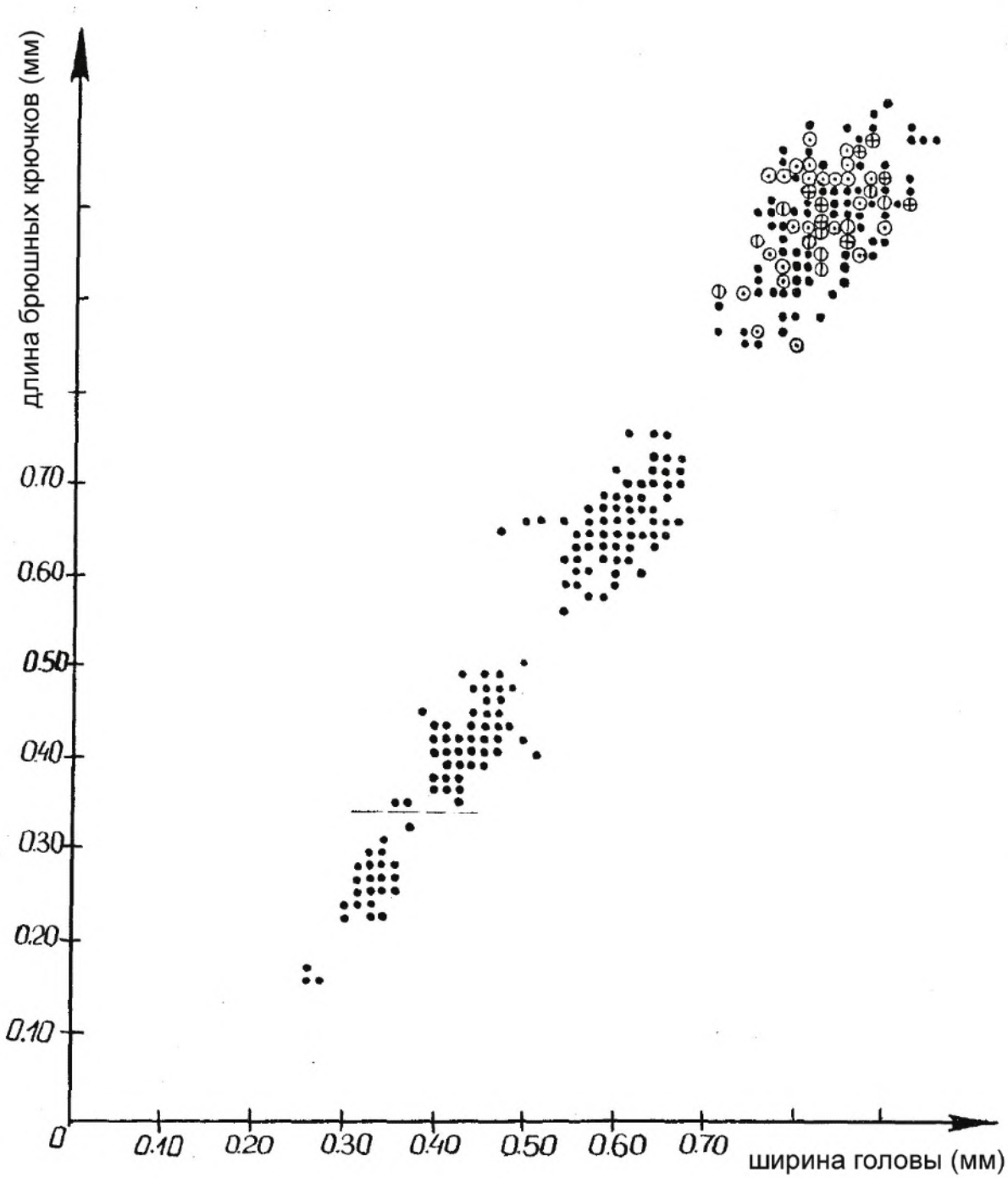
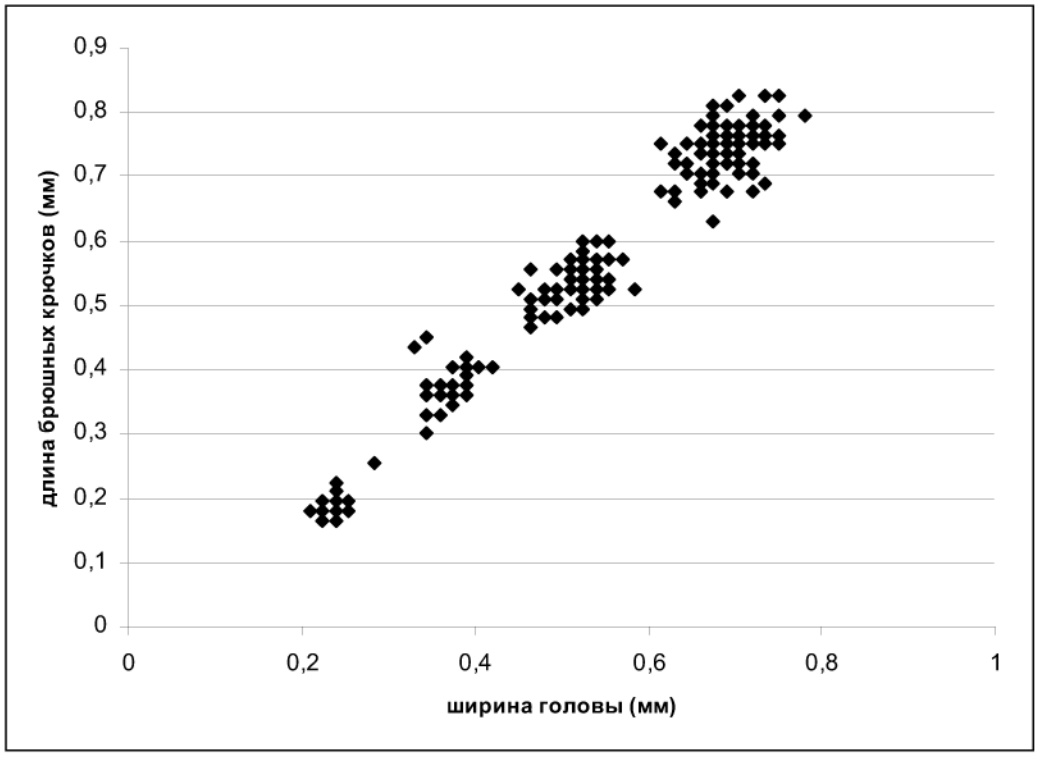


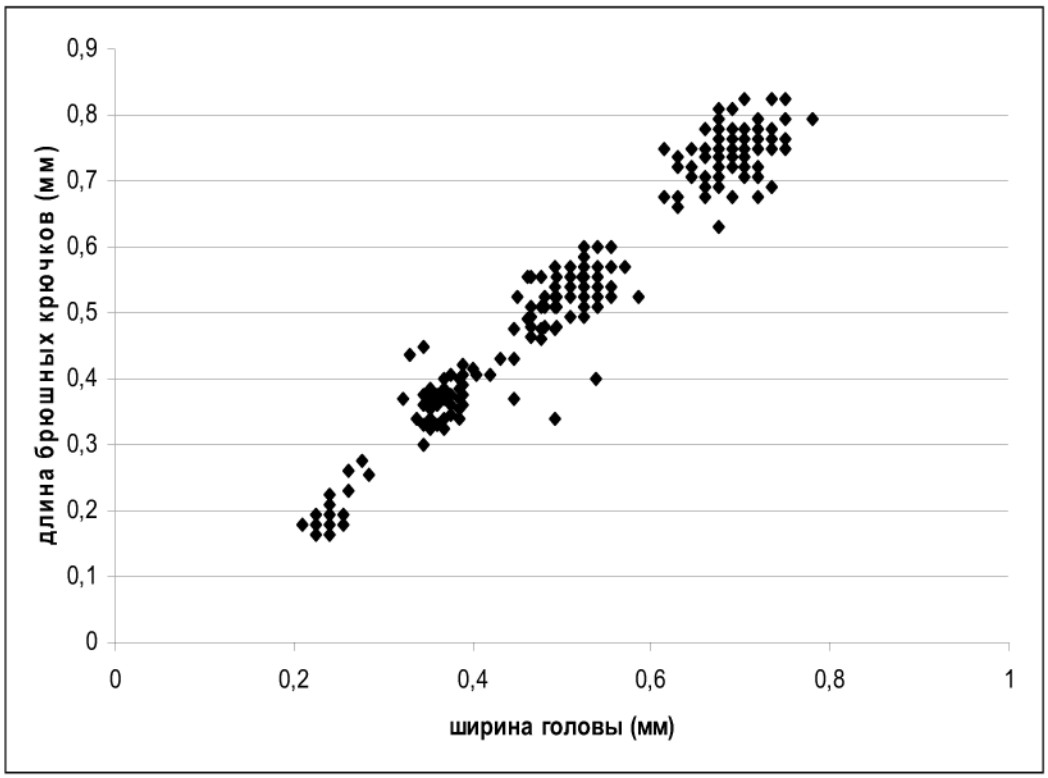
Рис. 66. Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia clavipes*. Обозначения как на рисунке 65. (ориг.)

Рис. 67. Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia dentata* (ориг.):

а) по сборам 1993 г. из Глубокого озера (Московская обл.)



б) с учетом дополнительных сборов из разных мест Московской области



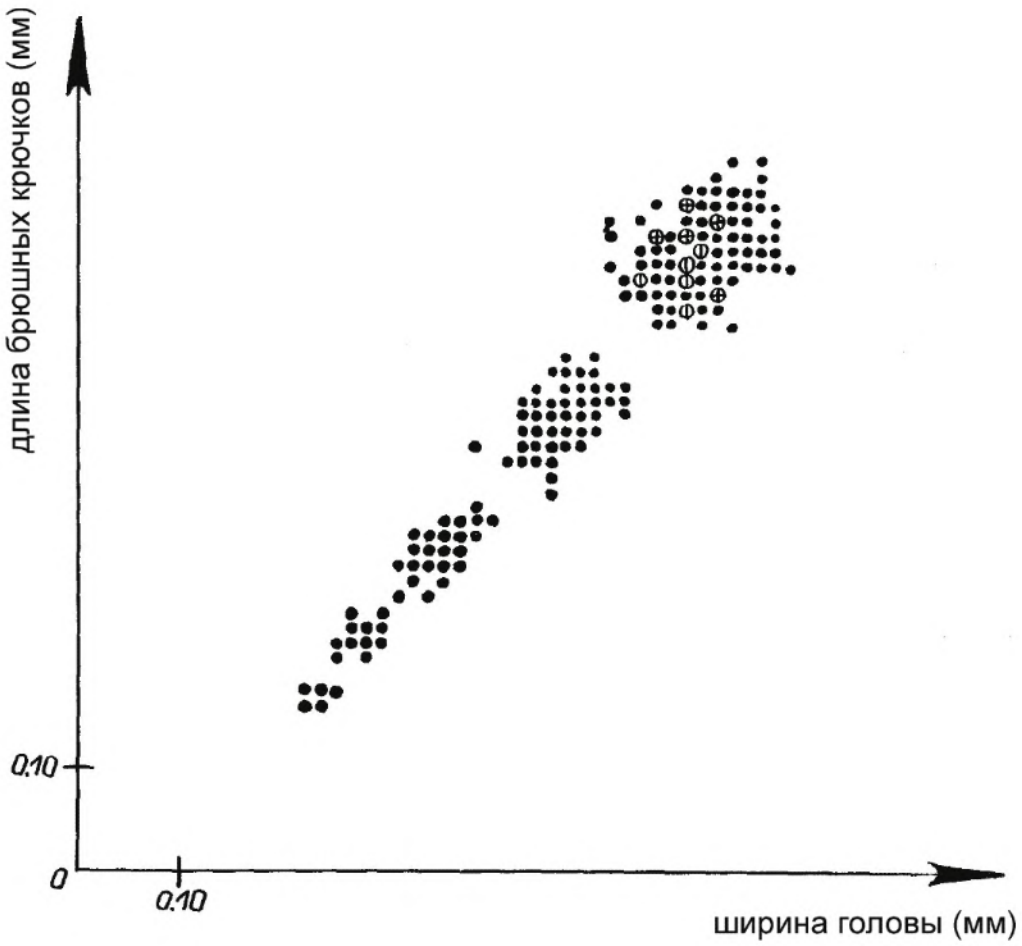


Рис. 68. Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia semicuprea*. Обозначения как на рисунке 65. (ориг.)

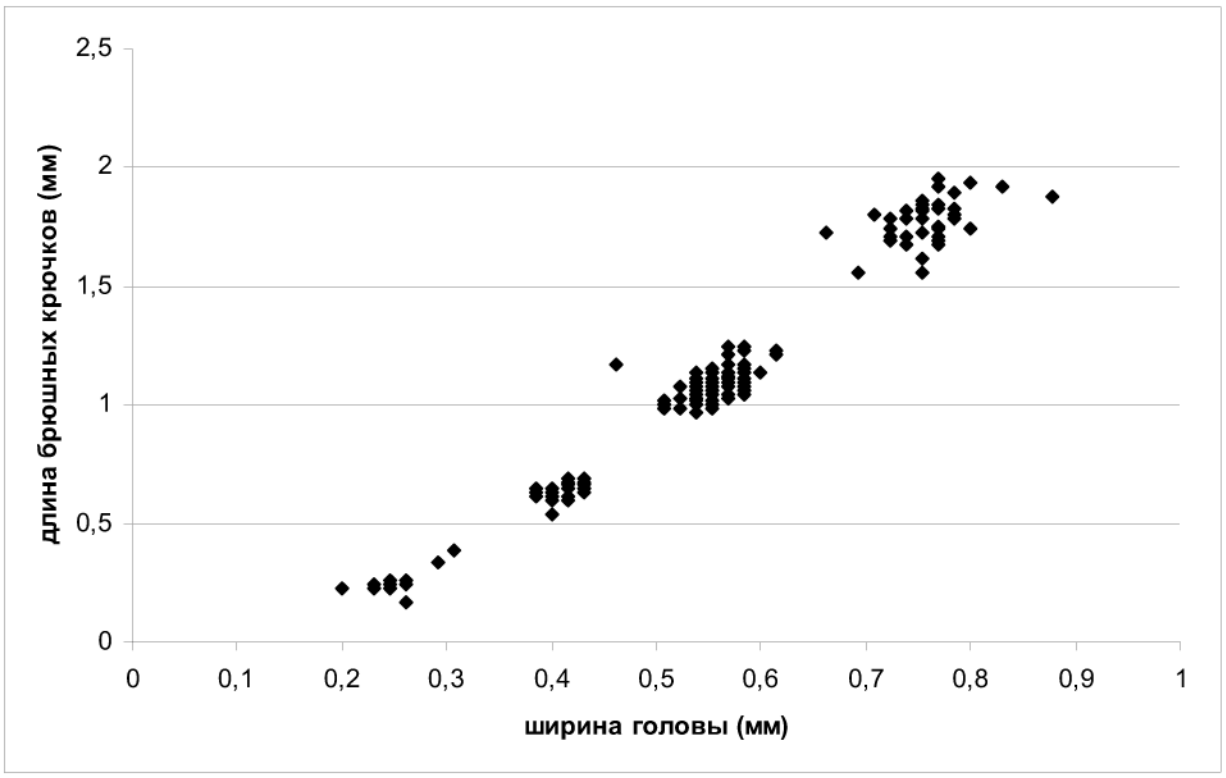


Рис. 69. Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia crassipes*. (ориг.)

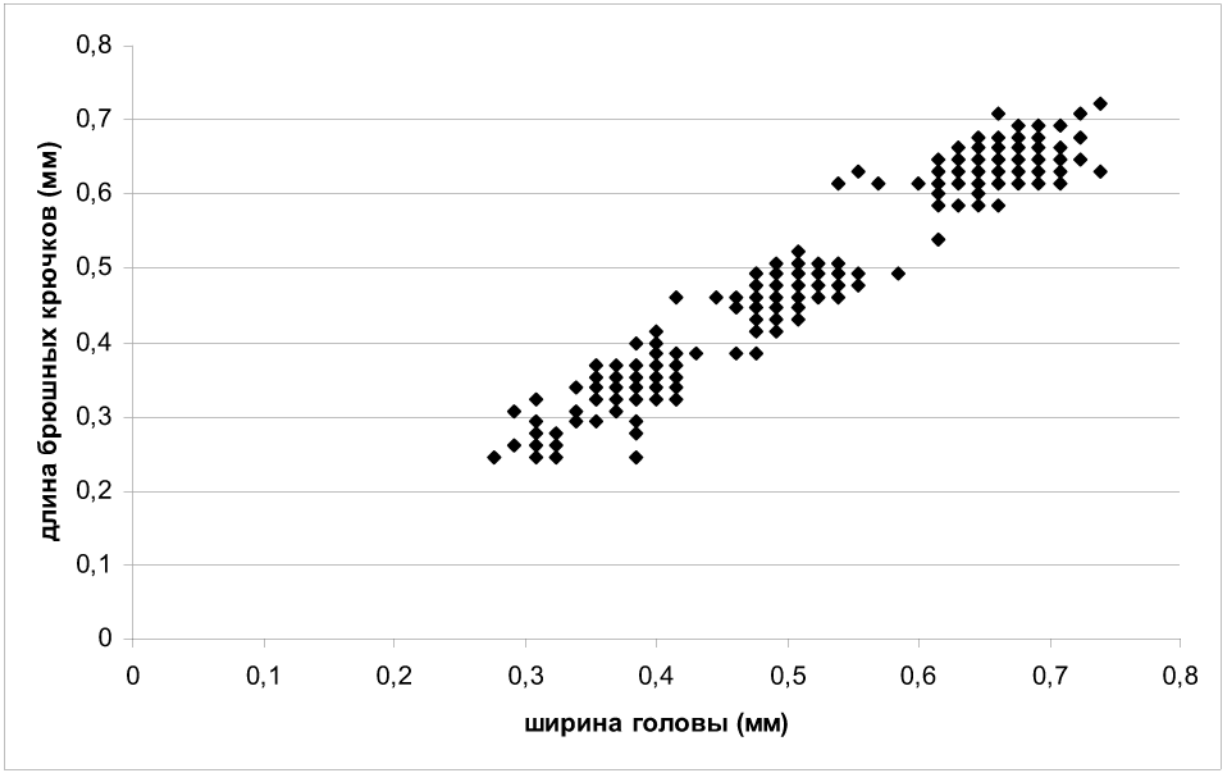


Рис. 70. Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia brevitarsis* (ориг.)

