

На правах рукописи

Дедюхин Сергей Викторович

**ФАУНА РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ ЖУКОВ
(COLEOPTERA: CHRYSOMELOIDEA, CURCULIONOIDEA)
ВОСТОКА РУССКОЙ РАВНИНЫ: СОСТАВ,
РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И
ПРОИСХОЖДЕНИЕ**

Специальность 03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Удмуртский государственный университет»

Научный консультант:

Коротяев Борис Александрович

доктор биологических наук,
ФГБУН Зоологический институт РАН,
ведущий научный сотрудник лаборатории
систематики насекомых

Официальные оппоненты:

Арзанов Юрий Генрихович

доктор биологических наук, профессор

Беньковский Андрей Олегович

доктор биологических наук,
ФГБУН Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
старший научный сотрудник лаборатории
почвенной зоологии и общей
энтомологии

Присный Александр Владимирович

доктор биологических наук, доцент,
ФГАОУ ВО «Белгородский
государственный национальный
исследовательский
университет», профессор
кафедры биологии

Ведущая организация:

ФГБУН Институт биологии Коми
научного центра Уральского отделения
РАН

Защита состоится 28 ноября 2017 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.01, созданного на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской академии наук, по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Зоологического института РАН, <http://www.zin.ru/>

Автореферат разослан « » июля 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук



Овчинникова Ольга Георгиевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Надсемейства Chrysomeloidea и Curculionoidea – крупнейшие группы растительноядных жесткокрылых, имеющие тесные трофические и топические связи с растениями, которые сложились на основе разных морфологических и экологических адаптаций, что определяет важность сравнительного подхода при изучении этих таксонов. В последние десятилетия по этим группам жуков вышло в свет значительное число крупных работ как в России, так и в европейских странах, однако сравнительный эколого-фаунистический анализ листоедов и долгоносиков для какого-либо региона никогда не выполнялся. Не проводилось и обобщающих исследований по данным группам жуков с охватом всей территории равнинного востока европейской части России, включающего ландшафты бореального экотона от Приволжской возвышенности до Предуралья. Большинство работ ограничивалось предварительной инвентаризацией фауны отдельных административных регионов.

Цель и задачи исследования. Цель настоящего исследования – установление состава и многосторонний анализ фауны жесткокрылых надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea востока Русской равнины (далее ВРР), а также сравнительное изучение распространения и экологических особенностей разных групп жуков-фитофагов в этом регионе.

В процессе работы решались следующие задачи. 1. Инвентаризация фауны изучаемых групп жуков-фитофагов и составление аннотированного каталога видов.

2. Зоогеографический анализ фауны с оценкой степени её своеобразия.

3. Получение и обобщение данных по трофическим связям видов жесткокрылых с растениями в пределах ВРР и сравнительный анализ пищевой специализации разных групп жуков-фитофагов.

4. Многоуровневый анализ пространственной дифференциации на территории ВРР фауны растительноядных жуков в целом и их отдельных групп.

5. Оценка видового богатства жуков-фитофагов на уровнях локальных фаун, парциальных фаун травянистых склонов, а также степных сообществ лесостепи ВРР.

6. Изучение консортивных связей растительноядных жуков с растениями в регионе и анализ группировок жуков, связанных с видами из ведущих семейств древесных и травянистых растений.

7. Попытка реконструкции основных этапов становления фауны ВРР с выделением групп реликтовых видов и их основных резерватов.

8. Установление видов жуков-фитофагов, требующих специальных мер охраны на территории ВРР.

Положения, выносимые на защиту.

