

Возрастные изменения биометрических показателей личинок листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae)

Age-related changes of biometric indicators of larvae of leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae)

И.Г. Пронина
I.G. Pronina

Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Ленинский проспект 33, Москва 119071 Россия. E-mail: irina018@yandex.ru.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS Leninskij Prosp. 33, Moscow 119071 Russia.

Ключевые слова: личинки, Chrysomelidae, возрастные изменения, биометрические показатели.

Key words: larvae, Chrysomelidae, age-related changes, biometric indicators.

Резюме. Приведён анализ возрастных изменений биометрических показателей головной капсулы и тела открытоживущих личинок семейства Chrysomelidae. Определены пределы варибельности размеров головной капсулы и тела у каждого личиночного возраста. Отдельные показатели головной капсулы скоррелированы. По мере взросления личинок длина тела у отдельных экземпляров в каждом возрасте изменяется незначительно. Масса тела существенно возрастает в III возрасте. Достоверно доказано, что наиболее надёжным диагностическим признаком из исследованных биометрических показателей является ширина головной капсулы, которая варьирует в определённых интервалах у каждого вида.

Abstract. The analysis was conducted for age-related changes of biometric indicators of the head and body larvae of the family Chrysomelidae. The variability limits are defined for the size of the head and the body of each larvae of instar. The biometric parameters of the head are positively correlated. During the development larvae the body length changed slightly in separate specimens at each instar. The mass of the larva increases significantly in the third instar. Convincingly proved that the most reliable diagnostic feature out of studied biometric indicators is the width of the head capsule which varies within certain intervals in each species.

Введение

Изучение биометрических показателей часто используется для определения темпов и характера роста отдельных частей тела беспозвоночных с хитиновым покровом, у которых увеличение размеров происходит во время линек. Например, важное значение для исследований имеет определение возраста личинок, в частности личинок жуков листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae), нередко базирующееся на сравнениях размеров головной капсулы.

По литературным данным [Оглоблин, Медведев, 1971; Медведев, 1982; Kimoto, Takizawa, 1994; Steinhausen, 1994] принято, что возраст личинки листоеда возможно определить по ширине её го-

ловной капсулы, так как эта величина дискретна. Данный подход применим для сравнения темпов роста личинок одного поколения или одной кладки. Однако у личинок из разных местообитаний или принадлежащих к разным поколениям размеры головной капсулы могут отличаться у представителей одного и того же возраста. Для решения этой проблемы необходимо определить диапазон изменчивости размеров головной капсулы и других частей тела отдельных личиночных возрастов. Целью данной работы является выявление пределов варибельности и проведение сравнений биометрических показателей у открытоживущих личинок жуков листоедов разных возрастов.

Материал и методы

Сравнивались параметры головной капсулы, длина и масса тела у открытоживущих личинок листоедов. Для исследования были взяты массовые, широко распространённые виды — *Chrysomela populi* Linnaeus, 1758, *Plagioderma versicolora* (Laicharting, 1781), *Plagiosterna aenea* (Linnaeus, 1758), питающиеся на древесных растениях (осине, иве, ольхе); *Gastrophysa polygoni* (Linnaeus, 1758), *Chrysolina fastuosa* (Scopoli, 1763), *Crioceris quatuordecimpunctata* (Scopoli, 1763), *Altica* sp., питающиеся на травянистых растениях (горце, яснотке, спарже, кипрее). Имаго исследованных видов были собраны в мае-июле 2012 г. на территории разрозненных участков заповедника «Приволжская лесостепь», личинки были выращены в садках (при $t = 20-25$ °C). Личинки I возраста помещались по 5–10 экз. на лист, личинки II и III возрастов в процессе роста свободно распределялись по всему побегу кормового растения. Материал фиксировался в 70 % спирте и идентифицировался по определителям Медведева, Зайцева [1978] и Зайцева, Медведева [2009]. Для каждого вида биометрические показатели определялись у 40–100 экз.