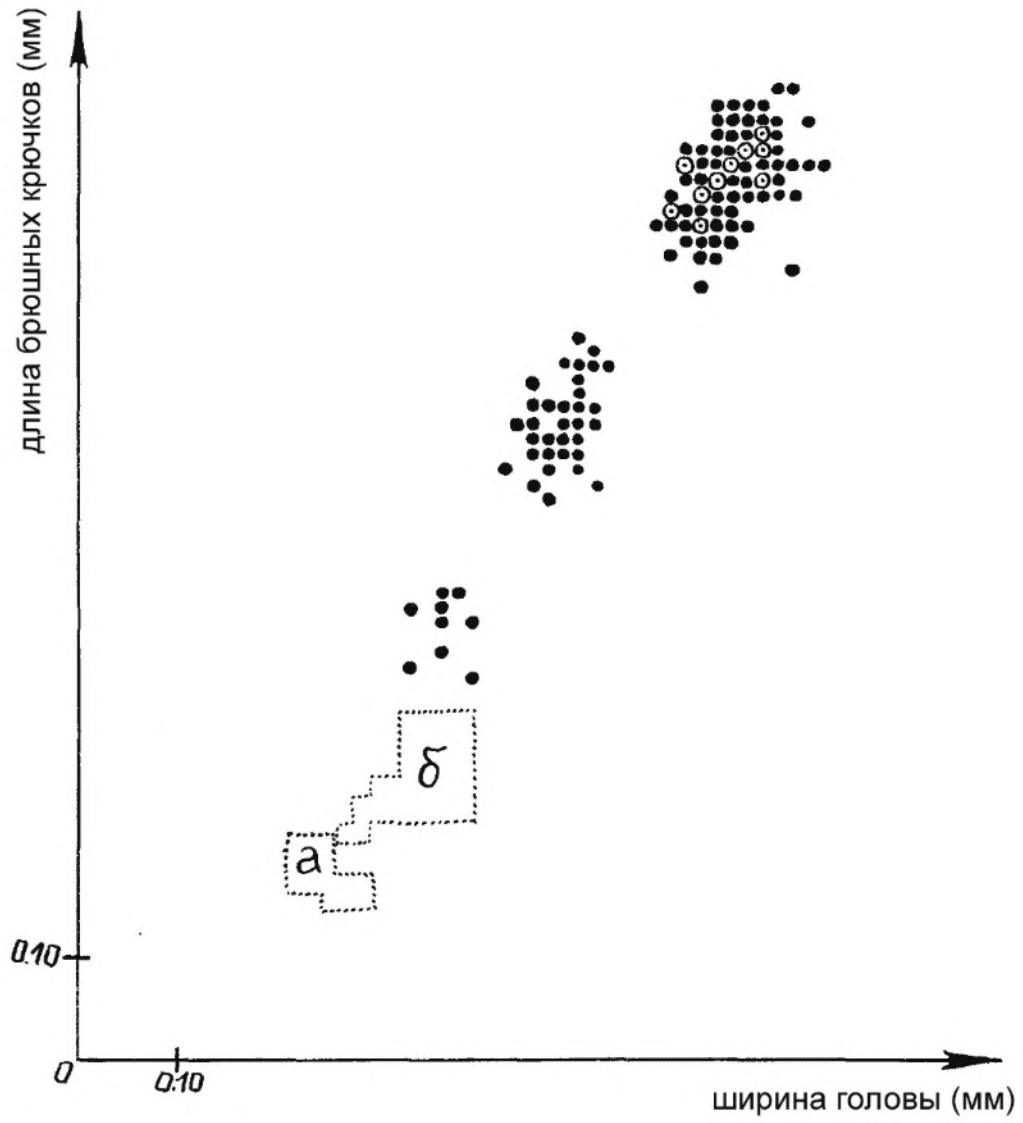


Рис. 71. Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia aquatica*; а – предполагаемое место личинок 1-го возраста, б – 2-го возраста (суммарное место, занимаемое личинками 1-го и 2-го возрастов *D. thalassina, D. clavipes, D. dentata, D. semicuprea*). Обозначения как на рисунке 65. (ориг.)

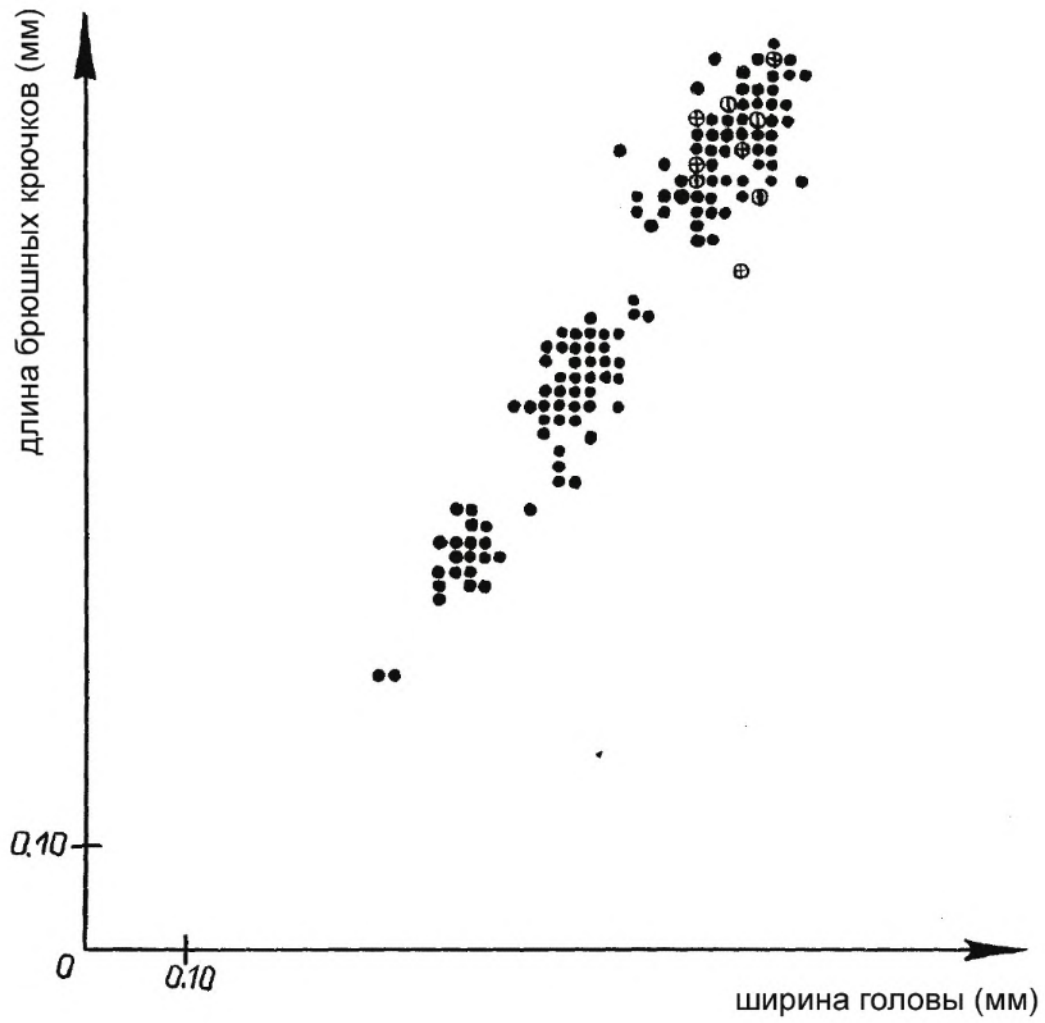


Рис. 72. Соотношение ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Macroplea appendiculata*. Обозначения как на рисунке 65. (ориг.)

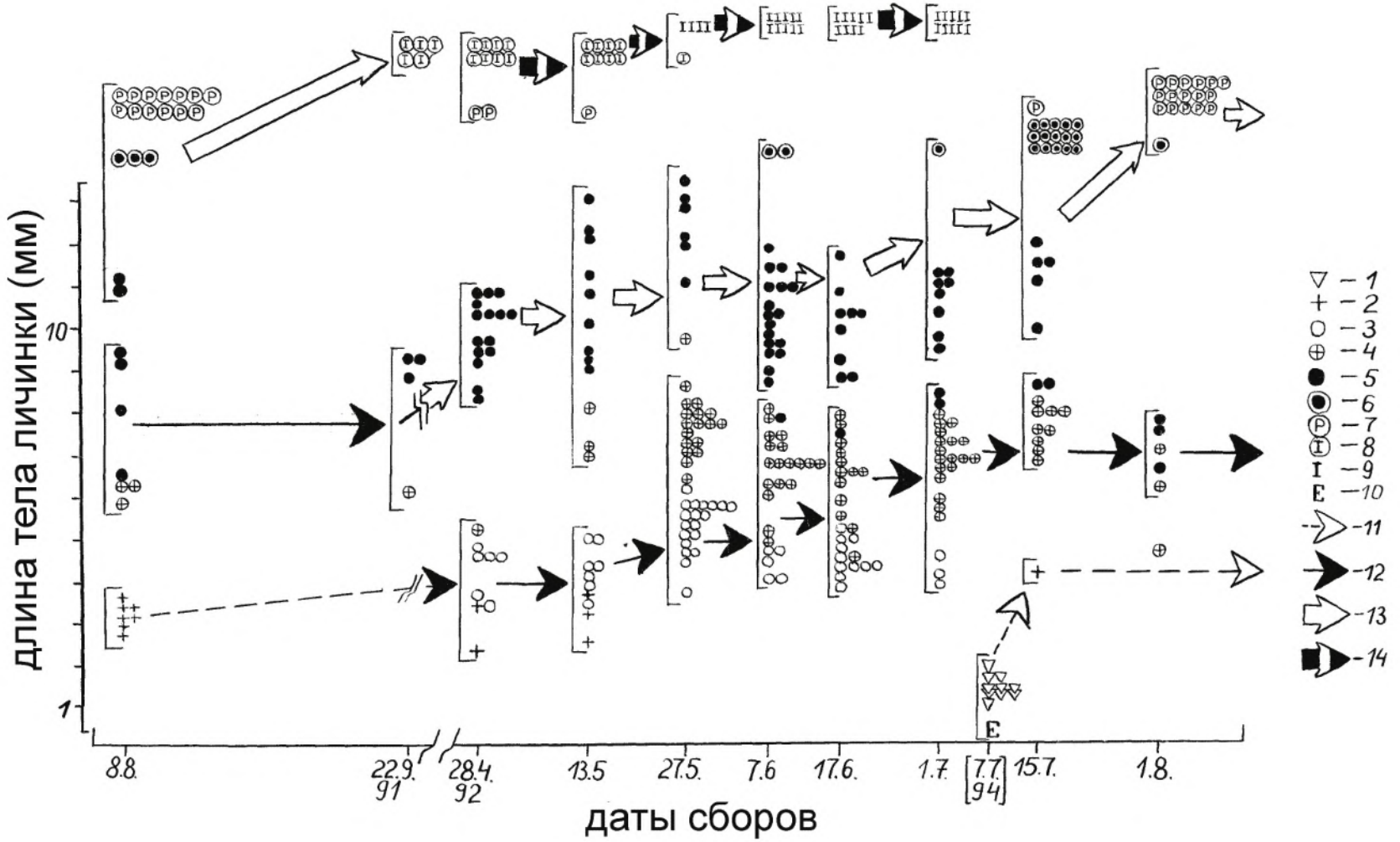


Рис. 73. *Donacia thalassina,* структура популяции в течение теплого времени года. Условные обозначения: 1–5 – личинки 1–5-го возрастов, соответственно, 6–8 – личинка, куколка, имаго в коконе, соответственно, 9 – жук, вышедший из кокона, 10 – яйца, 11–14 – развитие поколения в течение 1–4-го года, соответственно. (ориг.)

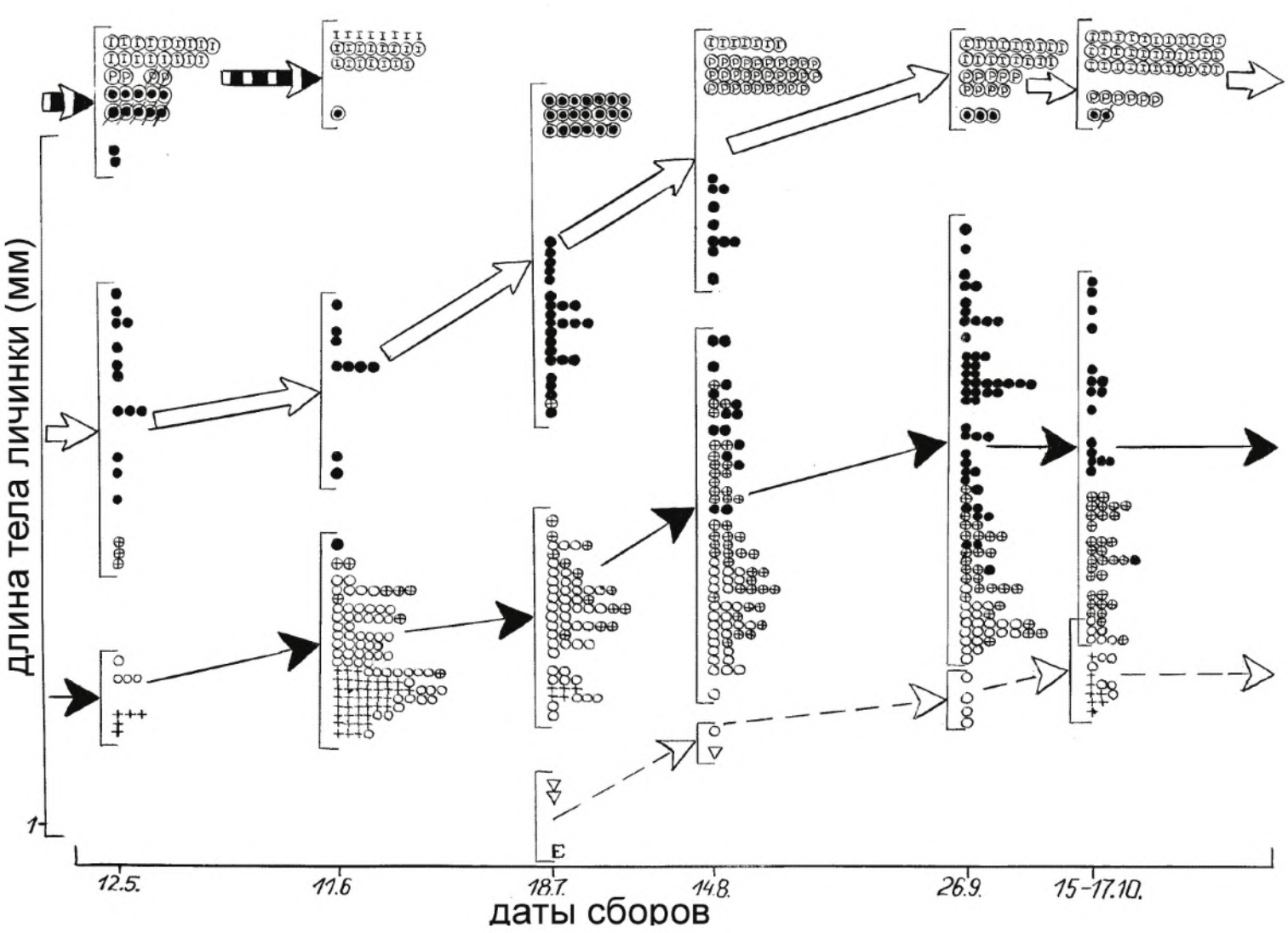


Рис. 74. *Donacia clavipes*, структура популяции в течение теплого времени года. Обозначения как на рисунке 73. (ориг.)

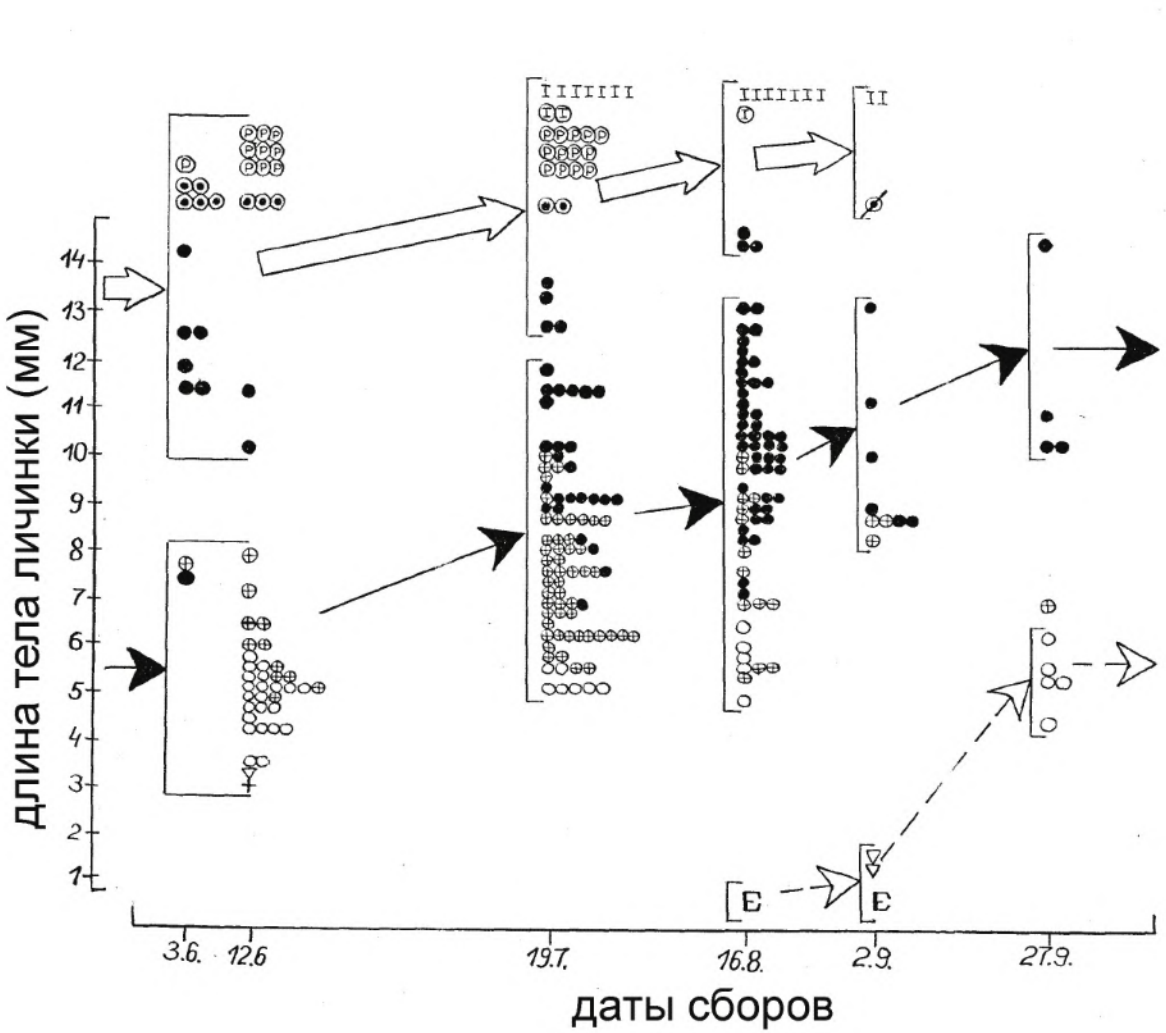


Рис. 75. *Donacia dentata*, структура популяции в течение теплого времени года. Обозначения как на рисунке 73. (ориг.)