1. Фауна жуков-фитофагов бореального экотона ВРР характеризуется высоким видовым и ареалогическим разнообразием, что обусловлено как современными (неоднородность зонально-ландшафтных условий и рельефа), так и историческими факторами (расположение ВРР в районе пересечения миграционных потоков из разных фауногенетических центров Палеарктики с третичного периода по настоящее время), приведшими к концентрации в регионе видов, характерных для таёжных, неморальнолесных, лесостепных и степных ландшафтов. Важнейшая черта фауны ВРР – симпатрия и синтопия западных и восточных по происхождению элементов, многие из которых находятся здесь на меридиональных границах или в островных частях ареалов, встречаясь часто совместно. Это явление имеет реликтовую природу и продолжается по меньшей мере со второй половины плейстоцена.

2. На широтном профиле бореального экотона ВРР при переходе от гумидных лесных к семиаридным травянистым ландшафтам происходит коренная перестройка таксономической, зоогеографической и экологической структуры фауны, сопровождаемая резким увеличением числа видов от средней тайги до южной лесостепи. Чрезвычайно высокое видовое богатство фауны лесостепи связано главным образом с очень большим разнообразием жуков-фитофагов в степных сообществах данной зоны.

3. Основные широтные рубежи, за которыми следуют самые резкие изменения состава и структуры фауны, не соответствуют границам между зонами (они сдвинуты к северу примерно на одну подзону), а различия между подзональными фаунами одной зоны часто более весомы, чем между фаунами контактирующих подзон соседних зон. Это обусловлено связью большинства видов растительноядных жуков с незональными биотопами и широким распространением на ВРР экстразональных ландшафтов.

4. Парциальные фауны травянистых склонов характеризуются повышенным видовым богатством жуков-фитофагов и экстразональными чертами. При этом даже в соседних подзонах аналогичные склоновые фауны имеют существенные различия, что позволяет использовать результаты их сравнительного анализа для выявления и уточнения широтных трендов.

5. Долгоносики (*Curculionidae* и *Apionidae*) отличаются от листоедов (*Chrysomelidae*) более высоким уровнем трофической специализации, что, вероятно, обусловлено эндофагией личинок большинства видов первых и, следовательно, более тесными их связями с кормовыми растениями. Степень зональной дифференциации фауны в семействе *Curculionidae* тоже заметно выше, чем в семействе *Chrysomelidae*, при этом в южном направлении возрастает доля долгоносиков как в подзональных, так и в парциальных фаунах.

6. Консорции конкретных видов (или групп морфологически близких видов) растений в крупных и экологически разнообразных родах обычно отличаются своеобразием группировок жуков-фитофагов, которое часто проявляется не только в наличии региональных монофагов, но и в разном составе олигофагов, а иногда и стенотопных полифагов. Комплексы жуков на растениях (как древесных, так и травянистых) вблизи границ ареалов растений и в нетипичных для них биотопах обычно существенно обеднены, поэтому при изучении консорций необходимо учитывать их пространственную изменчивость.

7. Весомую долю в фауне составляет гетерогенная и гетерохронная группа реликтовых элементов. Самые древние на ВРР – реликты североазиатского происхождения (восточностепные, некоторые арктобореальные, а также палеоэндемики Восточной Европы), сохранившиеся здесь из перигляциальных ландшафтов ледниковых периодов плейстоцена (а отдельные виды, возможно, – из прастепей третичного периода). Напротив, непрерывное существование в региональных рефугиумах некоторых неморальных реликтов можно обоснованно предполагать лишь с межледниковий позднего плейстоцена, а многих – только со среднего голоцена. К числу исторически наиболее постоянных (но не реликтовых) элементов фауны относится также большинство широколиственных и полизональных видов, высоко толерантных к климатическим изменениям и не связанных тесно с определенными зональными типами биоценозов. Значительная часть из них, вероятно, вошла в фауну ВРР в составе плейстоценовой лесостепи сибирского типа.