При указании промеров в морфометрических характеристиках использованы следующие сокращения: ширина головной капсулы (ШГК) — расстояние между боковыми краями темени, толщина головной капсулы (ТГК) — расстояние между фронтальной плоскостью лба и затылком, длина головной капсулы (ДГК) — расстояние от переднего края лба до вершины темени, без учёта длины наличника и губы, масса тела (МТ), длина тела (ДТ). Измерения проводились с помощью микрометра и прецизионных весов.

Возрастные изменения отношений промеров у разных видов анализировались тестом ANOVA. Распределение параметров головной капсулы личинок модельных видов является нормальным (K-S d = 0,67, p > 0,20) Из многофакторного дисперсионного анализа были исключены данные *Plagiosterna aenea*, так как отсутствовали промеры личинок первого возраста. С помощью коэффициента Пирсона (r) оценивалась корреляция параметров головной капсулы. За уровень достоверности принята вероятность p < 0,05. Полученные данные обрабатывались в программах MS Exel и Statistica 7.0.

Результаты

В таблице 1 представлены средние значения длины, ширины и толщины головной капсулы у личинок в каждом возрасте. У *Chrysomela populi* Linnaeus, 1758 соотношения всех параметров головной капсулы имеют положительную корреляцию (r = 0,84–0,88), что говорит об их значительной взаимосвязи. Наибольшая взаимосвязь наблюдается между длиной и шириной головной капсулы (r = 0,88, p < 0,05, n = 93). В процессе развития происходит увеличение размеров головной капсулы, наиболее явные переходы к следующему возрасту при ширине 0,9 (переход между I–II возрастaми) и 1,4 мм (переход между II–III возрастaми), толщины — от 0,4 (в I возрасте) и 0,6 мм (во II возрасте) (рис. 1.1). Размеры головной капсулы достоверно различаются во всех возрастaх (рис. 2.1–4.1).

Таблица 1. Средние значения (mean±SE) биометрических показателей (мм, мг) в разных возрастaх (K-S d = 0,67, p > 0,20)

Table 1. Mean values (mean ± SE) of biometric indicators (mm, mg) at different ages (K-S d = 0.67, p > 0.20)

Параметры	Возраст		
	1	2	3
<i>Chrysomela populi</i>			
ШГК	0,77±0,012	1,21±0,027	1,61±0,026
ДГК	0,55±0,009	0,81±0,015	1,03±0,030
ТГК	0,39±0,007	0,61±0,015	0,76±0,017
ДТ	2,63±0,062	4,40±0,025	10,04±0,99
МТ	0,45±0,064	3,79±0,680	45,35±7,515

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continuation)

Параметры	Возраст		
	1	2	3
<i>Plagioder a versicolora</i>			
ШГК	0,40±0,007	0,69±0,014	0,83±0,016
ДГК	0,23±0,009	0,50±0,016	0,73±0,010
ТГК	0,21±0,007	0,37±0,009	0,41±0,010
ДТ	1,38±0,053	3,42±0,182	4,85±0,172
МТ	0,10±0,022	2,27±0,358	5,23±0,524
<i>Plagiosterna aenea</i>			
ШГК	≤0,90	1,05±0,013	1,46±0,024
ДГК	≤0,60	0,71±0,014	1,10±0,032
ТГК	≤0,50	0,54±0,014	0,68±0,020
ДТ	≤3,00	4,89±0,433	8,04±0,705
МТ	≤2,00	4,00±0,842	17,84±3,870
<i>Gastrophysa polygoni</i>			
ШГК	0,40±0,007	0,66±0,014	0,90±0,011
ДГК	0,27±0,010	0,44±0,017	0,67±0,018
ТГК	0,20±0,010	0,31±0,010	0,34±0,020
ДТ	0,96±0,078	2,05±0,218	3,21±0,260
МТ	0,10±0,046	0,45±0,156	3,29±0,522
<i>Chrysolina fastuosa</i>			
ШГК	0,58±0,029	1,00±0,031	1,36±0,011
ДГК	0,36±0,018	0,68±0,030	0,83±0,018
ТГК	0,26±0,014	0,43±0,021	0,59±0,013
ДТ	2,15±0,133	4,32±0,184	4,98±0,126
МТ	0,59±0,167	7,33±1,520	18,19±1,231
<i>Crioceris quatuordecimpunctata</i>			
ШГК	0,56±0,019	1,00±0,031	1,48±0,013
ДГК	0,36±0,019	0,72±0,017	1,05±0,022
ТГК	0,35±0,014	0,51±0,022	0,66±0,027
ДТ	1,70±0,109	3,12±0,589	6,62±0,642
МТ	0,30±0,082	2,83±0,703	13,91±3,033
<i>Altica sp.</i>			
ШГК	0,39±0,008	0,65±0,028	0,97±0,014
ДГК	0,21±0,008	0,43±0,025	0,67±0,016
ТГК	0,19±0,004	0,43±0,047	0,49±0,017
ДТ	1,98±0,197	4,17±0,352	7,96±0,410
МТ	0,10±0,016	3,50±1,554	7,63±0,701