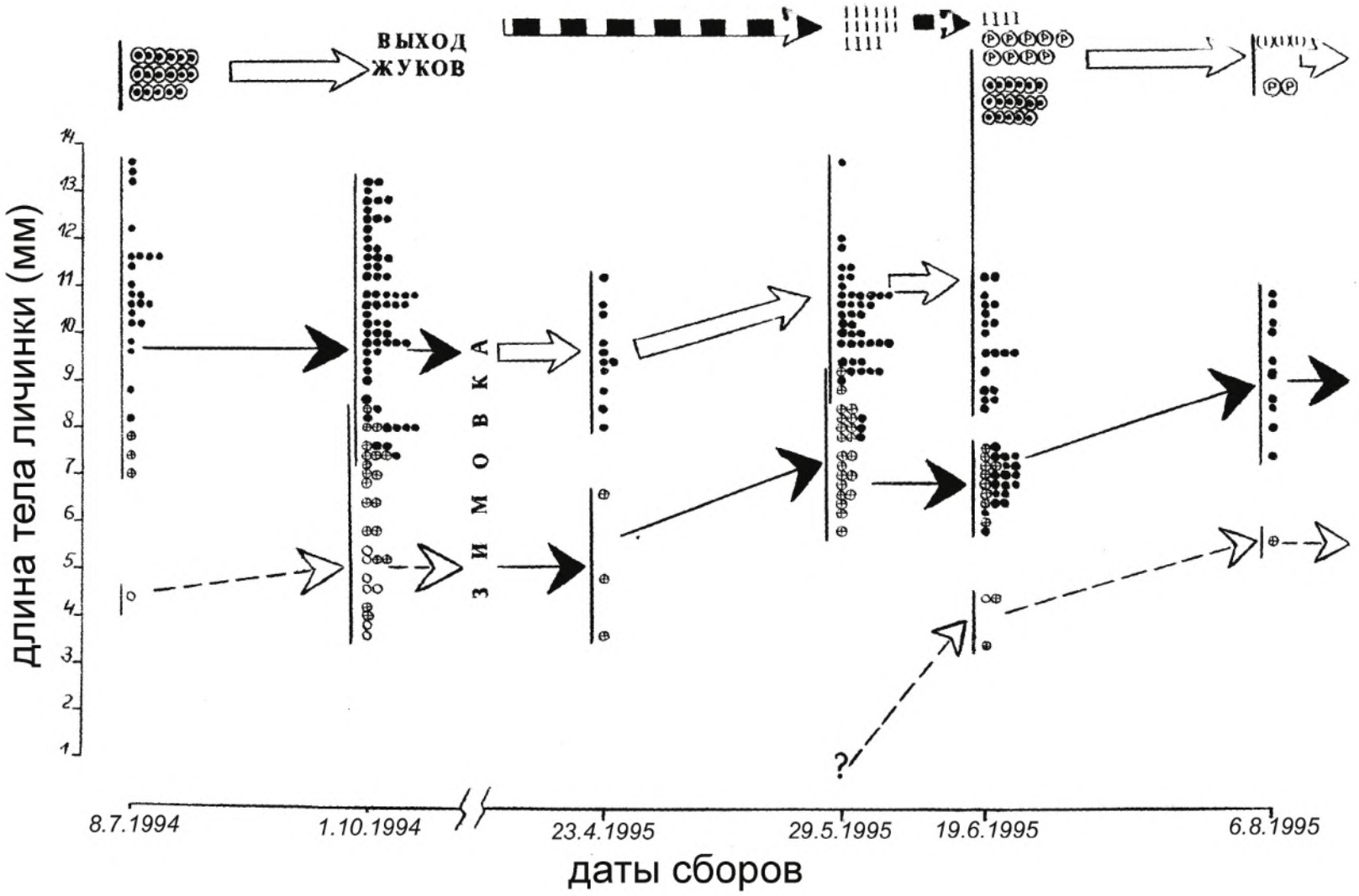


Рис. 76. *Donacia aquatica*, структура популяции в течение теплого времени года. Обозначения как на рисунке 73. (ориг.)

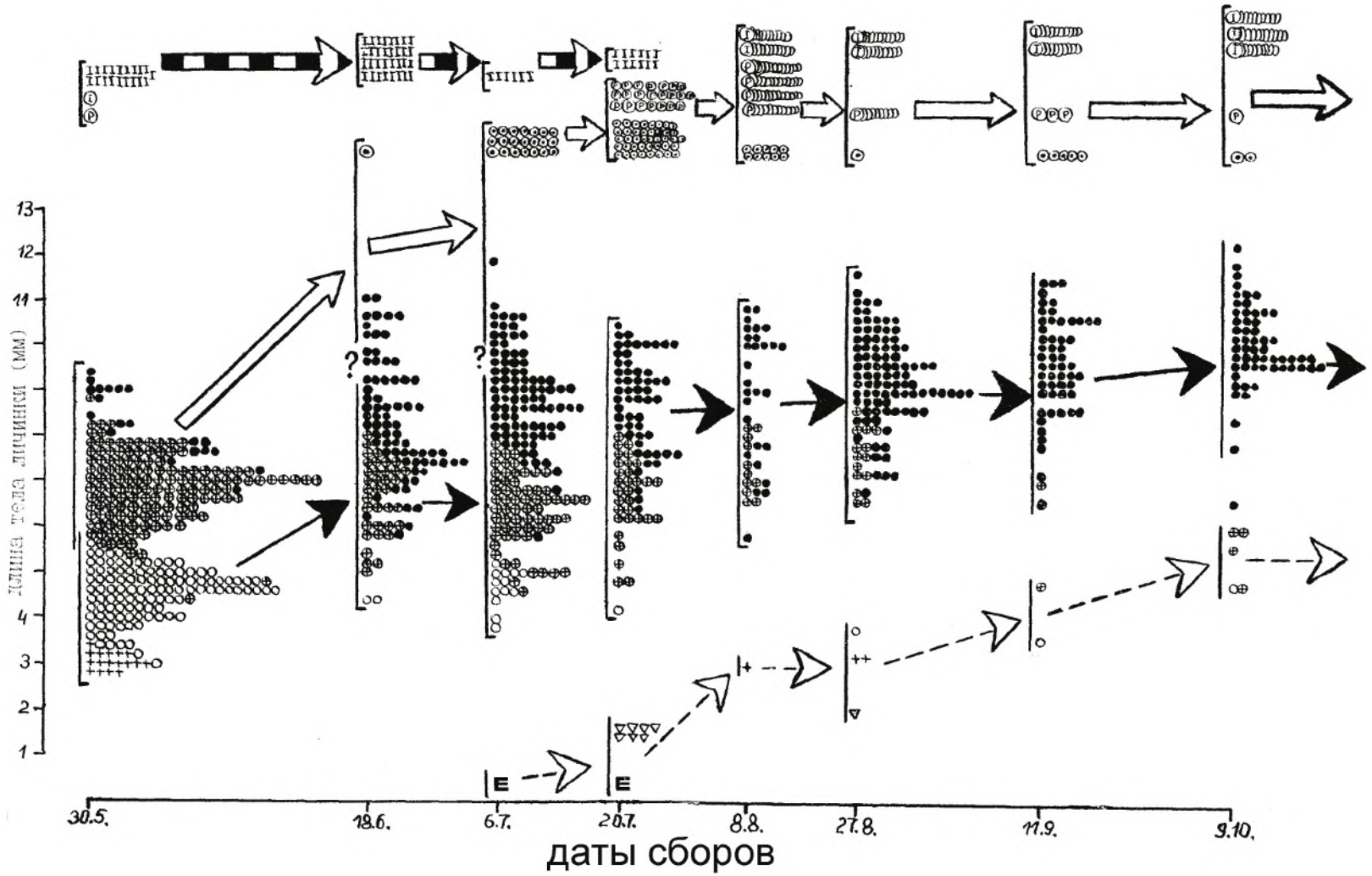


Рис. 77. *Donacia semicuprea*, структура популяции в течение теплого времени года. Обозначения как на рисунке 73. (ориг.)

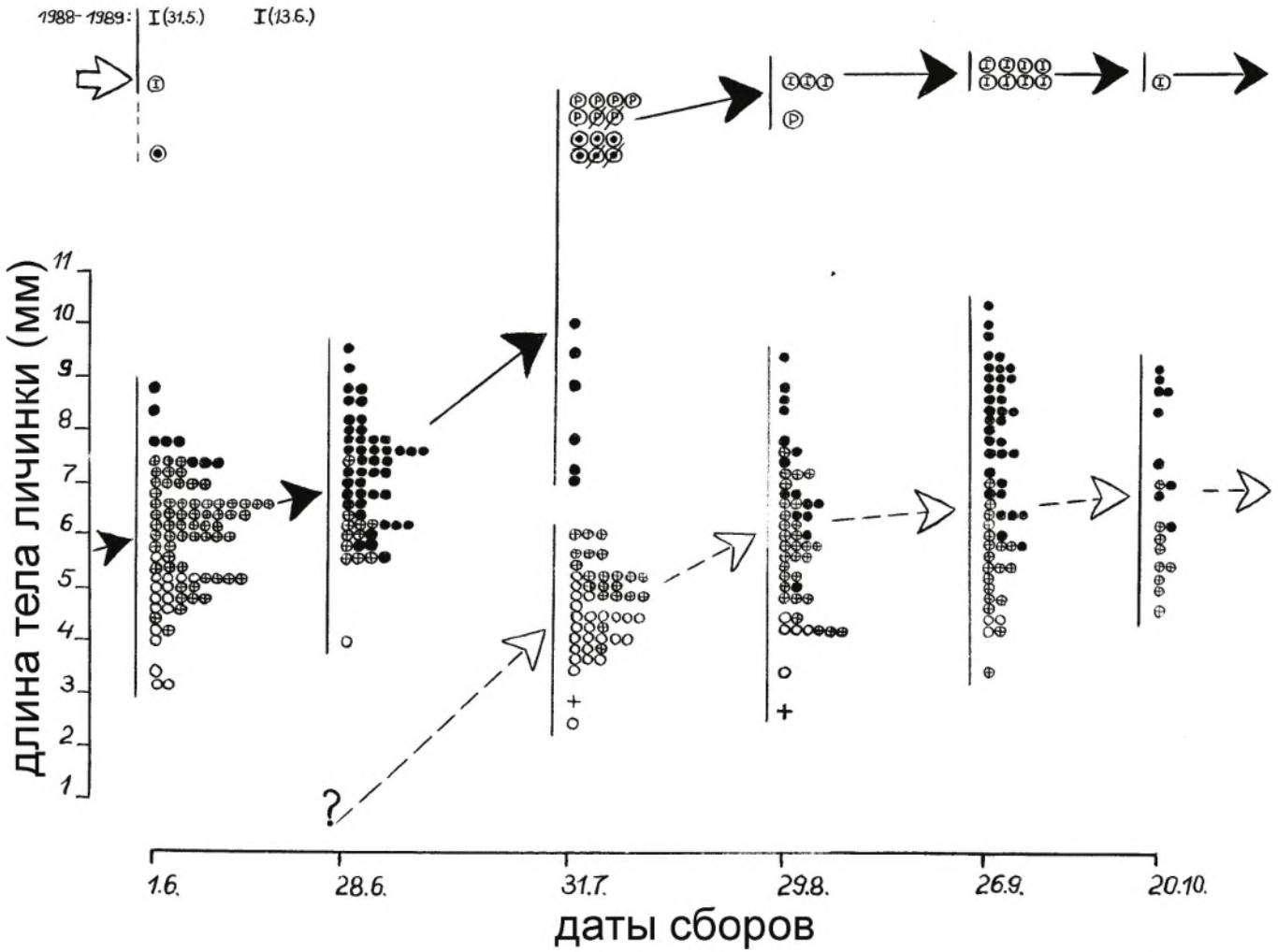


Рис. 78. *Macroplea appendiculata*, структура популяции в течение теплого времени года. Обозначения как на рисунке 73. (ориг.)

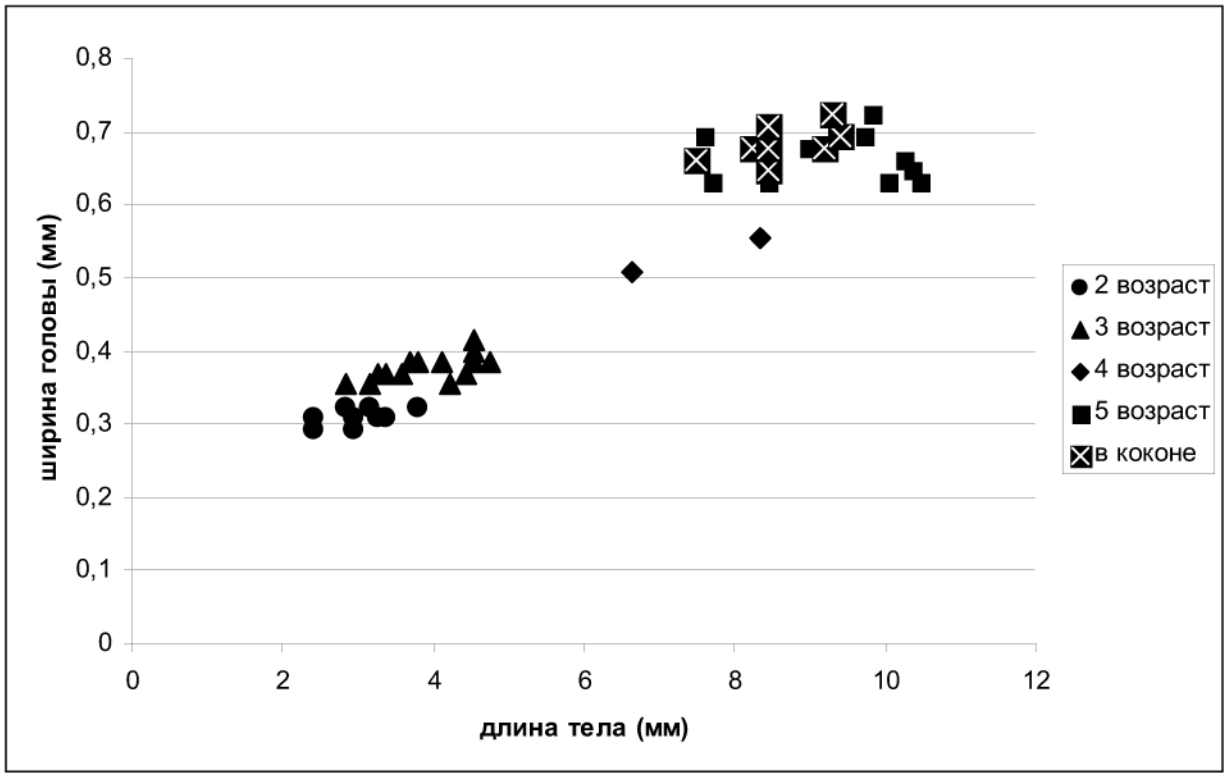


Рис. 79. *Donacia brevitarsis*. Размеры и возраста личинок, собранных 3–7.6.1996 г. в период массового лёта жуков. (ориг.)

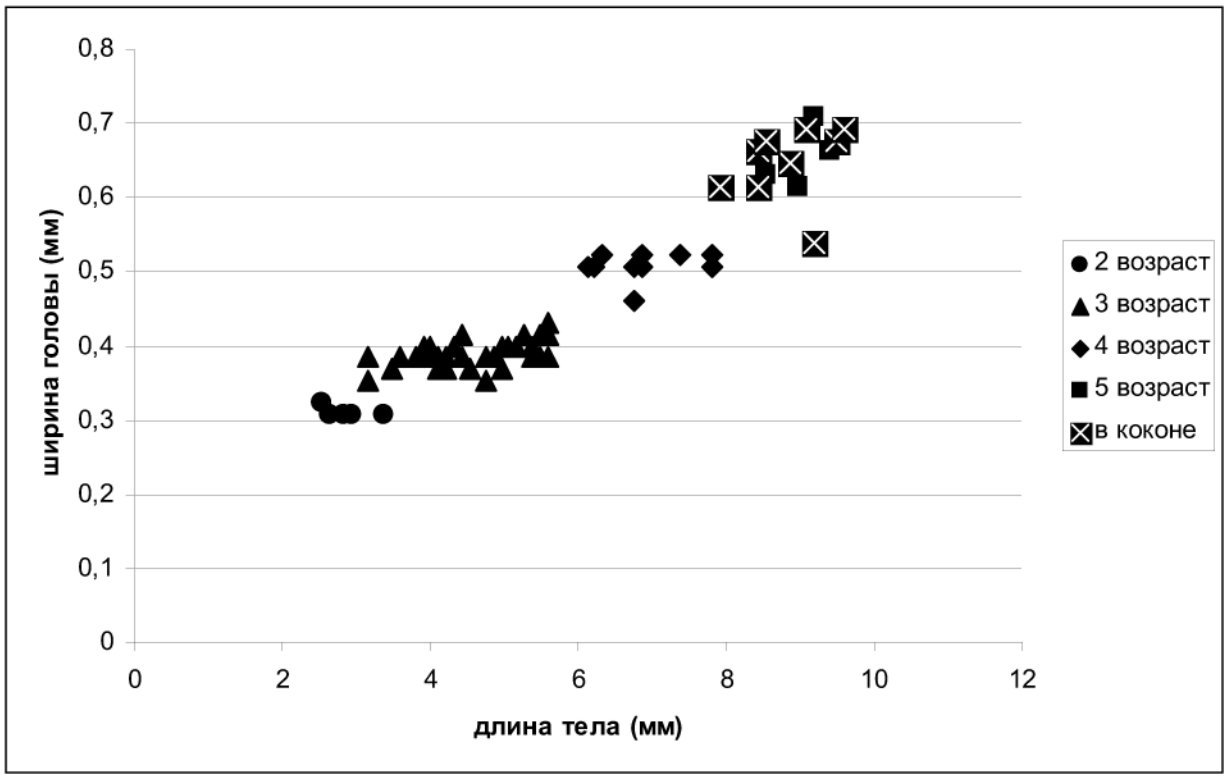


Рис. 80. *Donacia brevitarsis*. Размеры и возраста личинок, собранных 22–25.6.1996 г. (ориг.)

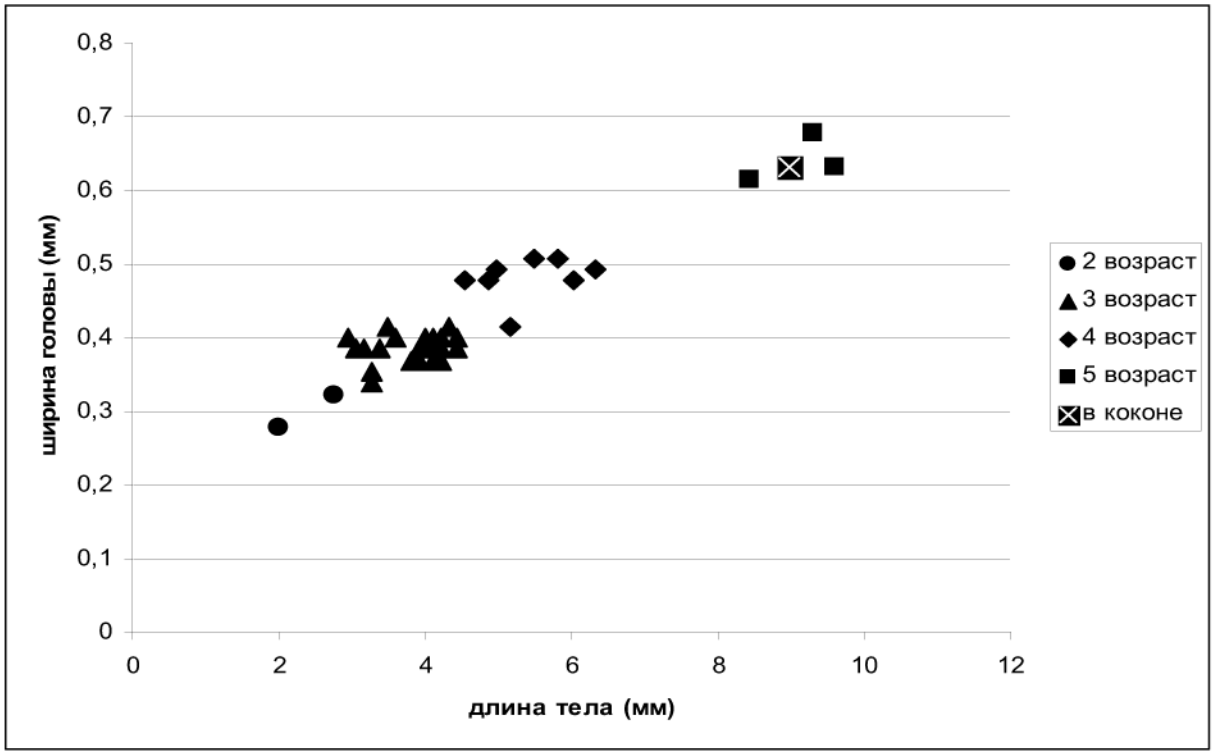


Рис. 81. *Donacia brevitarsis*. Размеры и возраста личинок, собранных 11–14.7.1996 г.; также собраны 17 куколок. (ориг.)