Научная новизна. Впервые в обширном регионе вблизи восточной границы Европы изучены в сравнительном аспекте два крупнейших надсемейства растительноядных жуков – Chrysomeloidea и Curculionoidea. Собраны и обобщены богатые данные по видовому составу, распространению, топическим и трофическим связям жуков-фитофагов для всей территории ВРР и составлен региональный аннотированный каталог, включающий зоогеографические и экологические сведения по 1260 видам этих надсемейств. Впервые проведён многосторонний анализ и показаны специфические черты фауны жуков-фитофагов востока Русской равнины. Выявлен ряд важных хронологических и экологических различий между листоедами и долгоносиками, в том числе более высокий уровень пищевой специализации долгоносиков. Значительно уточнено распространение многих видов. 118 видов впервые зарегистрированы на ВРР, из них 7 – впервые в фауне России, 11 – впервые в фауне европейской части России или Европы в целом. Помимо этого, обнаружены 5 еще не описанных видов (3 вида листоедов и 2 вида долгоносиков). Несколько сотен видов впервые указывается для отдельных природных и/или административных регионов.

Впервые получены подробные данные о дифференциации зональных, подзональных, локальных и парциальных (склоновых) фаун жуков-фитофагов ВРР (и фаун отдельных таксономических групп) вдоль широтного градиента от подзоны средней тайги до подзоны северной степи. Впервые с большой полнотой выявлен видовой состав надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea в степных сообществах лесостепной зоны и показаны значительные различия в составе комплексов растительноядных жуков между разными типами степей.

Впервые на ВРР подробно описаны состав группировок жесткокрылых, связанных с видами из ряда ведущих семейств древесных и травянистых растений, и закономерности пространственных изменений консорций. Для многих видов растений состав консорций из жесткокрылых-фитофагов установлен впервые.

Впервые проведён комплексный анализ реликтовых элементов фауны растительноядных жуков ВРР, выявлены их резерваты и предпринята попытка установления основных этапов формирования современной фауны региона.

Теоретическая и практическая ценность работы. Проведённые исследования вносят большой вклад в познание фауны жесткокрылых надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea востока Русской равнины, сделавший ее одной из наиболее полно изученных в России и на сопредельных территориях. В работе получен ряд важных количественных параметров биологического разнообразия, в том числе соотношение видового разнообразия фитофагов и высших растений в степных сообществах лесостепи, показаны закономерности внутри- и межзональной смен комплексов наземных беспозвоночных, формирования трофических связей растительноядных насекомых на региональном уровне и генезиса региональных миграционных фаун, расположенных на стыке ряда биогеографических выделов. Материалы диссертации закладывают основу для долговременного мониторинга биоты на территории ВРР (на примере изучаемых групп жуков). Существенное методологическое значение имеет применённый в диссертации комплексный подход к оценке пространственной дифференциации фауны на уровнях зональных, подзональных, локальных и парциальных фаун.

Обоснована необходимость охраны ряда видов жуков в регионах ВРР (обычно в составе реликтовых комплексов), что уже нашло применение в создании Красной книги Удмуртской Республики (2012). Конкретные сведения по трофическим связям, ландшафтно-биотопическим предпочтениям и относительной численности видов позволяют оценить их реальное и потенциальное хозяйственное значение (как

степень вредоносности одних видов, так и возможность использования других в биологическом методе сдерживания сорной растительности). Материалы диссертации используются при чтении общих и специальных дисциплин (зоология, энтомология, зоогеография, экология животных) в Удмуртском государственном университете.

Публикация и апробация результатов. Всего автор имеет 79 научных работ, из них по теме диссертации – 54, в том числе 17 статей – в журналах, рекомендованных ВАК РФ, и 1 монографию. Материалы диссертации рассмотрены на открытом заседании кафедры экологии животных Удмуртского университета и на семинаре лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН, доложены на 18 научных конференциях и симпозиумах, в том числе на международной научной конференции «Зоологические исследования в регионах России и на сопредельных территориях» (Саранск, 2010); на VII и VIII Межрегиональных совещаниях энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых в рамках Сибирской зоологической конференции (Новосибирск, 2006, 2010); на XIV съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012); на Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Проблемы прикладной и региональной географии» (Ижевск, 2012); Международной конференции «Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика, охрана» (Пенза, 2013), на VII международном симпозиуме «Степи Северной Евразии» (Оренбург, 2015).