Примечание: ширина головной капсулы (ШГК), толщина головной капсулы (ТГК), длина головной капсулы (ДГК), масса тела (МТ), длина тела (ДТ).

Comment: The width of the head capsule (ШГК), the thickness of the head capsule (ТГК), the length of the head capsule (ДГК), the body weight (МТ), the body length (ДТ).

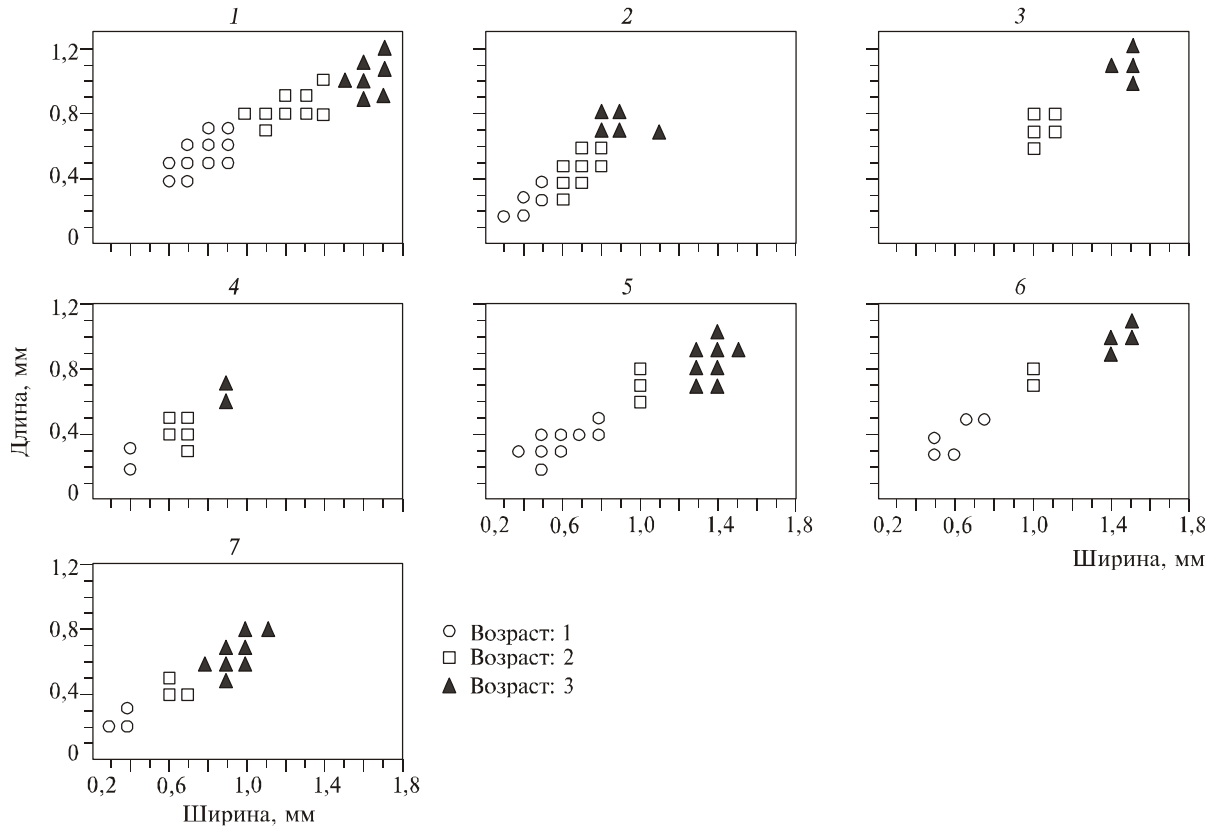


Рис. 1. Соотношение ширины и длины головной капсулы у личинок листоедов. 1 — *Ch. populi*, 2 — *P. versicolora*, 3 — *P. aenea*, 4 — *G. polygona*, 5 — *Ch. fastuosa*, 6 — *C. quatuordecimpunctata*, 7 — *Altica* sp.

Fig. 1. Width/length ratio of Chrysomelid larvae heads. 1 — *Ch. populi*, 2 — *P. versicolora*, 3 — *P. aenea*, 4 — *G. polygona*, 5 — *Ch. fastuosa*, 6 — *C. quatuordecimpunctata*, 7 — *Altica* sp.

У этого вида показатели длины и массы тела положительно взаимосвязаны ($r = 0,80$, $p < 0,05$). Длина тела в первом и втором возрасте различается незначительно. Наибольшее накопление массы происходит при переходе к третьему возрасту, в то же время увеличивается и длина тела. Вероятно, в этот период происходит максимальное накопление питательных веществ, необходимых для завершения личиночной фазы и окукливания.