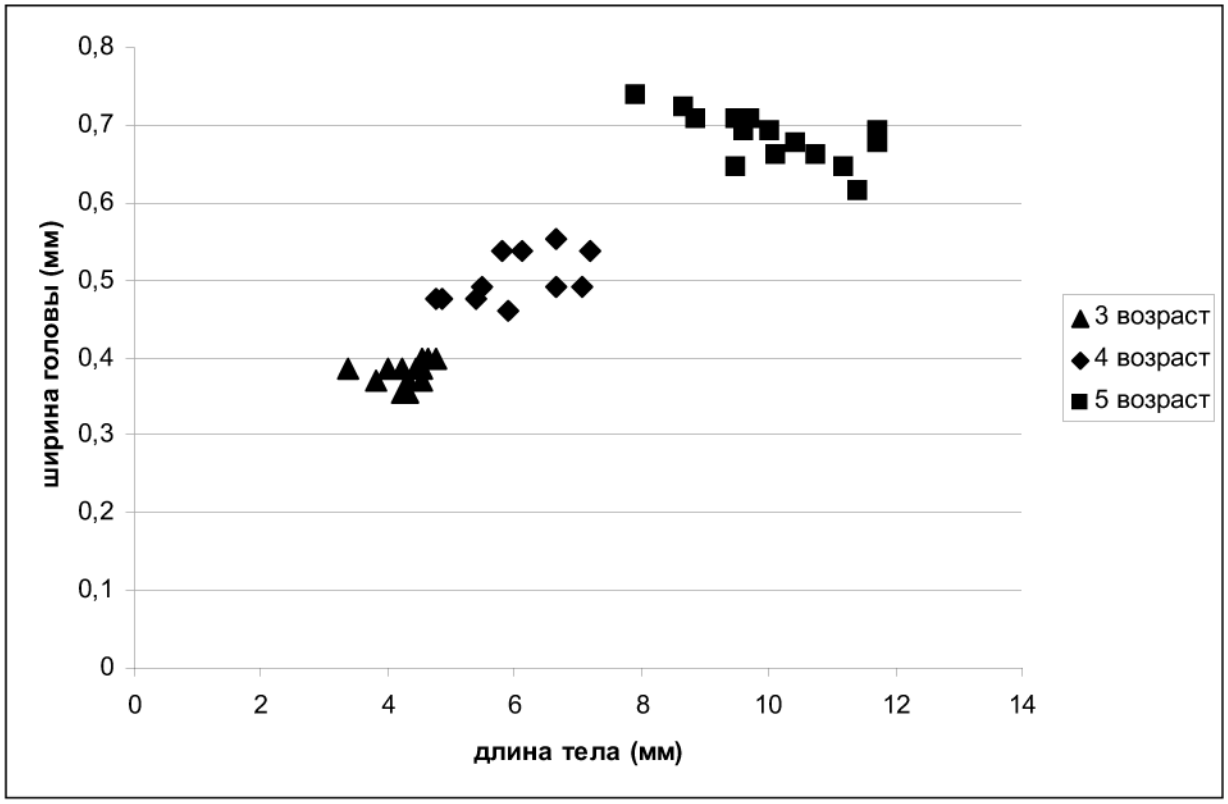


Рис. 82. *Donacia brevitarsis*. Размеры и возраста личинок, собранных 27.7.1996 г.; также собраны 7 куколок. (ориг.)

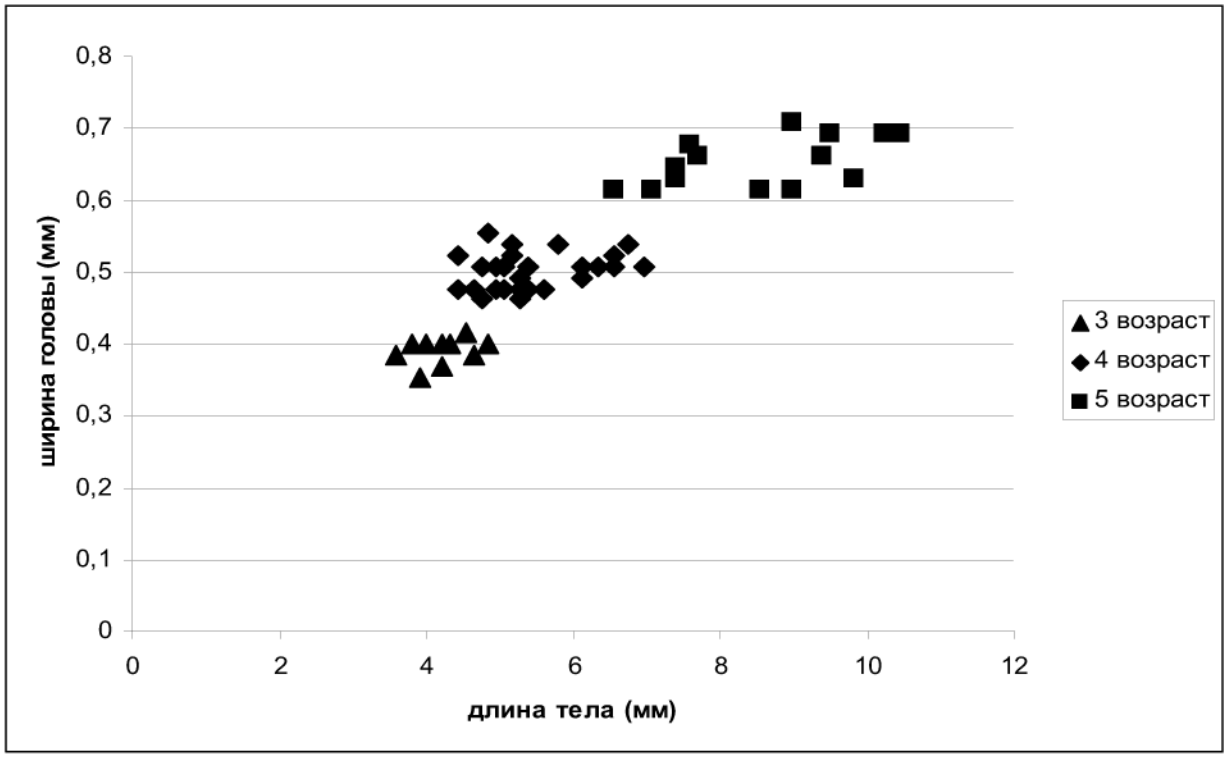


Рис. 83. *Donacia brevitarsis*. Размеры и возраста личинок, собранных 5.9.1996 г.; также собраны 2 жука в коконах. (ориг.)

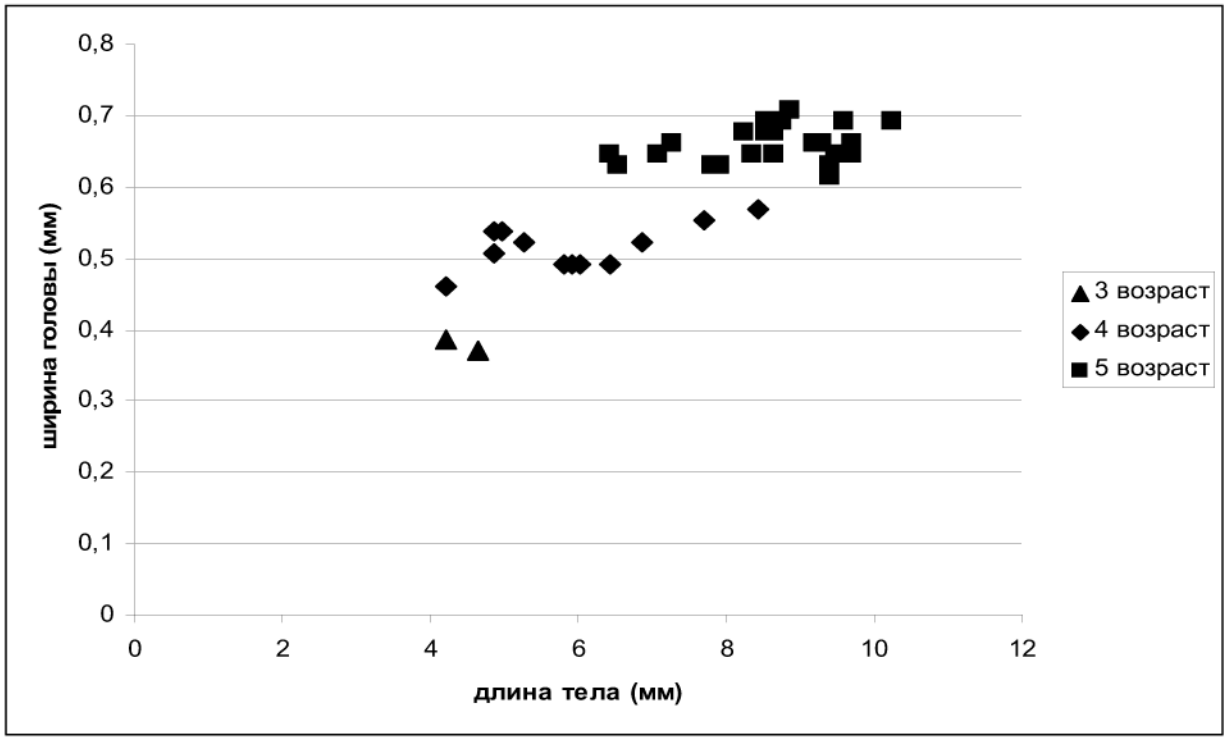


Рис. 84. *Donacia brevitarsis*. Размеры и возраста личинок, собранных 10–14.10.1996 г.; также найдены 2 пустых кокона. (ориг.)

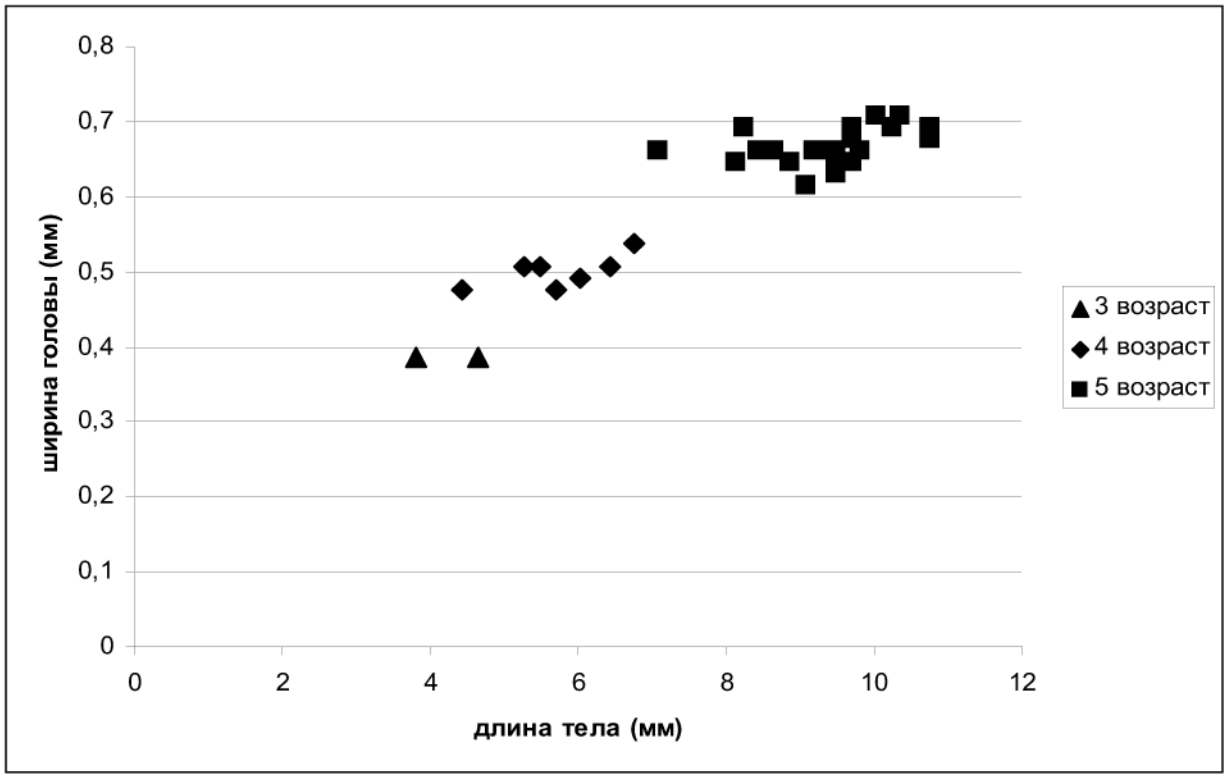


Рис. 85. *Donacia brevitarsis*. Размеры и возраста личинок, собранных 6–10.11.1996 г. (ориг.)

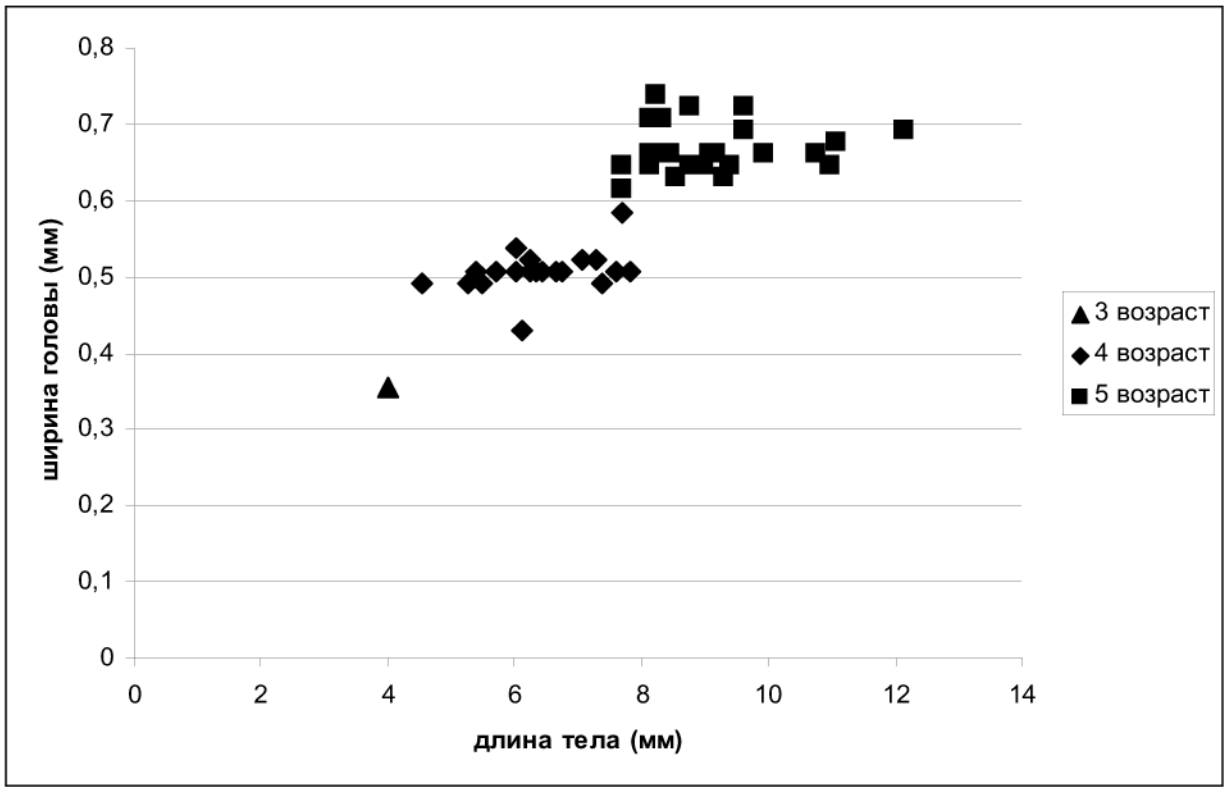


Рис. 86. *Donacia brevitarsis*. Размеры и возраста личинок, собранных 3–6.5.1997 г., также найден 1 кокон с погибшим жуком. (ориг.)

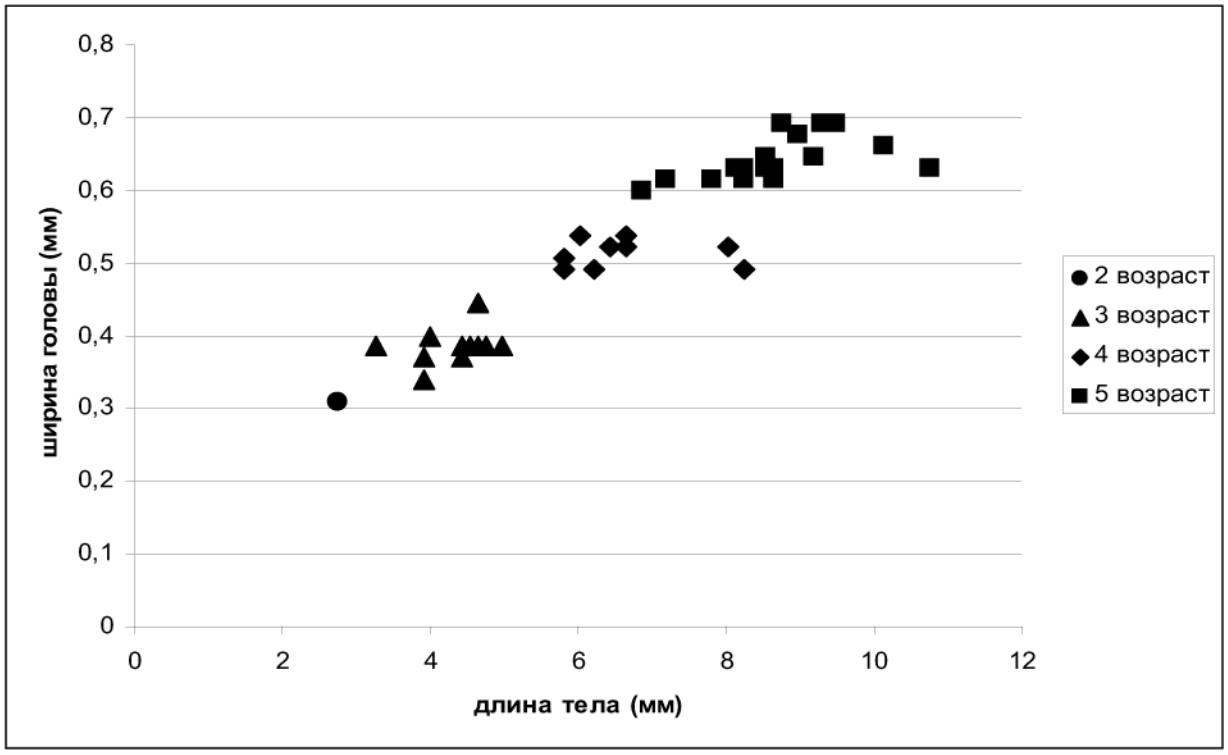


Рис. 87. *Donacia brevitarsis*. Размеры и возраста личинок, собранных 10–11.6.1997 г. в период лёта жуков. (ориг.)