Декларация личного участия автора. В основу диссертации положены оригинальные данные по видовому составу, распространению, ландшафтно-биотопическому размещению и кормовым связям жуков надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea, полученные в результате более чем двадцатилетних исследований автора на ВРР и сопредельных территориях. Автором лично проведено детальное изучение фауны этих групп в Удмуртии, в Высоком Заволжье Татарстана, на равнинных территориях Пермского края и Башкортостана, в лесостепном Оренбуржье и получены новые сведения по фауне Самарской и Ульяновской областей. Обработка материала и определение большинства видов жуков осуществлены автором лично. Основная часть материала хранится в научной коллекции автора (включающей только в смонтированном виде около 10 тыс. экземпляров жуков из этих групп).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из двух томов. Том I содержит введение, 9 глав, заключение, список литературы, 5 приложений и включает 437 страниц машинописного текста (из них 358 страниц основного текста), 54 рисунка, 39 таблиц и 5 приложений. Том II (Приложение 6) представляет собой аннотированный каталог растительноядных жесткокрылых надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea востока Русской равнины (объем 416 страниц). Список литературы содержит 528 источников, в том числе 82 на иностранных языках.

Благодарности. Я очень благодарен всем коллегам и энтомологам-любителям, способствовавшим проведению полевых исследований или оказавшим помощь в ходе работы над диссертацией. Я искренне признателен научному консультанту Б. А. Коротяеву, в течение многих лет поддерживавшему данное исследование, оказавшему неоценимую помощь при подготовке рукописи диссертации, в определении жуков и любезно предоставившему возможность работы с коллекцией ЗИН РАН.

Я благодарен моей жене Ольге за поддержку, понимание и терпение.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Регион исследований и история изучения фауны жуков-фитофагов востока Русской равнины

1.1. Границы и характеристика природных условий территории исследований. Территория исследований занимает равнинный восток европейской части России примерно в пределах 53–60° с. ш., 48–57° в. д., включая Вятско-Камский регион, северные половины Приволжской возвышенности, Низменного и Высокого Заволжья, а также Южное и Среднее Предуралье (с уникальным ландшафтным феноменом – Кунгурской островной лесостепью). В зональном отношении она охватывает отрезок бореального экотона от юга средней тайги до южной лесостепи включительно. Общая протяженность этого природного надрегиона составляет с севера на юг около 900 км, с запада на восток – около 500 км. В работу вошли материалы (оригинальные и литературные) по фаунам следующих административных регионов и их частей: Удмуртской Республики, Республики Татарстан, Чувашской Республики, Кировской и Ульяновской областей, Пермского края и Республики Башкортостан (до Урала), Самарской (кроме юга) и северо-запада Оренбургской областей.

1.2. История изучения листоедообразных и долгоносикообразных жуков на востоке Русской равнины. В разделе описана история исследования фауны растительноядных жуков на данной территории, показаны неполнота и неравномерность её изученности. До наших исследований довольно полно инвентаризация фауны жуков-фитофагов была проведена только в двух регионах (Ульяновская область и Чувашия), комплексный анализ был выполнен лишь в отношении фауны долгоносиков Ульяновской области (Исаев, 1994б).

Глава 2. Методы и материалы

В основу диссертации положен материал, собранный автором в ходе многолетних (1995–2016 гг.) исследований жесткокрылых ВРР. При этом с 2007 года осуществлялось целенаправленное изучение надсемейств Curculionoidea и Chrysomeloidea. Исследования проведены во всех подзонах и ландшафтных провинциях ВРР. При полевых работах совмещались два основных подхода: охват региона экспедиционными маршрутами и подробное изучение ряда локальных фаун и парциальных фаун травянистых склонов. Материал собран более чем в 150 географических точках. С высокой степенью полноты изучены 17 локальных и 22 склоновые фауны вдоль зонального трансекта ВРР (рис. 1). Для более объективного установления закономерностей пространственных изменений фауны (Главы 6 и 7) использованы также оригинальные и литературные данные по фаунам прилегающих к бореальному экотону ВРР с севера и юга территорий (средней тайги и северной степи), но в общий анализ фауны ВРР материалы из средней тайги (за исключением самого юга в пределах Вятско-Камского междуречья) и северной степи не включались.