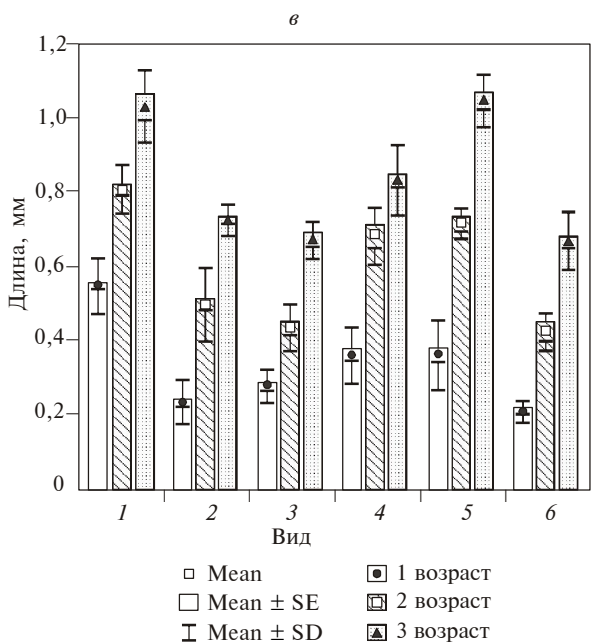
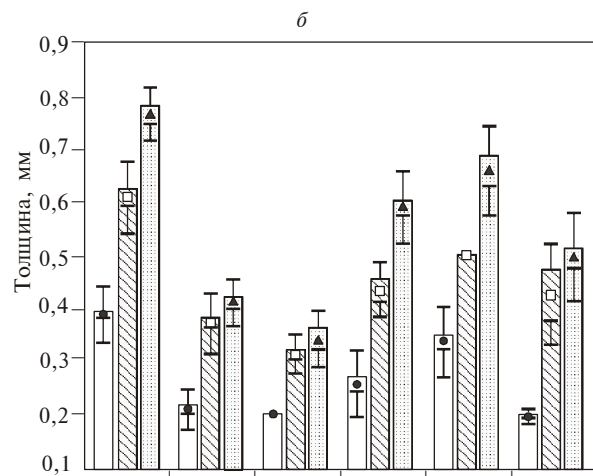
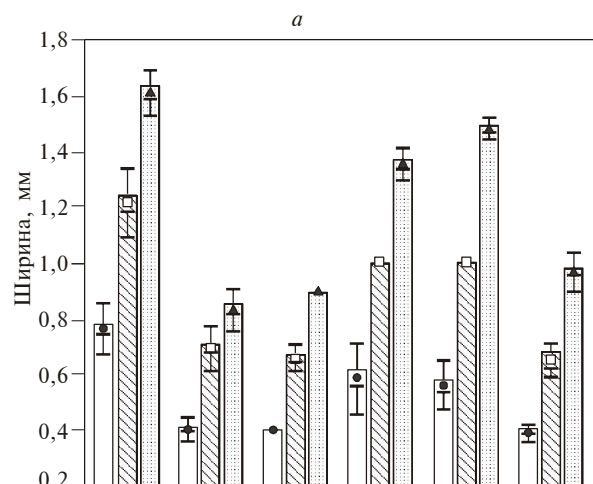
У *Plagiodera versicolora* (Laicharting, 1781) значения параметров головной капсулы варьируют у личинок разных возрастов (табл. 1). Измеренные величины положительно взаимосвязаны, наибольший коэффициент корреляции отмечен между длиной и шириной головной капсулы ($r = 0,88-0,95$, $p < 0,05$, $n = 99$). Результаты промеров показывают, что размер головной капсулы равномерно увеличивается к третьему возрасту (рис. 1.2). Порог перехода к следующему возрасту прослеживается по ширине головной капсулы на значениях от 0,6 мм (при переходе ко II возрасту) и 0,8 мм (при переходе к III возрасту). Пределы варибельности средних значений ширины и толщины перекрываются во втором и третьем возрасте (рис. 2.2, 3.2), а значения длины головной капсулы не перекрываются (рис. 4.2). Точно определить