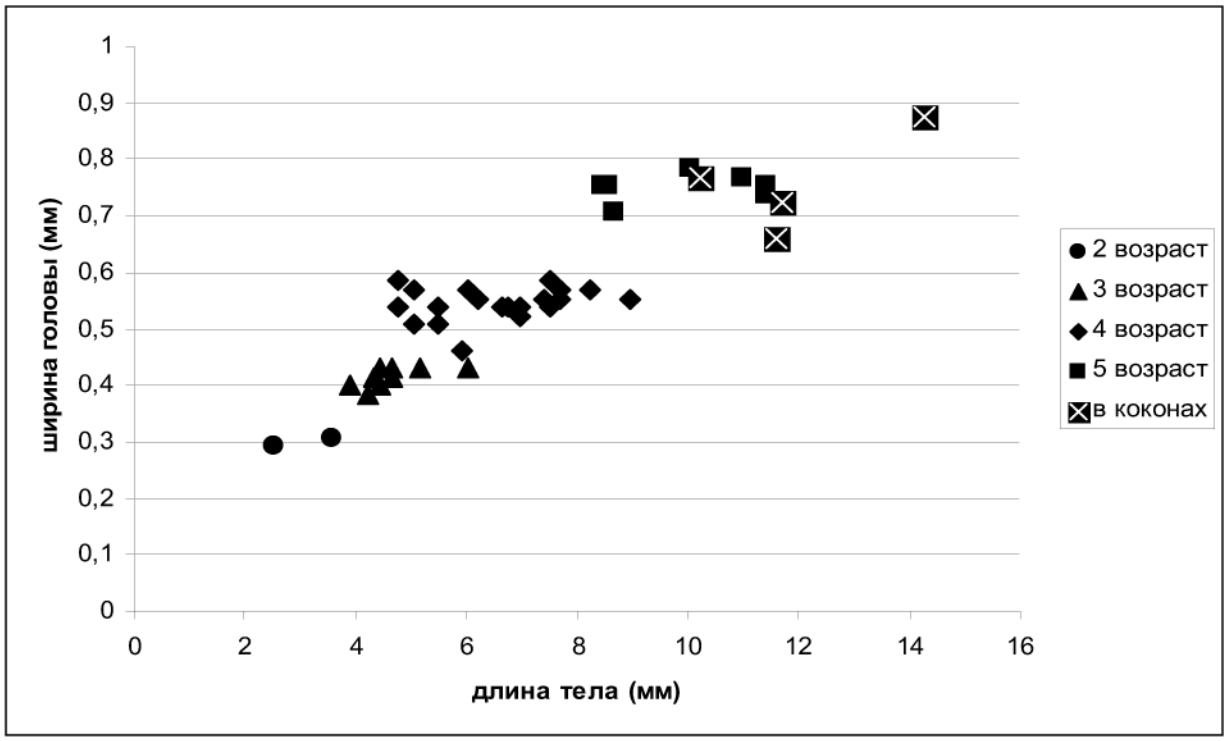


Рис. 88. *Donacia crassipes*. Размеры и возраста личинок, собранных 14–15.7.1997 г., также собраны 2 куколки. (ориг.)

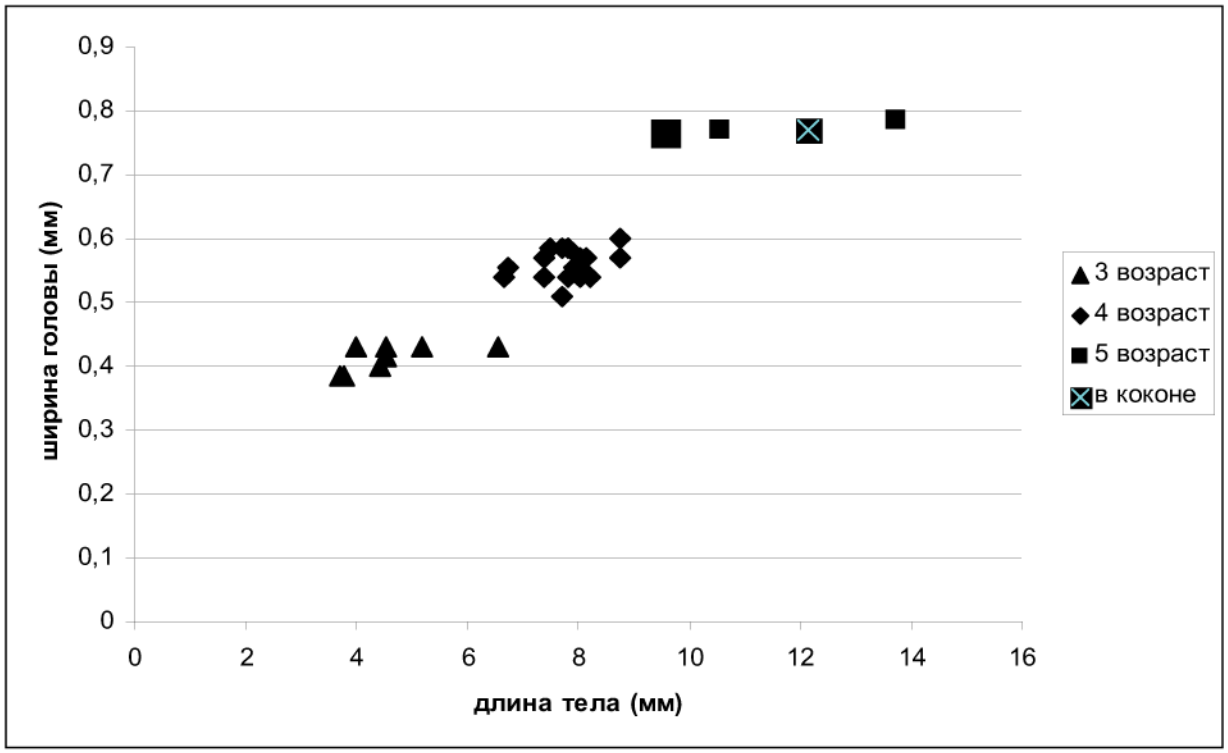


Рис. 89. *Donacia crassipes*. Размеры и возраста личинок, собранных 13.8.1997 г., также собраны 2 жука в коконах. (ориг.)

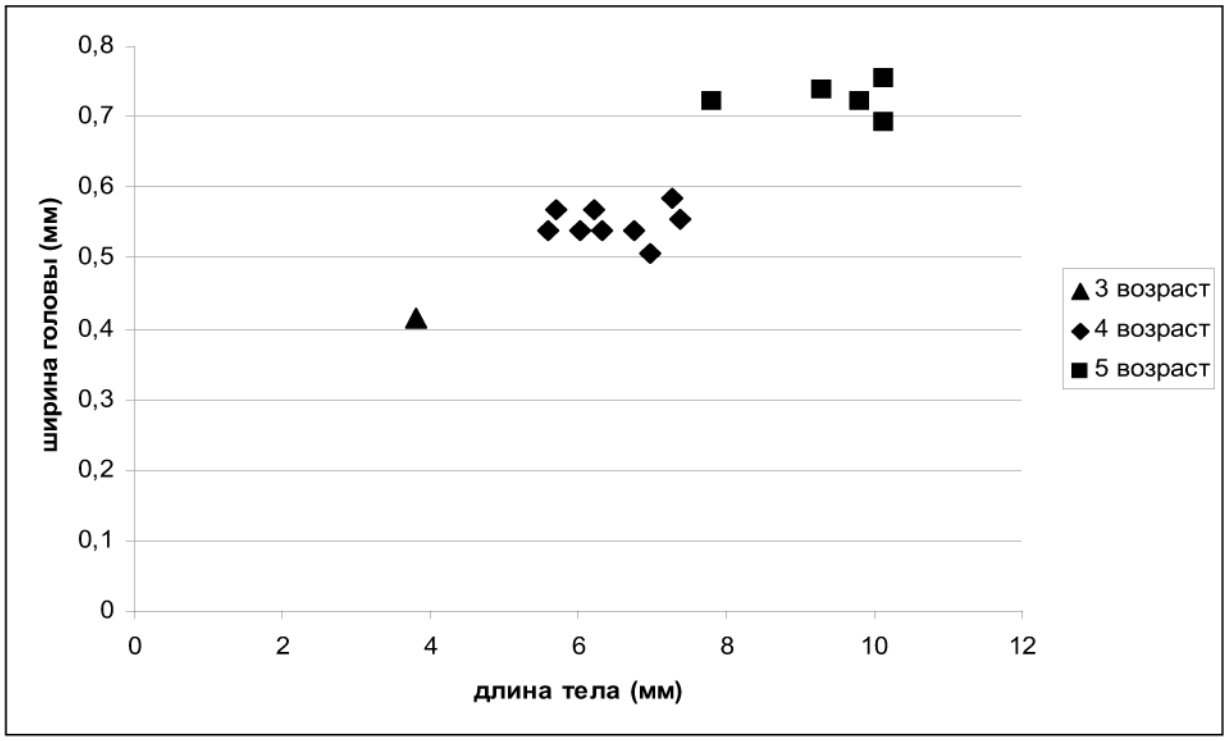


Рис. 90. *Donacia crassipes*. Размеры и возраста личинок, собранных 13.9.1997 г., также собраны 8 жуков в коконах. (ориг.)

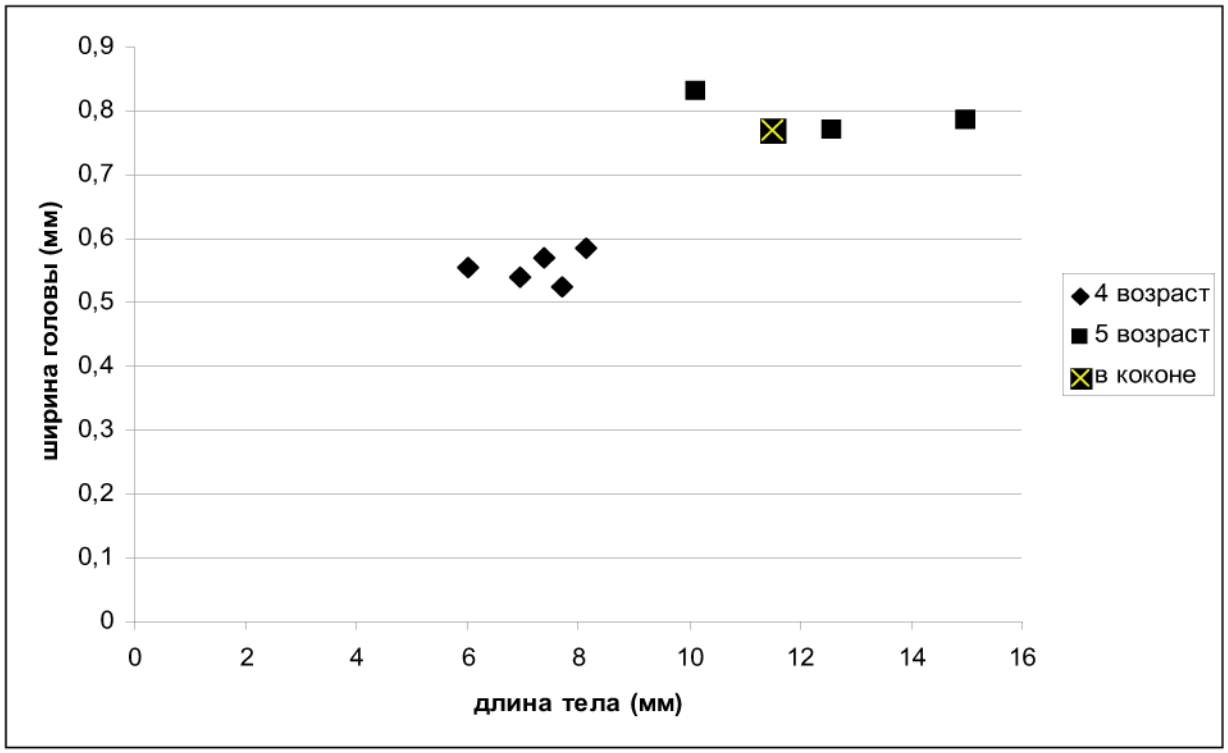


Рис. 91. *Donacia crassipes*. Размеры и возраста личинок, собранных 24.51998 г., также собран 1 жук в коконе. (ориг.)

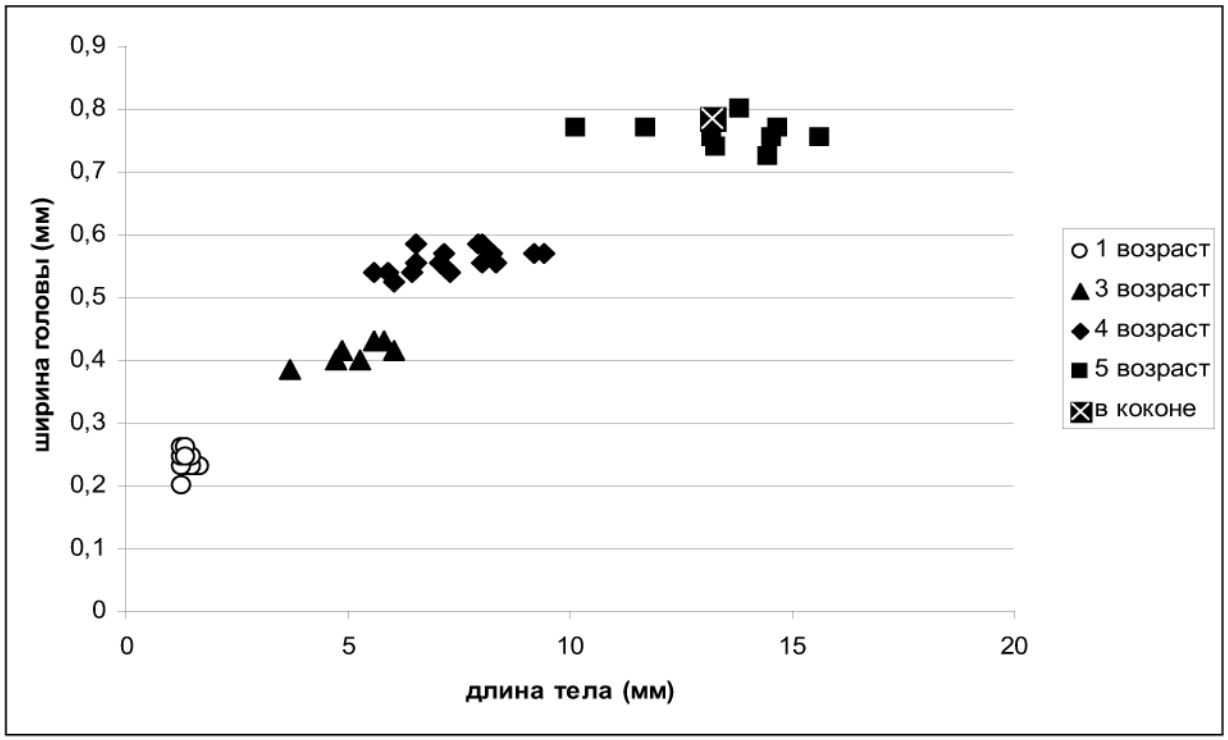


Рис. 92. *Donacia crassipes*. Размеры и возраста личинок, собранных 24.51998 г., также собраны жуки и кладки яиц. (ориг.)

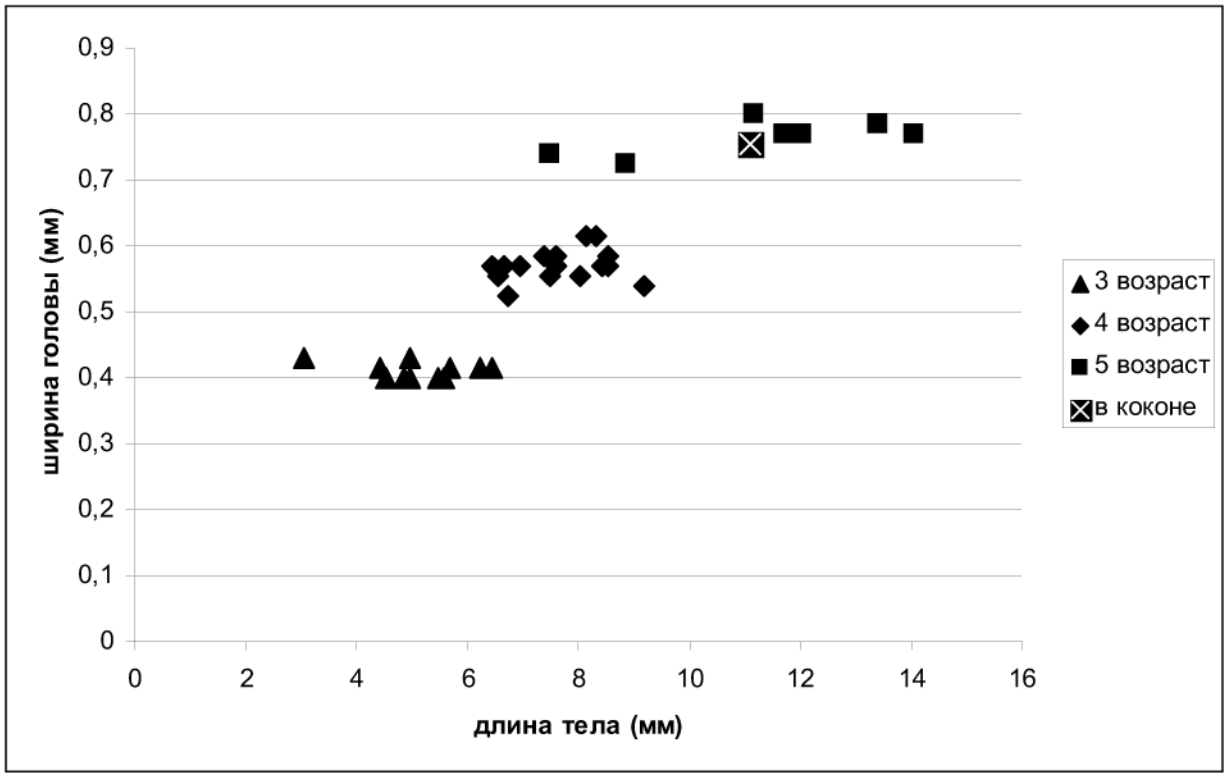


Рис. 93. *Donacia crassipes*. Размеры и возраста личинок, собранных 7.8.1998 г., также найден 1 жук в коконе. (ориг.)

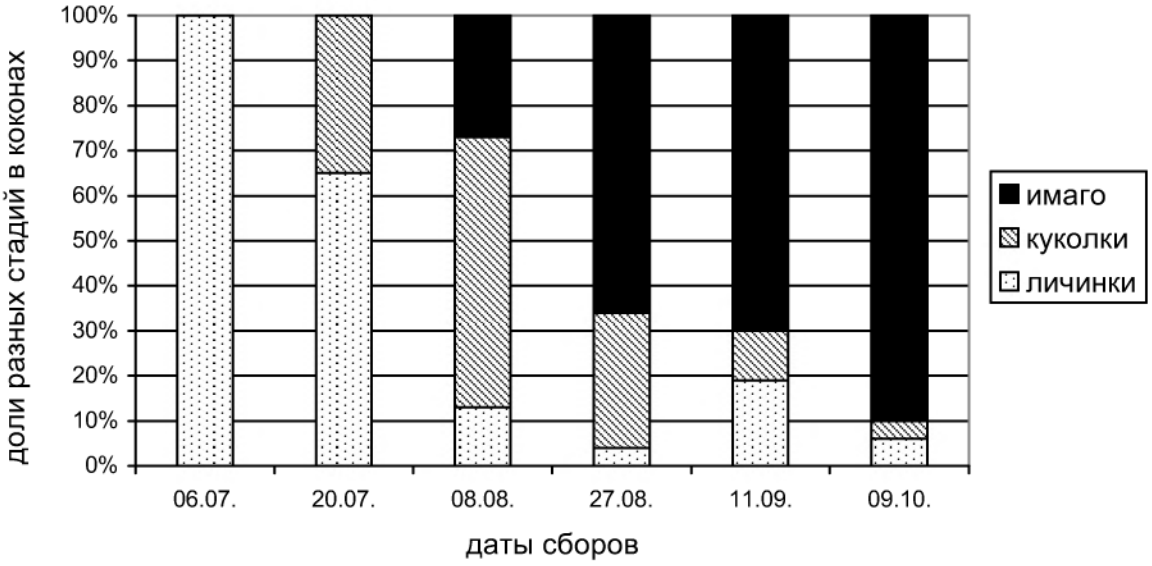


Рис. 94. Коконы *Donacia semicuprea* в течение теплого времени 1994 г.: относительные доли разных стадий в поколении, вышедшем из яиц в 1992 г. (ориг.)