Применялся комплекс традиционных методов эколого-фаунистических исследований растительноядных насекомых, основные из которых – энтомологическое кошение в разных типах растительных ассоциаций и направленные сборы жуков с кормовых растений (а в ряде случаев выведение имаго из личинок в лабораторных условиях). Региональный трофический спектр видов определен на основе оригинальных данных (кормовые связи жуков отмечены с несколькими сотнями видов растений) с учётом всех опубликованных данных других авторов (Исаев, 1994а, 2000а, 2005, 2007 и др.). Изучение консорциев проводилось на уровне конкретных видов растений во всех биотопах, в которых они произрастают, на разных стадиях развития и в разные сезоны года. Объем изученного материала составляет несколько десятков тысяч экземпляров жесткокрылых.

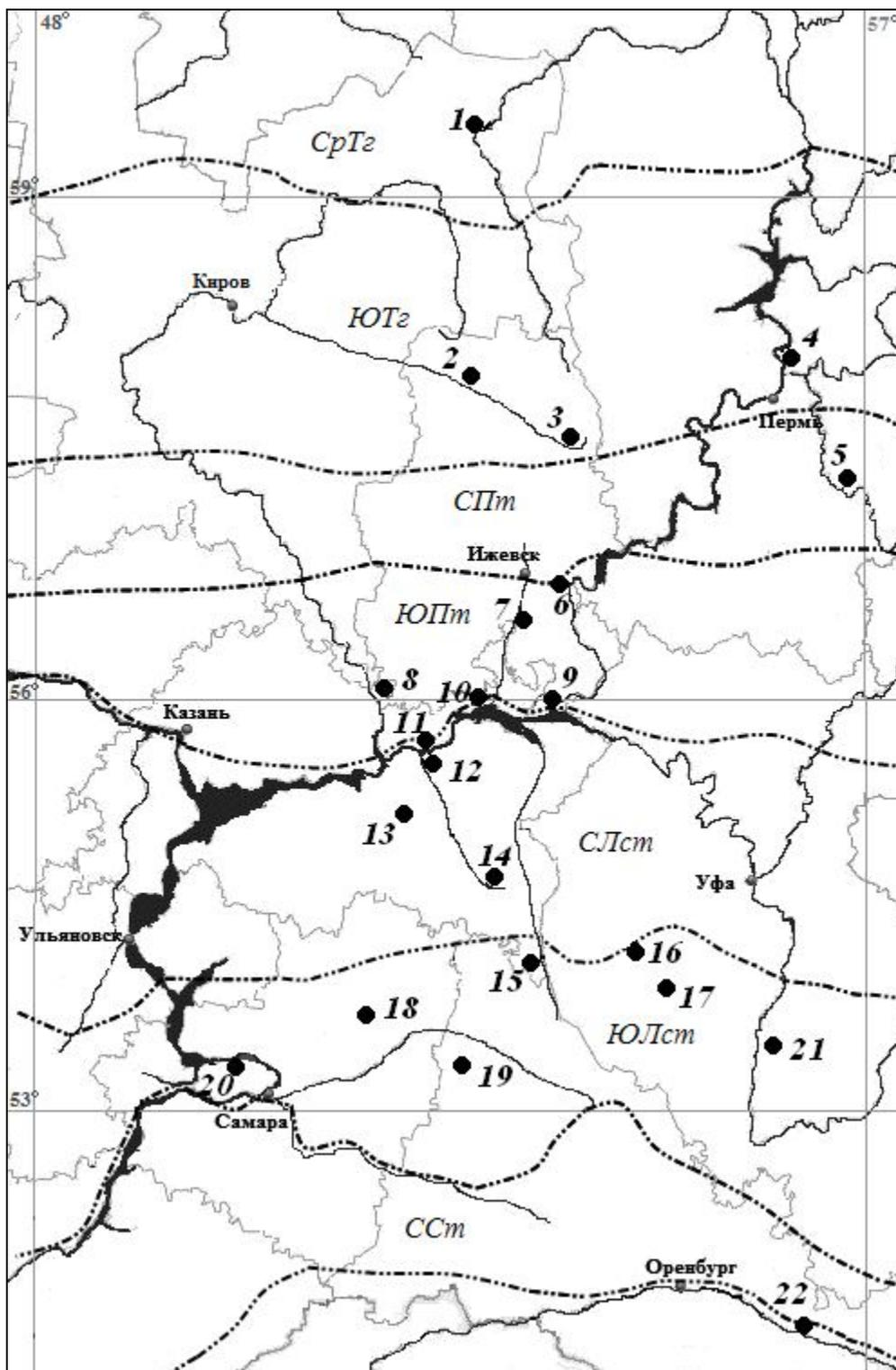


Рис. 1. Карта-схема природных подзон востока Русской равнины и расположение изученных парциальных фаун. **Условные обозначения.** *СрТг* – средняя тайга, *ЮТг* – южная тайга, *СПт* – северная подтайга, *ЮПт* – южная подтайга, *СЛст* – северная лесостепь, *ЮЛст* – южная лесостепь, *ССт* – северная степь. Штрихпунктирной линией обозначены подзональные рубежи. Парциальные фауны. 