личиночный возраст возможно только при наличии большой выборки личинок.

При сравнении параметров длины и массы тела ($r = 0,91$, $p < 0,05$) выявлено, что значения показателей увеличиваются в каждом возрасте, масса личинок увеличивается интенсивнее, чем длина. Максимальные значения зарегистрированы для третьего возраста (табл. 1).

У *Plagiosterna aenea* (Linnaeus, 1758) биометрические показатели были определены только для личинок второго и третьего возраста (табл. 1). При анализе длины и ширины головной капсулы было выявлено, что эти значения дискретны. Корреляция признаков положительна ($r = 0,57-0,75$, $p < 0,05$, $n = 30$), наибольший коэффициент корреляции отмечен между длиной и шириной головной капсулы. Размеры головной капсулы увеличиваются к третьему возрасту, порог перехода от II к III возрасту наблюдается при значении ширины головной капсулы от 1,1 до 1,4 мм. При переходе к третьему возрасту замечен скачок увеличения значений (рис. 1.3).

Во втором возрасте длина и масса тела увеличиваются незначительно, при переходе к третьему возрасту — резко повышается масса тела, в отличие от слабо изменяющейся длины тела ($r = 0,94$, $p < 0,05$).



У личинок *Gastrophysa polygoni* (Linnaeus, 1758) параметры головной капсулы и тела варьируют во всех возрастах (табл. 1). Взаимосвязь признаков длины, ширины и толщины положительна ($r = 0,85-0,91$, $p < 0,05$, $n = 41$). Максимальное значение корреляции наблюдалось между шириной и длиной головной капсулы. Порог перехода между I–II возрастами по ширине головной капсулы 0,4–0,6 мм, между II–III возрастами — при 0,7–0,9 мм, при длине до 0,3 мм в первом и 0,5 мм во втором возрастах (рис. 1.4). Средние значения толщины головной капсулы значительно перекрываются во II и III возрастах, а значения ширины и длины головной капсулы не перекрываются (рис. 2.3–4.3).