Рис. 95. Сроки лёта жуков-радужниц в разных широтах и типы жизненного цикла (начало). (ориг.)

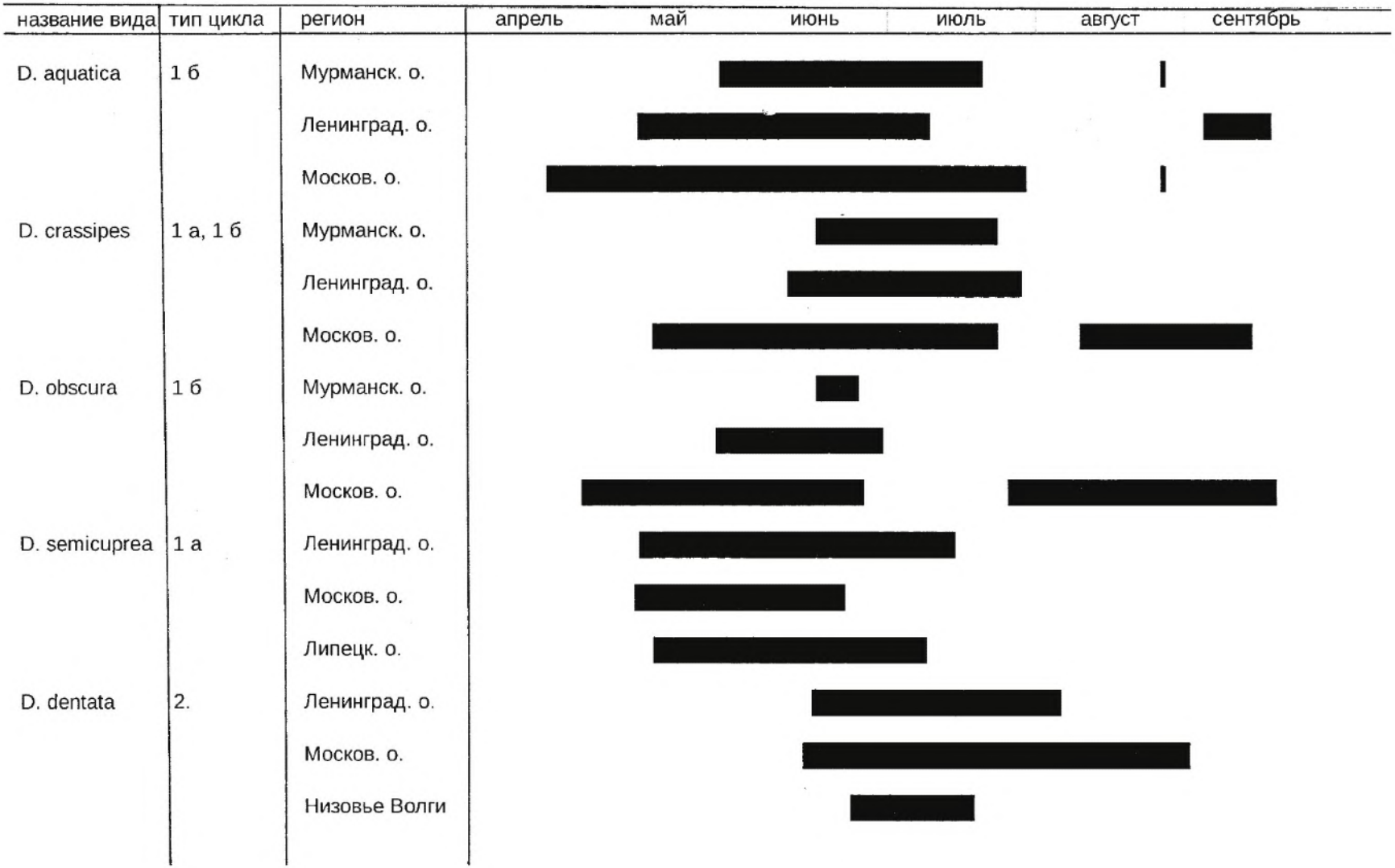


Рис. 95. Сроки лёта жуков-радужниц в разных широтах и типы жизненного цикла (окончание). (ориг.)



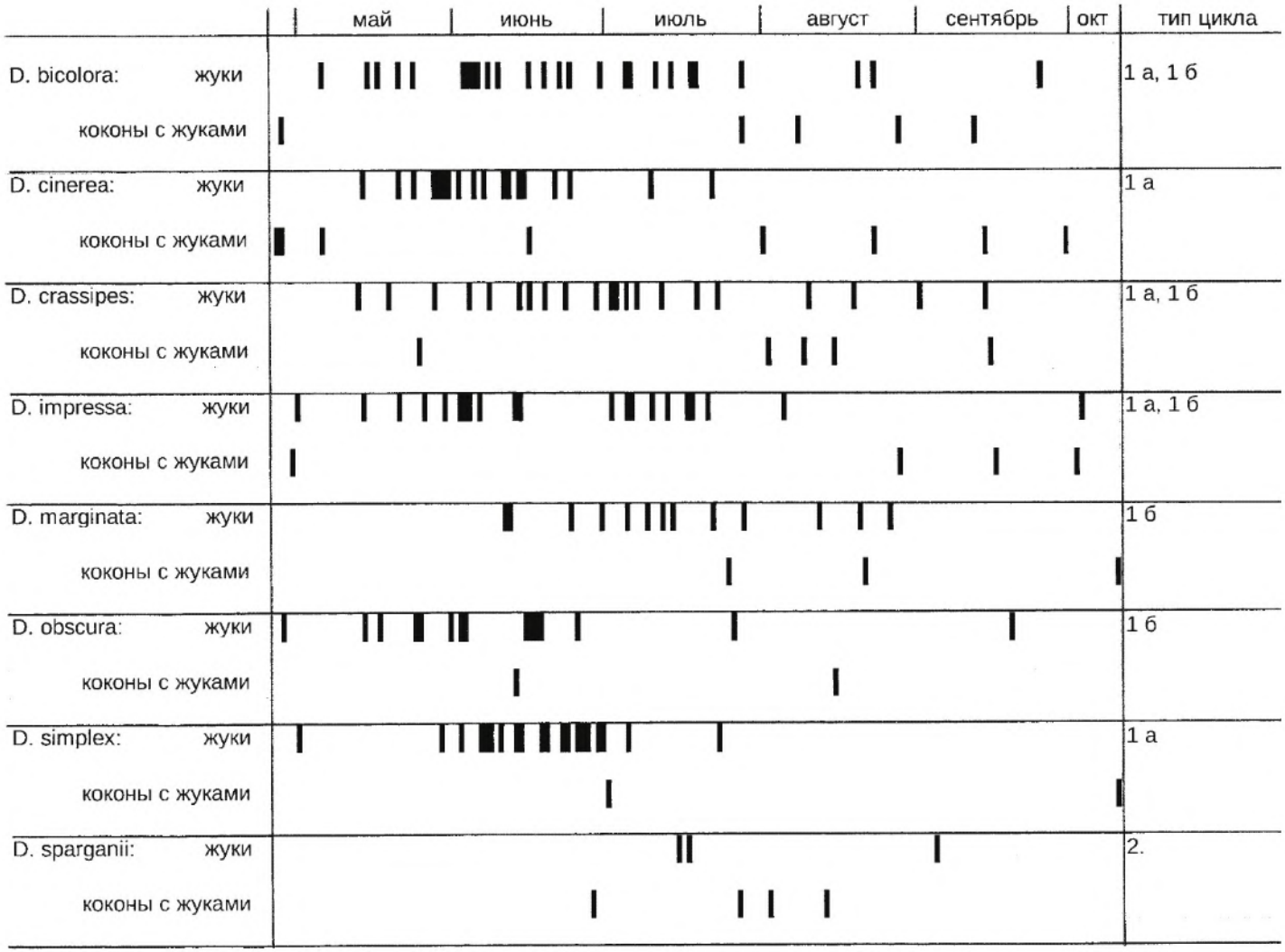


Рис. 96. Даты нахождения жуков-радужниц во внешней среде и в коконах в Московской области и типы жизненного цикла (начало). (ориг.)

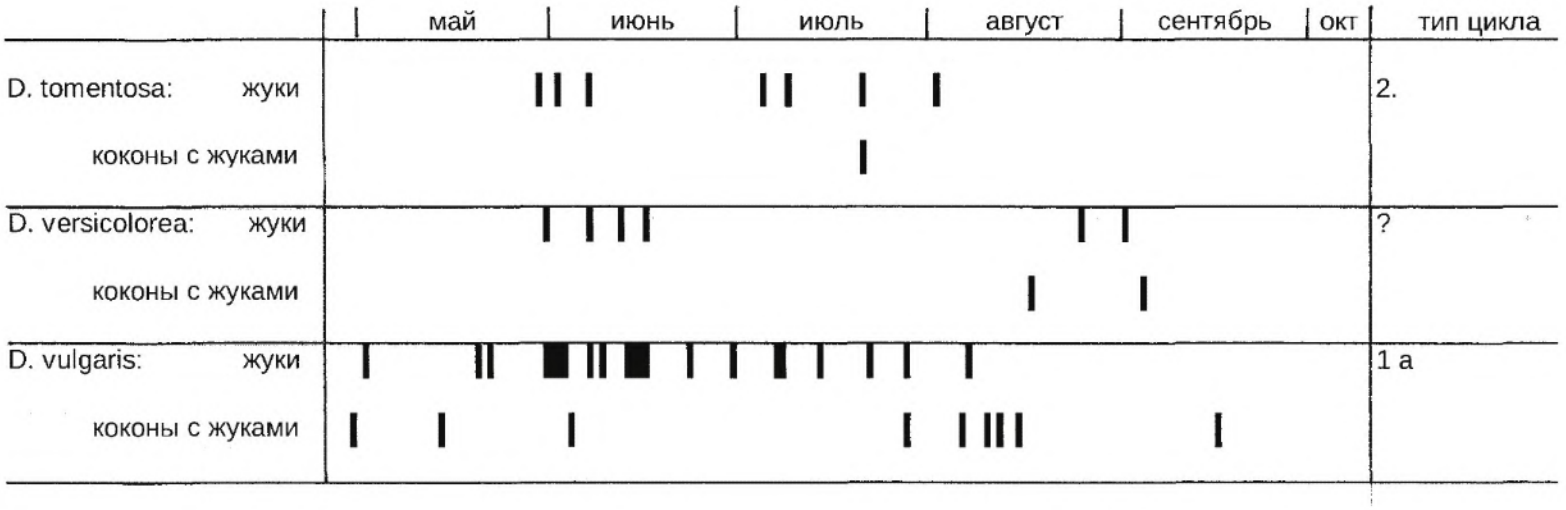


Рис. 96. Даты нахождения жуков-радужниц во внешней среде и в коконах в Московской области и типы жизненного цикла (окончание). (ориг.)

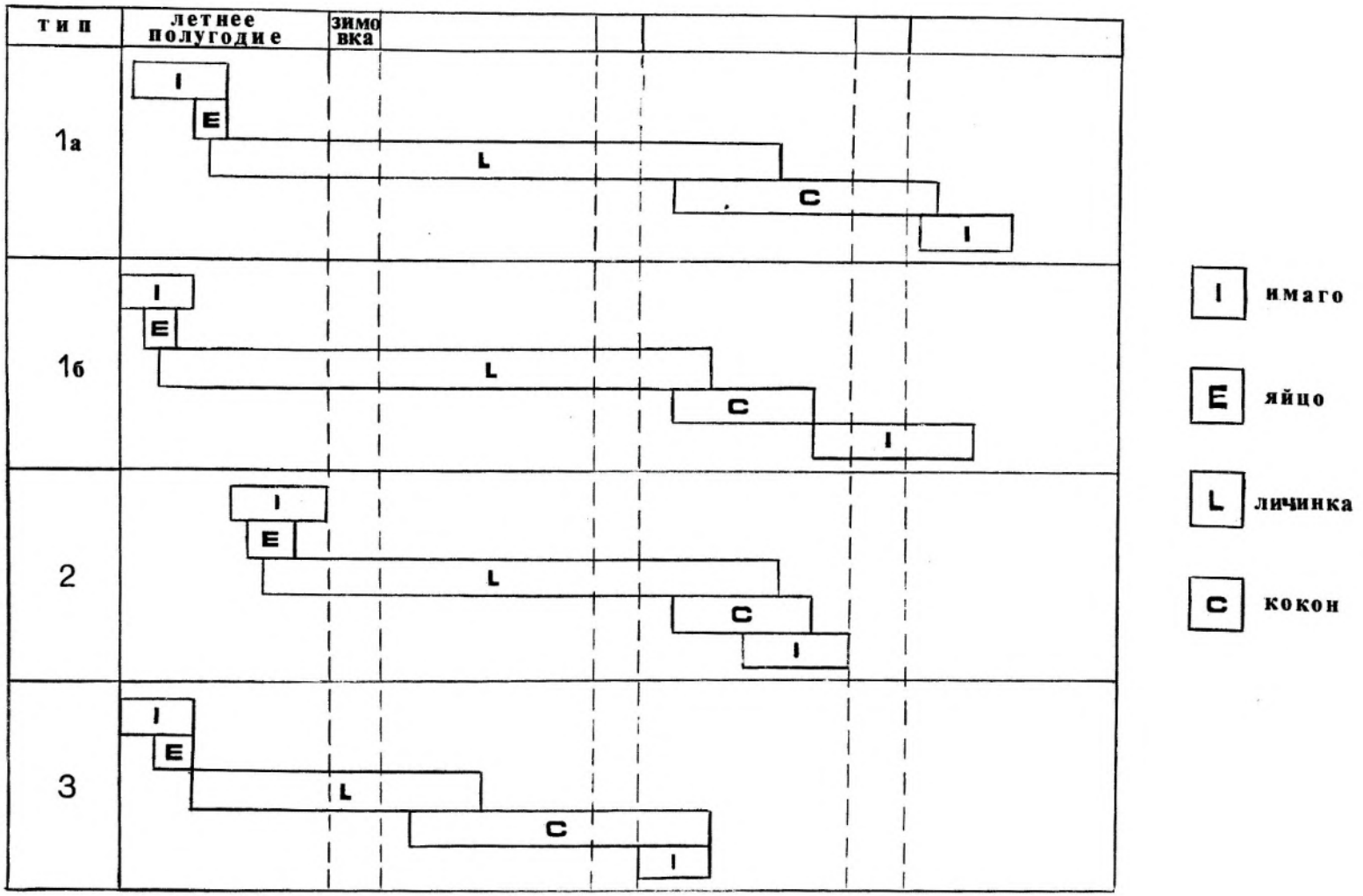


Рис. 97. Первый, второй и третий типы жизненного цикла листоедов-радужниц. (ориг.)



ТАБЛИЦЫ

Таблица 1. Применимость ключа для определения личинок радужниц из разных регионов (начало).

	Европейская часть России	Сибирь до западного берега Байкала	Сибирь от восточного берега Байкала	Дальний Восток	Средняя Азия и Казахстан	Средняя Европа	Кавказ и Турция	Монголия	Япония	Китай
Donacia aequidorsis										
D. akiyamai										
D. antiqua	*	*				*				
D. apricans										
D. aquatica	*	*	*	*		*	*			*
D. aureocincta										
D. bactriana										
D. bicolora	*	*			*	*	*			
D. bicoloricornis										
D. brevicornis										
D. brevitarsis	*					*				
D. breviuscula										
D. cinerea	*	*			*	*	*			

Таблица 1. Применимость ключа для определения личинок радужниц из разных регионов (продолжение).

	Европейская часть России	Сибирь до западного берега Байкала	Сибирь от восточного берега Байкала	Дальний Восток	Средняя Азия и Казахстан	Средняя Европа	Кавказ и Турция	Монголия	Япония	Китай
D. clavareaui										
D. clavipes	*	*	*	*	*	*	*	*		*
D. crassipes	*	*	*		*	*	*			*
D. delagrangei										
D. dentata	*	*			*	*	*			
D. fedtschenkoae										
D. fennica	*	*	*			*				
D. flemola										
D. freyi										
D. frontalis										
D. galaica										
D. gracilicornis										

Таблица 1. Применимость ключа для определения личинок радужниц из разных регионов (продолжение).

	Европейская часть России	Сибирь до западного берега Байкала	Сибирь от восточного берега Байкаоа	Дальний Восток	Средняя Азия и Казахстан	Средняя Европа	Кавказ и Турция	Монголия	Япония	Китай
D. gracilipes										
D. hirtihumeralis										
D. humilis										
D. hungi										
D. impressa	*	*			*	*				
D. jacobsoni										
D. japana										
D. katsurai										
D. kirgizkaisaka										
D. knipowitschi										
D. kraatzi										
D. kweilina										

Таблица 1. Применимость ключа для определения личинок радужниц из разных регионов (продолжение).

	Европейская часть России	Сибирь до западного берега Байкала	Сибирь от восточного берега Байкаоа	Дальний Восток	Средняя Азия и Казахстан	Средняя Европа	Кавказ и Турция	Монголия	Япония	Китай
D. lenzi										
D. lusow										
D. malinovskyi	*				*	*				
D. marginata	*	*			*	*	*			
D. mediohirsuta										
D. mistshenkoi										
D. nitidior										
D. obscura	*	*			*	*				
D. ochroleuca										
D. ozensis										
D. polita										

Таблица 1. Применимость ключа для определения личинок радужниц из разных регионов (продолжение).

	Европейская часть России	Сибирь до западного берега Байкала	Сибирь от восточного берега Байкаоа	Дальний Восток	Средняя Азия и Казахстан	Средняя Европа	Кавказ и Турция	Монголия	Япония	Китай
D. provostii										
D. reticulata										
D. semicuprea	*	*				*	*			
D. simplex	*	*	*			*	*	*		*
D. sparganii	*	*				*				
D. splendens										
D. springeri										
D. thalassina	*	*	*	*	*	*		*		*
D. tomentosa	*	*			*	*	*			
D. tominagai										
D. transversicollis										
D. ussuriensis										

Таблица 1. Применимость ключа для определения личинок радужниц из разных регионов (продолжение).

	Европейская часть России	Сибирь до западного берега Байкала	Сибирь от восточного берега Байкаоа	Дальний Восток	Средняя Азия и Казахстан	Средняя Европа	Кавказ и Турция	Монголия	Япония	Китай
D. versicolorea	*	*	*	*	*	*	*			
D. vulgaris	*	*	*	*	*	*	*		*	*
Donaciasta assama										
Macroplea appendiculata	*	*	*		*	*				
M. japana				*					*	*
M. mutica	*	*	*	*	*	*	*	*		
M. pubipennis			*			*				*
Neohaemonia voronovae			*					*		
Plateumaris akiensis										
P. amurensis										
P. braccata	*	*			*	*				

Таблица 1. Применимость ключа для определения личинок радужниц из разных регионов (продолжение).