1. Лойинский склон. 2. Глазовские склоны. 3. Дебёсские склоны. 4. Полазненские гипсовые горы. 5. Кунгурские склоны. 6. Среднекамские склоны. 7. Яганские склоны. 8. Нижневятские склоны. 9. Усть-Бельские склоны. 10. Голюшурминские склоны. 11. Елабужские склоны. 12. Борокский склон. 13. Склоны Коржинского. 14. Карабашская гора. 15. Салиховская гора. 16. Аслыкульские склоны. 17. Дёмские шиханы. 18. Серноводский шихан. 19. Малокинельские яры. 20. Жигулёвские горы. 21. Стерлитамакские шиханы. 22. Гора Верблюжка.

Глава 3. Таксономический анализ фауны

К настоящему времени на ВРР зарегистрировано 1260 видов из 3 семейств Chrysomeloidea и 10 семейств Curculionoidea (табл. 1), что составляет, вероятно, не менее 90 % от реального их числа. В этот список не входят ксилофильные виды из семейств Cerambycidae и Scolytidae (не анализируемые в диссертации), а также несколько видов, указываемых в литературе, достоверность находок которых в данном регионе вызывает большие сомнения. Ареалогические и экологические данные по всем видам представлены в Томе II (Приложение 6. Аннотированный каталог растительноядных жесткокрылых надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea востока Русской равнины).