Длина тела увеличивается равномерно, резкое накопление веса происходит в конце второго и всего третьего возраста.

У *Chrysolina fastuosa* (Scopoli, 1763) наиболее обособлены значения ширины, толщины, длины головной капсулы для личинок второго возраста (табл. 1). Взаимосвязь этих параметров положительна ($r = 0,87-0,91$, $p < 0,05$, $n = 53$). Пороги перехода составляют: по признаку ширины головной капсулы от I к II возрасту 0,8–1,0 мм, от II к III возрасту — 1,0–1,3 мм (рис. 1.5); по признаку её толщины между I–II возрастами 0,4 мм и между II–III возрастами 0,5 мм. Средние значения длины головной капсулы (рис. 2.4–4.4) перекрываются, так что по этому признаку различить личинок II и III возрастов трудно.

Сравнение показателей длины и массы тела ($r = 0,96$, $p < 0,05$) показало, что интенсивное накопление массы происходит равномерно в каждом возрасте, длина тела меняется незначительно, особенно перед линькой на II возраст.

У *Crioceris quatuordecimpunctata* (Scopoli, 1763) значения промеров головной капсулы положительно взаимосвязаны ($r = 0,92-0,98$, $p < 0,05$, $n = 40$). Чёткие пороги возрастных переходов наблюдаются: по ширине головной капсулы между I–II возрастами при значениях 0,7–1,0 мм, между II–III возрастами — при 1,0–1,4 мм; по толщине головной капсулы между I–II возрастами — при 0,4–0,5 мм, между II–III возрастами — при 0,5–0,8 мм (табл. 1.6). Значения ширины и длины головной капсулы дискретны, все параметры различаются в каждом возрасте (рис. 2.5–4.5)

Наибольшее накопление массы тела происходит при переходе к третьему возрасту, в процессе развития длина тела увеличивается равномерно.

Рис. 2–4. Ширина ($F_{10,350} = 31,39$, $p = 0,00$), толщина ($F_{10,350} = 10,99$, $p = 0,00$) и длина ($F_{10,350} = 7,44$, $p = 0,00$) головной капсулы в разных возрастах личинок листоедов: 1 — *Ch. populi*, 2 — *P. versicolora*, 3 — *G. polygoni*, 4 — *Ch. fastuosa*, 5 — *C. quatuordecimpunctata*, 6 — *Altica* sp.

Figs 2–4. The width ($F_{10,350} = 31.39$, $p = 0.00$), the thickness ($F_{10,350} = 10.99$, $p = 0.00$) and the length ($F_{10,350} = 7.44$, $p = 0.00$) of the head at different ages Chrysomelid larvae. 1 — *Ch. populi*, 2 — *P. versicolora*, 3 — *G. polygoni*, 4 — *Ch. fastuosa*, 5 — *C. quatuordecimpunctata*, 6 — *Altica* sp.

□ Mean
 □ Mean ± SE
 I Mean ± SD
 ● 1 возраст
 ▨ 2 возраст
 ▲ 3 возраст

У *Altica* sp. наиболее обособлены значения параметров головной капсулы для личинок первого возраста (табл. 1, рис. 1.7). Порог перехода ширины головной капсулы между I–II возрастными при значениях 0,4–0,6 мм, между II–III возрастными — при 0,7–0,8 мм. Наибольшая положительная взаимосвязь отмечается между шириной и длиной головной капсулы ($r = 0,92$, $p < 0,05$, $n = 42$). Пределы средних значений толщины перекрываются во II и III возрастах, показатели сильно колеблются во II возрасте. Параметры головной капсулы сильно варьируют, трудно установить границы возрастов, необходима большая выборка личинок (рис. 2.6–4.6).

Накопление массы тела происходит сразу после первой линьки личинок на II возраст ($r = 0,93$, $p < 0,05$). Наибольшие колебания индивидуальных показателей массы наблюдаются у личинок второго возраста. В третьем возрасте увеличение размеров тела продолжается. Пограничные значения длины и массы в разных возрастах частично перекрываются.

Многофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) показал, что возрастные изменения ширины ($F_{10,350} = 31,39$, $p = 0,00$), толщины ($F_{10,350} = 10,99$, $p = 0,00$) и длины ($F_{10,350} = 7,44$, $p = 0,00$) головной капсулы статистически достоверно различаются у личинок изученных видов. Наиболее надежным диагностическим признаком из исследованных биометрических показателей является ширина головной капсулы. Минимальная разница между средними значениями ширины и толщины наблюдается у *P. versicolora*, *G. polygoni*. Длина головной капсулы первого возраста значительно меньше, чем у второго и третьего возрастов у *C. quatuordecimpunctata*.

Возрастные изменения ширины головной капсулы у исследованных видов имеют различную амплитуду. Границы средних значений у видов достоверно различаются, во втором и третьем возрасте перекрываются только у *P. versicolora* (рис. 2).

Возрастные изменения толщины головной капсулы также имеют различную амплитуду. Пределы средних значений перекрываются во II и III возрастах у *P. versicolora*, *G. polygoni*, *Altica* sp. (рис. 3). Значения длины головной капсулы перекрываются только у *Ch. fastuosa* (II–III возраст) (рис. 4). Вероятно, это связано с видовыми особенностями личинок.

Средние значения длины и массы тела личинок исследованных видов также различаются в разных возрастах ($Wilks\ lambda = 0,228$, $F_{20,694} = 37,92$, $p = 0,00$). Однако у большинства видов пределы средних значений варьируют, а их границы накладываются друг на друга. Это связано с различной степенью растяженности сегментов тела, которая напрямую зави-

сит от питания личинок. Поэтому параметры длины и массы тела не подходят для точного определения возраста личинки. В I и II возрастах значения массы тела слабо различаются, в III возрасте резко увеличиваются. Незначительные изменения массы выявлены у *P. versicolora*, *G. polygoni*, *Altica* sp.

Выводы

У открытоживущих личинок параметры длины, ширины и толщины головной капсулы положительно скоррелированы между собой. Показано, что ширина головной капсулы не является полностью константным признаком, а имеет некоторый диапазон варьирования в отдельном личиночном возрасте. В процессе роста личинок наименьшие различия между отдельными особями наблюдаются только в первом возрасте. Наибольший разброс значений параметров головной капсулы наблюдается во II и III возрастах.

По мере взросления личинок длина тела у отдельных экземпляров в каждом возрасте изменяется незначительно. Масса тела существенно возрастает в III возрасте. По признакам длины и массы тела не прослеживаются пороги возрастных переходов, поэтому параметры не являются надёжными признаками для определения возраста.

Определены пределы варибельности биометрических параметров у личинок исследованных видов в разных возрастах. Достоверно доказано, что наиболее надёжным диагностическим признаком из исследованных биометрических показателей является ширина головной капсулы, которая варьирует в определённых интервалах у каждого вида.

Благодарности

Работа поддержана грантами президента РФ поддержки ведущих научных школ № НШ-609.2012.4 и Программы «Живая природа», проект 3.3.2.

Литература

- Зайцев Ю.М., Медведев Л.Н. 2009. Личинки жуков-листоедов России. М.: КМК. 246 с.
- Медведев Л.Н. 1982. Листоеды МНР. Определитель. Монография. М.: Наука. 304 с.
- Медведев Л.Н., Зайцев Ю.М. 1978. Личинки жуков-листоедов Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука. С.3–182.
- Оглоблин Д.А., Медведев Л.Н. 1971. Личинки жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) европейской части СССР. Л.: Наука. 124 с.
- Kimoto Sh., Takizawa H. 1994. Leaf beetles (Chrysomelidae) of Japan // Tokai University Press. P.1–539.
- Steinhausen W.R. 1994. Familie Chrysomelidae // В. Klausnitzer (Ed.): Die Larven der Käfer Mitteleuropas. Bd.2. Krefeld: Goecke & Evers. S.231–314.