	Европейская часть России	Сибирь до западного берега Байкала	Сибирь от восточного берега Байкаоа	Дальний Восток	Средняя Азия и Казахстан	Средняя Европа	Кавказ и Турция	Монголия	Япония	Китай
P. consimilis	*	*		*		*				
P. constricticollis										
P. discolor	*					*				
P. obsoleta										
P. roscida										
P. rustica	*	*				*				
P. sachalinensis										
P. sericea	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
P. shirahatai										
P. weisei	*	*	*	*		*		*	*	*

Таблица 1. Применимость ключа для определения личинок радужниц из разных регионов (окончание).

	Европейская часть России	Сибирь до западного берега Байкала	Сибирь от восточного берега Байкаоа	Дальний Восток	Средняя Азия и Казахстан	Средняя Европа	Кавказ и Турция	Монголия	Япония	Китай
Sominella longicornis										
S. macrocnemia										
всего видов	32	29	21	28	23	37	20	11	22	28
включены в определитель личинок	28	25	13	10	17	29	14	7	4	10

Условные обозначения: штриховка - вид встречается в регионе, * - личинка есть в ключе.

Таблица 2. Хетотаксия грудных и брюшных сегментов личинок радужниц (начало).

признаки	*Macroplea mutica*	*Macroplea appendiculata*	*Macroplea pubipennis*	*Neohaemonia voronovae*
средне- и заднегрудь:				
наружная претергальная группа (число рядов хет)	2’	2-3	2	2
внутренняя претергальная группа (число хет)	сгр: 12 згр: 18	12	13-15	9-16
внутренняя посттергальная (число рядов хет)	2’	сгр: 2’ згр: 3	3	2
боковая интеркалярная группа (число хет)	6-7	7-21	8-10	12-15
срединная интеркалярная группа (число хет)	0	0	0	0
стернальная группа (число рядов хет)	1’	1’	1-2	1’-2
1-4-й сегменты брюшка:				
наружная претергальная группа (число рядов хет)	2	2’-3	2’	2-3
внутренняя претергальная группа (число рядов хет)	2	2’	2’	2’
посттергальная группа (число рядов хет)	2	2’-3	1’-2	2’-3

Условные обозначения: сгр – среднегрудь; згр – заднегрудь; число с апострофом, например 2’ , означает присутствие нескольких дополнительных хет, не образующих отдельного ряда, помимо двух полных рядов хет.

Таблица 2. Хетотаксия грудных и брюшных сегментов личинок радужниц (продолжение).

признаки	*Donacia thalassina*	*Donacia fennica*	*Donacia cinerea*	*Donacia impressa*	*Donacia bicolora*	*Donacia marginata*	*Donacia vulgaris*
средне- и заднегрудь:							
наружная претергальная группа (число рядов хет)	2-3	2’-3’	3-4	3-4	3-4	3’-4	3-4
внутренняя претергальная группа (число рядов хет)	2	сгр: 2 згр: 2’	3	сгр: 3 згр: 3-4	3-4	3’	2-3
внутренняя посттергальная (число рядов хет)	1-2	2	2’	3	3’	2’-3’	сгр: 2’ згр: 3’
боковая интеркалярная группа (число хет)	5-12	12-26	24-38	24-39	22-26	22-24	19-28
срединная интеркалярная группа (число хет)	0	0	0-4	0-1	0-2	0-1	0-4
стернальная группа (число рядов хет)	1-3	сгр: 2’ згр: 3	2’	2	1-2	2	2-3
1-4-й сегменты брюшка:							
наружная претергальная группа (число рядов хет)	2-3	2’	3-4	3-4	4	4	3-4
внутренняя претергальная группа (число рядов хет)	2-3	2’	4	3-5	4	4-5	4
посттергальная группа (число рядов хет)	1’-2	1-2	3	3	4	3	3-4

Условные обозначения: сгр – среднегрудь; згр – заднегрудь; число с апострофом, например 2’ , означает присутствие нескольких дополнительных хет, не образующих отдельного ряда, помимо двух полных рядов хет.

Таблица 2. Хетотаксия грудных и брюшных сегментов личинок радужниц (продолжение).

признаки	*Donacia tomentosa*	*Donacia obscura*	*Donacia brevitarsis*	*Donacia antiqua*	*Donacia simplex*	*Donacia crassipes*	*Donacia sparganii*
средне- и заднегрудь:							
наружная претергальная группа (число рядов хет)	2-3	3	2-3	3	3	5	3
внутренняя претергальная группа (число рядов хет)	2-3	сгр: 3 згр: 4	3	сгр: 3 згр: 4	3	сгр: 3 згр: 4	2-3
внутренняя посттергальная (число рядов хет)	1’	3	1’	2’	2’	3-4	3
боковая интеркалярная группа (число хет)	9-20	26-27	12	19-30	21-29	29-50	17-37
срединная интеркалярная группа (число хет)	сгр: 0-1 згр: 0	0	0	1	1-3	8-14	5-10
стернальная группа (число рядов хет)	1-2	2’	сгр: 3 згр: 4	2’-3	2	сгр: 2-3 згр: 3-3’	2-4
1-4-й сегменты брюшка:							
наружная претергальная группа (число рядов хет)	2	3-4	2’-3	3	3’	5	2-3
внутренняя претергальная группа (число рядов хет)	2	4	4	4	3-4	5	2-3
посттергальная группа (число рядов хет)	1-1’	2’	2’	2’	3	4	1’-2

Условные обозначения: сгр – среднегрудь; згр – заднегрудь; число с апострофом, например 2’ , означает присутствие нескольких дополнительных хет, не образующих отдельного ряда, помимо двух полных рядов хет.

Таблица 2. Хетотаксия грудных и брюшных сегментов личинок радужниц (продолжение).

признаки	*Donacia versicolorea*	*Donacia dentata*	*Donacia malinovskyi*	*Donacia aquatica*	*Donacia semicuprea*	*Donacia clavipes*	*D.* sp.
средне- и заднегрудь:							
наружная претергальная группа (число рядов хет)	2	2-3	3	3	1-2	2-3	2’
внутренняя претергальная группа (число рядов хет)	1’-2	2-3	сгр: 3 згр: 4	2’	2	2-3	2
внутренняя посттергальная (число рядов хет)	1’	1’-2	1’	2-3	1-1’	1’-2	2
боковая интеркалярная группа (число хет)	16-26	16-27	12-17	21-33	10-21	13-29	24-29
срединная интеркалярная группа (число хет)	0	0-2	0	0-3	0	0	0
стернальная группа (число рядов хет)	1-3	2-4	сгр: 2’ згр: 3	2-3	2’-3	2’	2
1-4-й сегменты брюшка:							
наружная претергальная группа (число рядов хет)	1-2	2	3’	2’-3	1’-2	2’	2’
внутренняя претергальная группа (число рядов хет)	2	2	3’	3’	2	2-3	3
посттергальная группа (число рядов хет)	1’	1’-2	1’-2	2-3	1’-2	1’-2	3

Условные обозначения: сгр – среднегрудь; згр – заднегрудь; число с апострофом, например 2’ , означает присутствие нескольких дополнительных хет, не образующих отдельного ряда, помимо двух полных рядов хет.

Таблица 2. Хетотаксия грудных и брюшных сегментов личинок радужниц (окончание); сгр – среднегрудь; згр – заднегрудь; число с апострофом означает присутствие нескольких дополнительных хет, не образующих отдельного ряда.

признаки	*Plateumaris rustica*	*Plateumaris braccata*	*Plateumaris weisei*	*Plateumaris sericea*	*Plateumaris discolor*	*Plateumaris consimilis*
средне- и заднегрудь:						
наружная претерг.группа (рядов хет)	3	3’-4	3’	4	4	4
внутренняя претерг.группа (рядов хет)	4	3’	3	3	3	2’-3’
внутренняя посттерг. группа (рядов хет)	3	2’-3	2’	3	3	2
боковая интеркалярная группа (число рядов хет)	3’	2-3’	4	2-3	3’-4	3
боковая интер-калярная группа (хет)	?	25-65	45	38-45	28	30
срединная интеркалярная группа (число рядов хет)	2	1-2	1	1	2	3
срединная интеркалярная группа (число рядов хет)	?	2-20	4-16	2-4	26	40
стернальная группа (число рядов хет)	2	2-3	сгр: 3 згр: 4	3	3	4
1-4-й сегменты брюшка:						
наружная претергальная группа (число рядов хет)	4-5	2-3	2-3	2’	2-3	2
внутренняя претергальная группа (число рядов хет)	6-7	4-7	4-5	3	3-4	2’-3
посттергальная группа (число рядов хет)	3	2-3	2’	2’	2	2

Таблица 3. Размеры коконов радужниц: минимум–максимум (среднее), мм. (ориг.)

вид	длина	ширина	ширина дна	длина дыхательного отверстия	ширина дыхательного отверстия	число изученных экземпляров
Donacia aquatica	9–12 (10)	4,5–6 (5)	0,3–2,0 (1,0)	0,3–1,1 (0,6)	0,2–0,7 (0,4)	10
Donacia bicolora	11–12 (12)	5–7 (6)	0,5–3,1 (1,5)	0,3–0,8 (0,5)	0,3–0,8 (0,4)	10
Donacia cinerea	9–13 (11)	5–7 (6)	0,7–2,0 (1,4)	0,5–1,5 (0,9)	0,2–0,3 (0,3)	10
Donacia clavipes	11–13 (11)	5–7 (6)	1,3–4,8 (3,9)	0,7–1,0 (0,8)	0,3–1,0 (0,7)	10
Donacia crassipes	9–13 (11)	5–7 (6)	0,8–2,6 (1,8)	0,8–1,5 (1,1)	0,6–1,2 (0,9)	10
Donacia dentata	8–11 (10)	4–6 (5)	0,3–2,5 (0,9)	0,5–1,1 (0,8)	0,2–0,5 (0,3)	10
Donacia fennica	7–10 (9)	4–5 (5)	0,4–2,7 (1,8)	0,2–0,8 (0,5)	0,2–0,5 (0,4)	10
Donacia impressa	9–10 (10)	4–5 (5)	0,4–3,2 (1,7)	0,4–1,0 (0,7)	0,2–0,9 (0,5)	8
Donacia marginata	10–12 (11)	5–6 (6)	0,6–1,6 (1,0)	0,2–0,8 (0,4)	0,1–0,7 (0,3)	10
Donacia obscura	11	5	0,7	0,3	0,3	1
Donacia semicuprea	9–10 (10)	5	0,7–2,0 (1,0)	0,2–0,7 (0,4)	0,2–0,5 (0,3)	10
Donacia simplex	8–11 (9)	4–5 (5)	0,7–2,0 (1,1)	0,3–0,9 (0,5)	0,1–0,4 (0,3)	6
Donacia sparganii	8–11 (9)	4–6 (5)	0,4–0,6 (0,5)	0,5–1,4 (0,9)	0,2–0,4 (0,3)	7
Donacia thalassina	8–10 (9)	5–6 (5)	0,4–0,8 (0,7)	0,3–0,8 (0,5)	0,2–0,3 (0,2)	10
Donacia tomentosa	9–12 (11)	4–5 (5)	2,3–5,5 (3,9)	–	–	6
Donacia versicolorea	8–10 (9)	4–5 (4)	0,3–1,0 (0,9)	0,5–0,7 (0,6)	0,2–0,5 (0,4)	5
Donacia vulgaris	8–11 (10)	4–6 (5)	0,7–1,7 (1,2)	0,3–0,7 (0,4)	0,1–0,3 (0,2)	10
Macroplea appendiculata	6–9 (8)	4–5 (4)	0,5–1,7 (1,1)	0,5–1,0 (0,7)	0,1–0,6 (0,3)	10
Macroplea japana	5,6	2,6	0,4	0,5	0,3	1
Macroplea pubipennis	6–9 (8)	4–5 (5)	0,5	0,8–1,0 (0,9)	0,2–0,3 (0,3)	2
Neohaemonia voronovae	6	3,5	1,8	0,3	0,3	1
Plateumaris braccata	10–12 (11)	5–6 (6)	0,8–2,7 (1,2)	0,7–1,2 (0,9)	0,2–0,5 (0,3)	10
Plateumaris sericea	8–10 (9)	4–5 (5)	1,0–1,4 (1,3)	0,3–0,4 (0,4)	0,3–0,4 (0,3)	5

Таблица 4. Биотопическое распределение радужниц (И – имаго, Л – личинки) европейской части России и сопредельных территорий (начало).

вид радужницы	биотопы						
	река (+ протока + ручей)	озеро (+ старица)	болото	просветы воды и мелиоративные канавы на болоте	пруд искус-ственный	канава у шоссе	канава в городе
Donacia aequidorsis	**И**						
Donacia antiqua	**И**	**ИЛ**					
Donacia aquatica	**ИЛ**	**ИЛ**	**И**	**ИЛ**	**ИЛ**	**ИЛ**	**ИЛ**
Donacia bicolora	**ИЛ**	**ИЛ**			**ИЛ**		**ИЛ**
Donacia brevicornis		**И**					
Donacia brevitarsis	**И**	**И**	**ИЛ**		**И**	**И**	**И**
Donacia cinerea	**ИЛ**	**ИЛ**	**Л**	**И**	**ИЛ**	**И**	**ИЛ**
Donacia clavipes	**ИЛ**	**ИЛ**		**И**	**ИЛ**		
Donacia crassipes	**И**	**ИЛ**			**И**		
Donacia dentata	**ИЛ**	**ИЛ**		**И**	**ИЛ**		**ИЛ**
Donacia fennica	**ИЛ**	**ИЛ**					
Donacia impressa	**ИЛ**	**ИЛ**			**И**		
Donacia malinovskyi	**И**	**ИЛ**			**И**		
Donacia marginata	**ИЛ**	**ИЛ**	**ИЛ**		**ИЛ**		**ИЛ**
Donacia obscura		**ИЛ**	**И**				**И**
Donacia semicuprea	**ИЛ**	**ИЛ**	**И**		**И**		**И**
Donacia simplex	**ИЛ**			**ИЛ**	**И**		**И**
Donacia sparganii	**ИЛ**	**ИЛ**					
Donacia thalassina	**И**	**ИЛ**	**И**		**ИЛ**	**И**	**ИЛ**
Donacia tomentosa	**ИЛ**	**И**			**И**		

Таблица 4. Биотопическое распределение радужниц (И – имаго, Л – личинки) европейской части России и сопредельных территорий (окончание).

вид радужницы	биотопы						
	река (+ протока + ручей)	озеро (+ старица)	болото	просветы воды и мелиоративные канавы на болоте	пруд искус-ственный	канава у шоссе	канава в городе
Donacia versicolorea	**И**	**ИЛ**			**ИЛ**	**И**	**ИЛ**
Donacia vulgaris	**ИЛ**	**ИЛ**		**И**	**ИЛ**	**И**	**ИЛ**
Macroplea appendiculata	**ИЛ**	**ИЛ**			**ИЛ**		**ИЛ**
Plateumaris braccata	**И**	**ИЛ**	**ИЛ**		**И**		
Plateumaris consimilis			**ИЛ**				
Plateumaris discolor		**И**	**ИЛ**	**И**	**И**	**ИЛ**	
Plateumaris rustica	**И**	**И**	**И**		**И**		
Plateumaris sericea	**ИЛ**	**И**			**ИЛ**	**И**	**И**
Plateumaris weisei		**И**	**И**				
всего видов	23	26	12	6	21	8	14

Таблица 5. Приуроченность палеарктических радужниц к разным экологическим группам кормовых растений (начало).

Кормовые растения		
приподнятые над водой	с плавающими листьями	погруженные
Donacia antiqua	*Donacia aquatica*	*Donacia sparganii*
Donacia apricans	*Donacia crassipes*	*Macroplea appendiculata*
Donacia aquatica	*Donacia dentata*	*Macroplea huaxiensis*
Donacia bicolora	*Donacia galaica*	*Macroplea japana*
Donacia bicoloricornis	*Donacia gracilipes*	*Macroplea mutica*
Donacia brevicornis	*Donacia lenzi*	*Macroplea pubipennis*
Donacia brevitarsis	*Donacia malinovskyi*	*Neohaemonia voronovae*
Donacia cinerea	*Donacia ozensis*	
Donacia clavareaui	*Donacia provostii*	
Donacia clavipes	*Donacia simplex*	
Donacia dentata	*Donacia sparganii*	
Donacia fennica	*Donacia versicolorea*	
Donacia flemola	*Donacia vulgaris*	
Donacia gracilipes	*Macroplea appendiculata*	
Donacia hirtihumeralis		
Donacia impressa		
Donacia japana		
Donacia katsurai		
Donacia lenzi		
Donacia marginata		
Donacia nitidior		
Donacia obscura		
Donacia ochroleuca		
Donacia provostii		
Donacia reticulata		
Donacia semicuprea		
Donacia simplex		
Donacia splendens		
Donacia springeri		
Donacia thalassina		
Donacia tomentosa		
Donacia tuberfrons		
Donacia versicolorea		
Donacia vulgaris		
Macroplea appendiculata		
Macroplea japana		
Macroplea ranina		
Plateumaris akiensis		
Plateumaris braccata		

Таблица 5. Приуроченность палеарктических радужниц к разным экологическим группам кормовых растений (окончание).

Кормовые растения		
приподнятые над водой	с плавающими листьями	погруженные
Plateumaris consimilis		
Plateumaris constricticollis		
Plateumaris discolor		
Plateumaris roscida		
Plateumaris rustica		
Plateumaris sericea		
Plateumaris shirahatai		
Plateumaris weisei		
47 видов	14 видов	7 видов

Таблица 6. Видовой состав радужниц и их кормовых растений в оз. Глубокое (начало).

Вид радужницы / кормовое растение личинок	1901–1912гг.	1991–1998гг.
Donacia aquatica	+	+
Carex spp.	+	+
Donacia bicolora	-	+
Sparganium erectum	-	- (окрестности: +)
Donacia brevitarsis	+	- (окрестности: +)
Carex vesicaria	-	- (окрестности: +)
Donacia cinerea	+	+
Typha latifolia	+	+
Donacia clavipes	+	+
Phragmites australis	+	+
Donacia crassipes	+	+
Nuphar lutea	+	+
Nymphaea candida	+	+
Donacia dentata	-	+
Sagittaria sagittifolia	+	+
Donacia impressa	+	-
Scirpus lacustris	-	-
Donacia obscura	+	+
Carex spp.	+	+
Donacia semicuprea	+	-
Glyceria maxima	-	-
Donacia simplex	+	- (окрестности: +)
Sparganium erectum	-	- (окрестности: +)
Donacia sparganii	+	+
Sparganium angustifolium	+	+
Myriophyllum spicatum	+	+
Donacia versicolorea	+	+
Potamogeton natans	+	+

Таблица 6. Видовой состав радужниц и их кормовых растений в оз. Глубокое (окончание).

Вид радужницы / кормовое растение личинок	1901–1912гг.	1991–1998гг.
Donacia vulgaris	+	+
Typha latifolia	+	+
Macroplea appendiculata	-	+
Batrachium trichophyllum	?	+
Carex spp.	+	+
Potamogeton natans, P. praelongus, P. perfoliatus	+	+
Myriophyllum spicatum	+	+
Plateumaris braccata	+	+
Phragmites australis	+	+

Таблица 7. Суточный рацион имаго некоторых водных листоедов (по: Smirnov, 1961).

вид	пол	кормовое растение	суточный рацион
Donacia crassipes	♀	*Nymphaea candida*	54
	♂		8
Donacia vulgaris	?	*Typha latifolia*	29
Donacia dentata	♀	*Sagittaria sagittifolia*	21,5
	♂		3
Galerucella nymphaeae	?	*Nuphar lutea*	130

Суточный рацион = (масса съеденной пищи / масса жука) **x** 100%

Таблица 8. Широта кормовой специализации радужниц (начало).

Условные обозначения: М – монофаг, НО – настоящий олигофаг, П1 – полифаг 1-й степени, П2 – полифаг 2-й степени, ШО – широкий олигофаг (объяснение терминов в тексте: Глава 11, раздел "Анализ кормовой специализации радужниц").

вид радужницы	имаго	личинка
Donacia akiyamai	М	?
Donacia antiqua	М	М
Donacia apricans	ШО	?
Donacia aquatica	П2	П2
Donacia bicolora	ШО	ШО
Donacia bicoloricornis	ШО	М
Donacia brevicornis	П1	М
Donacia brevitarsis	М	М
Donacia cinerea	ШО	ШО
Donacia clavareaui	?	НО
Donacia clavipes	ШО	ШО
Donacia crassipes	НО	НО
Donacia dentata	ШО	ШО
Donacia fennica	М	М
Donacia flemola	М	М

Таблица 8. Широта кормовой специализации радужниц (продолжение).

Условные обозначения: М – монофаг, НО – настоящий олигофаг, П1 – полифаг 1-й степени, П2 – полифаг 2-й степени, ШО – широкий олигофаг (объяснение терминов в тексте: Глава 11, раздел "Анализ кормовой специализации радужниц")

вид радужницы	имаго	личинка
Donacia gracilipes	П1	ШО
Donacia hirtihumeralis	?	М
Donacia impressa	НО	М
Donacia japana	М	М
Donacia katsurai	ШО	М
Donacia lenzi	?	М
Donacia malinovskyi	М	М
Donacia marginata	ШО	ШО
Donacia nitidior	?	М
Donacia obscura	М	М
Donacia ochroleuca	М	?
Donacia ozensis	М	М
Donacia provostii	ШО	П2
Donacia reticulata	ШО	?

Таблица 8. Широта кормовой специализации радужниц (продолжение).

Условные обозначения: М – монофаг, НО – настоящий олигофаг, П1 – полифаг 1-й степени, П2 – полифаг 2-й степени, ШО – широкий олигофаг (объяснение терминов в тексте: Глава 11, раздел "Анализ кормовой специализации радужниц").

вид радужницы	имаго	личинка
Donacia semicuprea	ШО	М
Donacia simplex	ШО	М
Donacia sparganii	ШО	П2
Donacia splendens hiurai	?	М
Donacia splendens splendens	ШО	?
Donacia springeri	М	?
Donacia thalassina intermedia	М	М
Donacia thalassina thalassina	ШО	ШО
Donacia tomentosa	ШО	ШО
Donacia tuberfrons	?	М
Donacia versicolorea	ШО	ШО
Donacia vulgaris	ШО	ШО
Macroplea appendiculata	П2	П2
Macroplea huaxiensis	П1	П1
Macroplea japana	?	М

Таблица 8. Широта кормовой специализации радужниц (продолжение).

Условные обозначения: М – монофаг, НО – настоящий олигофаг, П1 – полифаг 1-й степени, П2 – полифаг 2-й степени, ШО – широкий олигофаг (объяснение терминов в тексте: Глава 11, раздел "Анализ кормовой специализации радужниц").

вид радужницы	имаго	личинка
Macroplea mutica	П2	П2
Macroplea pubipennis	П2	М?
Macroplea ranina	?	М
Neohaemonia voronovae	П2	П2
Plateumaris akiensis	?	М
Plateumaris braccata	ШО	ШО
Plateumaris consimilis	ШО	М
Plateumaris constricticollis babai	?	М
Plateumaris constricticollis chugokuensis	?	НО
Plateumaris constricticollis constricticollis	?	М
Plateumaris constricticollis toyamensis	?	М
Plateumaris discolor	ШО	ШО
Plateumaris roscida	М	?

Таблица 8. Широта кормовой специализации радужниц (окончание).

Условные обозначения: М – монофаг, НО – настоящий олигофаг, П1 – полифаг 1-й степени, П2 – полифаг 2-й степени, ШО – широкий олигофаг (объяснение терминов в тексте: Глава 11, раздел "Анализ кормовой специализации радужниц").

вид радужницы	имаго	личинка
Plateumaris rustica	М	М
Plateumaris sericea	ШО	ШО
Plateumaris shirahatai	М	М
Plateumaris weisei	М	М

Таблица 9. Ухаживание и форма теменных бугорков у самок радужниц

Вид	Теменные бугорки самки	Ухаживание
Donacia aquatica	В	+
Donacia bicolora	В	+
Donacia brevitarsis	-	+
Donacia cinerea	П	+
Donacia clavipes	П	-
Donacia crassipes	В	+
Donacia dentata	В	+
Donacia obscura	В	+
Donacia simplex	П	+
Donacia sparganii	В	+
Donacia thalassina	В	+
Donacia versicolorea	П	-
Donacia vulgaris	П	+
Plateumaris braccata	-	-
Plateumaris discolor	-	-
Plateumaris sericea	-	-

Условные обозначения: В – выпуклые теменные бугорки, П – плоские теменные бугорки, прочерк – теменные бугорки отсутствуют. Ухаживание: знак «плюс» – имеется, «минус» – отсутствует.

Таблица 10. Положение передних лапок самца во время спаривания у некоторых радужниц.

вид	положение передних лапок самца на теле самки										
	теменные бугорки		лобные бугорки		голова за глазами		переднеспинка				основание надкрылий
	чешет	касается	чешет	касается	чешет	касается	касается		чешет		касается
							верх	бока	бугры	бока	
Donacia:											
aquatica	П К	П К									
bicolora	П К										
brevitarsis	П К	П К					П К				
cinerea	П К	П К			К	К	К	П К	К	П	
clavipes		П					П К	К			
crassipes	П К	П К					П К				П К
dentata			П	П К							
obscura	К	К	П	П	К	К	К				
simplex	П	П			П К	П К	К				
sparganii	П К				К		К				
thalassina	П				К	К	К				
versicolorea		П К					П К				
vulgaris	П		П				К	К	К		К
Plateumaris:											
braccata											П К
discolor								П К			
sericea						П	П	П К			

Условные обозначения: П – подготовительный этап спаривания; К – копуляция.

Таблица 11. Средние значения и пределы изменчивости ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia semicuprea* (в мм).

личиночный возраст	число экземпляров	ширина головы			длина крючков		
		минимум	максимум	среднее	минимум	максимум	среднее
1	8	0,23	0,26	0,24	0,17	0,18	0,18
2	19	0,26	0,30	0,29	0,21	0,26	0,24
3	130	0,32	0,41	0,36	0,27	0,36	0,32
4	304	0,39	0,60	0,48	0,38	0,51	0,45
5	466	0,53	0,71	0,62	0,54	0,71	0,63

Таблица 12. Средние значения и пределы изменчивости ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia thalassina* (в мм).

личиночный возраст	число экземпляров	ширина головы			длина крючков		
		минимум	максимум	среднее	минимум	максимум	среднее
1	10	0,24	0,27	0,26	0,15	0,18	0,16
2	13	0,29	0,32	0,30	0,24	0,26	0,25
3	53	0,33	0,42	0,39	0,30	0,39	0,34
4	88	0,47	0,59	0,51	0,44	0,54	0,49
5	113	0,57	0,74	0,65	0,60	0,78	0,69

Таблица 13. Средние значения и пределы изменчивости ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia clavipes* (в мм).

личиночный возраст	число экземпляров	ширина головы			длина крючков		
		минимум	максимум	среднее	минимум	максимум	среднее
1	3	0,27	0,29	0,28	0,17	0,18	0,17
2	59	0,32	0,39	0,35	0,24	0,35	0,28
3	169	0,38	0,54	0,46	0,38	0,54	0,45
4	127	0,50	0,71	0,64	0,60	0,81	0,71
5	189	0,75	1,01	0,88	0,92	1,20	1,06

Таблица 14. Средние значения и пределы изменчивости ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia dentata* (в мм).

личиночный возраст	число экземпляров	ширина головы			длина крючков		
		минимум	максимум	среднее	минимум	максимум	среднее
1	21	0,21	0,26	0,24	0,17	0,23	0,19
2	4	0,26	0,29	0,27	0,23	0,28	0,26
3	39	0,33	0,42	0,37	0,30	0,45	0,38
4	81	0,45	0,59	0,51	0,47	0,60	0,52
5	107	0,62	0,78	0,68	0,63	0,83	0,74

Таблица 15. Средние значения и пределы изменчивости ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia aquatica* (в мм).

личиночный возраст	число экземпляров	ширина головы			длина крючков		
		минимум	максимум	среднее	минимум	максимум	среднее
1	-	?	?	?	?	?	?
2	-	?	?	?	?	?	?
3	10	0,33	0,39	0,36	0,38	0,47	0,43
4	61	0,42	0,53	0,48	0,56	0,72	0,63
5	183	0,57	0,74	0,64	0,77	0,96	0,87

Таблица 16. Средние значения и пределы изменчивости ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia brevitarsis* (в мм).

личиночный возраст	число экземпляров	ширина головы			длина крючков		
		минимум	максимум	среднее	минимум	максимум	среднее
1	-	?	?	?	?	?	?
2	17	0,28	0,32	0,31	0,25	0,32	0,27
3	123	0,34	0,43	0,38	0,25	0,42	0,35
4	107	0,45	0,58	0,51	0,39	0,52	0,47
5	165	0,54	0,74	0,66	0,54	0,72	0,64

Таблица 17. Средние значения и пределы изменчивости ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Donacia crassipes* (в мм).

личиночный возраст	число экземпляров	ширина головы			длина крючков		
		минимум	максимум	среднее	минимум	максимум	среднее
1	15	0,20	0,26	0,24	0,17	0,26	0,24
2	2	0,29	0,31	0,30	0,34	0,38	0,36
3	37	0,38	0,43	0,41	0,54	0,66	0,64
4	84	0,46	0,62	0,56	0,97	1,25	1,09
5	45	0,66	0,88	0,76	1,55	1,95	1,77

Таблица 18. Средние значения и пределы изменчивости ширины головы и длины брюшных крючков у личинок *Macroplea appendiculata* (в мм).

личиночный возраст	число экземпляров	ширина головы			длина крючков		
		минимум	максимум	среднее	минимум	максимум	среднее
1	-	?	?	?	?	?	?
2	2	0,29	0,30	0,30	0,27	0,27	0,27
3	50	0,35	0,44	0,37	0,35	0,44	0,38
4	151	0,42	0,56	0,48	0,47	0,65	0,56
5	117	0,53	0,71	0,63	0,71	0,90	0,79

Таблица 19. Фенология имаго некоторых видов радужниц и их кормовых растений в Московской области.

	май	июнь			июль			август			сентябрь	
	декады	декады			декады			декады			декады	
	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II
ЖУКИ ПИТАЮТСЯ ПЫЛЬЦОЙ												
лёт *Donacia brevitarsis*	+	+	+									
цветение *Carex vesicaria*	+	+	+									
лёт *Donacia thalassina*			+	+	+							
цветение *Eleocharis palustris*			+	+	+	+						
ЖУКИ ПИТАЮТСЯ ЛИСТЬЯМИ												
лёт *Donacia clavipes*		+	+	+	+	+						
цветение *Phragmites australis*								+	+	+	+	+

Таблица 20. Асинхронность развития радужниц.

вид	одновременное существование в одном поколении (число месяцев)					
	личинок второго и третьего возрастов	личинок третьего и четвертого возрастов	личинок четвертого и пятого возрастов	личинок пятого возраста во внешней среде и в коконе	личинок пятого возраста и куколки в коконе	куколки и имаго в коконе
Donacia aquatica	?	5	3	1	2	1
D. brevitarsis	2	11	1	1	1	1
D. clavipes	12	6	14	2	11	11
D. crassipes	?	12	1	4	1	1
D. dentata	10	3	4	2	2	1
D. semicuprea	10	11	13	2	4	10
D. thalassina	2	4	4	2	2	9
Macroplea appendiculata	2	12	11	2	1	1

Таблица 21. Зимующие в коконах стадии некоторых радужниц.

Donacia thalassina

стадия	Число найденных экземпляров	
	до зимовки (август-сентябрь)	после зимовки (апрель-май)
личинка	3	-
куколка	13	3
имаго	5	17

Donacia clavipes

стадия	Число найденных экземпляров	
	до зимовки (сентябрь-октябрь)	после зимовки (май)
личинка	4	5
куколка	15	2
имаго	50	17

Таблица 22. Жуки-радужницы в пище разных животных (начало).

Вид радужницы	Кто питается радужницей	Местонахождение	Источник информации
Евразиатские виды			
Donacia aquatica	Озерная лягушка *Pelophylax ridibundus*	Россия: Мордовия	Ruchin, Ryzhov (2002)
Donacia bicolora	Большая выпь (птенец) *Botaurus stellaris*	Беларусь: Брестская обл., Белозерск	Персональное сообщение С.К. Рындевича
Donacia cinerea	Большая выпь (птенец) *Botaurus stellaris*	Беларусь: Брестская обл., Белозерск	Персональное сообщение С.К. Рындевича
Donacia clavipes	Съедобная лягушка *Pelophylax esculentus*	Великобритания (Лондон), пруд	Maulik (1947)
Donacia clavipes	Тиркушка луговая *Glareola pratincola*	Россия: Дагестан	экземпляр из коллекции ЗИН
Donacia clavipes	Озерная лягушка *Pelophylax ridibundus*	Беларусь: Минская обл., Несвижский р-н, пруд	Янчуревич с соавт. (2010)
Donacia clavipes	Прудовая лягушка *Pelophylax lessonae*	Беларусь: Минская обл., Несвижский р-н, р. Уша	Янчуревич с соавт. (2010)
Donacia clavipes	Большая выпь *Botaurus stellaris*, малая выпь *Ixobrychus minutus*, кулики	Беларусь	Янчуревич с соавт. (2010)
Donacia clavipes	Клоп-ранатра *Ranatra*, ктыри Asilidae	Беларусь	Янчуревич с соавт. (2010) и персональное сообщение С.К. Рындевича
Donacia crassipes	Озерная лягушка *Pelophylax ridibundus*	Беларусь:Минская обл., Несвижский р-н, пруд	Персональное сообщение С.К. Рындевича
Donacia dentata	Большая выпь (птенец) *Botaurus stellaris*	Беларусь: Брестская обл., Белозерск	Персональное сообщение С.К. Рындевича
Donacia impressa	Большая выпь (птенец) *Botaurus stellaris*	Беларусь: Брестская обл., Белозерск	Персональное сообщение С.К. Рындевича
Donacia impressa	Лягушка *Pelophylax*	Россия: Липецкая обл.	Цуриков (2009)

Таблица 22. Жуки-радужницы в пище разных животных (продолжение).

Вид радужницы	Кто питается радужницей	Местонахождение	Источник информации
Donacia semicuprea	Большая выпь (птенец) *Botaurus stellaris*	Беларусь: Брестская обл., Белозерск	Персональное сообщение С.К. Рындевича
Donacia semicuprea	Речной окунь *Perca fluviatilis*	Беларусь	Персональное сообщение С.К. Рындевича
Donacia semicuprea	Лягушка *Pelophylax*	Россия: Липецкая обл.	Цуриков (2009)
Donacia thalassina	Большая выпь (птенец) *Botaurus stellaris*	Беларусь: Брестская обл., Белозерск	Персональное сообщение С.К. Рындевича
Donacia tomentosa	Большая выпь (птенец) *Botaurus stellaris*	Беларусь: Брестская обл., Белозерск	Персональное сообщение С.К. Рындевича
Donacia tomentosa	Грач *Corvus frugilegus*	Россия: Липецкая обл., Липецк	Прокин с соавт. (2007)
Donacia tomentosa	Лягушка *Pelophylax*, жаба *Bufo*	Россия: Липецкая обл.	Цуриков (2009)
Donacia vulgaris	Ротан-головешка *Perccottus glenii*	Россия: Самарская обл.	Reshetnikov et al. (2013) и персональное сообщение А.Н. Решетникова
Donacia vulgaris	Ротан-головешка *Perccottus glenii*	Россия: Московская обл., Рузский р-н, пруд	материал А.Н. Решетникова
Donacia vulgaris	Большая выпь (птенец) *Botaurus stellaris*	Беларусь: Брестская обл., Белозерск	Персональное сообщение С.К. Рындевича
Donacia sp.	Ротан-головешка *Perccottus glenii*	Россия: Самарская обл.	Reshetnikov et al. (2013) и персональное сообщение А.Н. Решетникова
Donacia sp.	Красношейная поганка *Podiceps auritus*	Северная Норвегия, пресные озера	Fjellberg (1970)
Donacia sp.	Большая выпь (птенец) *Botaurus stellaris*	Польша	Polak (2007)
Donacia sp.	Озерная лягушка *Pelophylax ridibundus*	Россия: Мордовия	Ruchin, Ryzhov (2002)
Donacia sp.	Чомга *Podiceps cristatus*	Латвия, Кавказ, Казахстан	Бородулина (1976)

Таблица 22. Жуки-радужницы в пище разных животных (продолжение).

Вид радужницы	Кто питается радужницей	Местонахождение	Источник информации
Donacia sp.	Чирок-трескунок *Anas querquedula*	Россия: Горьковское водохранилище	Молодовский (1971)
Donacia sp.	Клопы-водомерки *Gerridae*	Россия: Самарская область	Павлов (1984)
Macroplea mutica	Красношейная поганка *Podiceps auritus*	Северная Норвегия, пресные озера	Fjellberg (1970)
Macroplea mutica	Хариус европейский *Thymallus thymallus*	«Лапландия»	Hellen (1937)
Macroplea ranina	Лягушка из семейства Ranidae	Китай: Сычуань	Lou et al. (2011)
Plateumaris sericea	Озерная лягушка *Pelophylax ridibundus*	Беларусь: Брестская обл., Барановичи, водохранилище	Янчуревич с соавт. (2010)
Plateumaris sericea	Прудовая лягушка *Pelophylax lessonae*	Беларусь: Брестская обл., Барановичи, мелиоративные каналы	Янчуревич с соавт. (2010)
Plateumaris sericea	Большой кроншнеп *Numenius arquata* и другие кулики	Беларусь	Янчуревич с соавт. (2010)
Plateumaris sericea	Лягушка *Pelophylax,* грач *Corvus frugilegus*	Россия: Липецкая обл.	Цуриков (2009)
Plateumaris weisei	Лягушка сибирская *Pelophylax amurensis*	Монголия: Селенгинский аймак, оз. Гялян-Нур	материал Л.Н. Медведева
Donaciinae	Шилохвость *Anas acuta*, широконоска *A. clypeata*, свиязь *A. penelope*	Россия: Сибирь	Дубешко, Медведев (1989)

Таблица 22. Жуки-радужницы в пище разных животных (окончание).

Американские виды			
Donacia edentata	Миссисипский аллигатор *Alligator mississippiensis*	США: шт. С. Каролина	Marx (1957)
Donacia sp.	птицы: *Micropalama himantopus, Limosa haemastica, Calidris alpina, C. minutilla, C. pusilla, Lobipes lobatus, Limnodromus griseus, Charadrius semipalmatus, Tringa flavipes, Pluvialis dominica*	Канада: пров. Манитоба	Baker (1977)
Donacia sp.	Лодкохвостый гракл *Quiscalus major,* Краснокрылый трупиал *Agelaius phoeniceus*	США	Haag et al. (1987)
Donacia sp.	Пятнистая лягушка *Pelophylax pretiosa*	США: шт. Вайоминг	Turner (1959)
Donacia sp.	Ктырь ляфрия *Laphria flavicollis*	США: шт. Нью-Джерси	https://www.flickr.com, nick-name: Dah Professor, 8.6.2010