Таблица 1

Таксономическая структура фауны растительноядных жуков ВРР

Таксоны	Число видов	Доля в фауне	Таксоны	Число видов	Доля в фауне
CHRYSOMELOIDEA	499	39,6 %	Rhynchitidae	19	1,5 %
Cerambycidae	39	3,1 %	Attelabidae	3	0,2 %
Chrysomelidae	438	34,8 %	Apionidae	102	8,0 %
<i>Zeugophorinae</i>	4	0,9 %	Nanophyidae	10	0,8 %
<i>Orsodacninae</i>	1	0,2 %	Dryophthoridae	7	0,6 %
<i>Donaciinae</i>	28	6,4 %	Erihinae	14	1,1 %
<i>Criocerinae</i>	12	2,8 %	Curculionidae	585	46,5%
<i>Synetinae</i>	1	0,2 %	<i>Molytinae</i>	25	4,3 %
<i>Clytrinae</i>	22	5,0 %	<i>Cryptorhynchinae</i>	3	0,5 %
<i>Cryptocephalinae</i>	58	13,3 %	<i>Cossoninae</i>	10	1,7 %
<i>Eumolpinae</i>	6	1,4 %	<i>Lixinae</i>	63	10,8 %
<i>Chrysomelinae</i>	63	14,4 %	<i>Baridinae</i>	20	3,4 %
<i>Galerucinae</i>	33	7,5 %	<i>Conoderinae</i>	2	0,3 %
<i>Alticinae</i>	179	40,9 %	<i>Ceutorhynchinae</i>	152	26,0 %
<i>Hispiinae</i>	1	0,2 %	<i>Orobittidae</i>	1	0,1 %
<i>Cassidinae</i>	30	6,9 %	<i>Curculioninae</i>	162	27,7 %
Bruchidae	22	1,8 %	<i>Bagoinae</i>	20	3,4 %
CURCULIONOIDEA	761	60,4 %	<i>Hyperinae</i>	21	3,6 %
Nemonychidae	2	0,2 %	<i>Cyclominae</i>	2	0,3 %
Anthribidae	17	1,4 %	<i>Entiminae</i>	104	17,8 %
<i>Anthribinae</i>	11	78,6 %	Scolytidae	2	0,2 %
<i>Urodontinae</i>	6	21,4 %	Всего	1260	100 %

Примечание. Для надсемейств и семейств указана доля в фауне жуков-фитофагов ВРР в целом; для подсемейств – доля видов (в процентах) от конкретного семейства.

Видовое богатство долгоносикообразных (761 вид) в фауне ВРР в 1,5 раза выше, чем изученных групп листоедообразных жуков (499 видов). Подавляющее большинство видов (89 %) приходится на 3 семейства: Curculionidae – 585 видов (46,5 % фауны), Chrysomelidae – 438 видов (34,8 %) и Apionidae – 102 вида (8,0 %). На уровне подсемейств в фауне листоедов резко преобладают Alticinae (179 видов; 40,9 % фауны семейства), гораздо менее разнообразны Chrysomelinae (63 вида; 14,4 %) и Cryptocephalinae (58 видов; 13,3 %); среди настоящих долгоносиков весомую долю составляют 4 подсемейства: Curculioninae (162 вида; 27,7 %), Ceutorhynchinae (152 вида; 26,0 %), Entiminae (104 вида; 17,8 %) и Lixinae (63 вида; 10,8 %).

На ВРР сосредоточенно около 60 % видов жуков-фитофагов фауны Русской равнины, но менее 20 % видов фауны Европы. Уровень видового разнообразия фауны ВРР можно оценить как средний для региональных фаун Палеарктики в целом и высокий для фаун равнинных территорий умеренного надпояса Евразии (особенно в сравнении с районами, лежащими севернее или восточнее). При этом как по видовому богатству, так и по соотношению ведущих групп фауна ВРР близка к западнопалеарктическим суббореальным фаунам (Дедюхин, 2016а).

Глава 4. Зоогеографический анализ фауны

Зоогеографический анализ фауны проведён по 4 параметрам: общему ареалогическому, широтному (поясно-зональному), ландшафтно-хорологическому и фауногенетическому.

4.1. Ареалогический анализ. Основу фауны ВРР составляют широко распространённые виды западно-центральнопалеарктического (434 вида; 34,5 %) и транспалеарктического (с субтрансевразийским) (275 видов; 22 %) комплексов. Черты её своеобразия проявляются в весомой доле западнопалеарктических (включая европейские) (300 видов; 24 %) и в заметном участии восточных (центральнопалеарктических и центрально-восточнопалеарктических) форм (169 видов; 13,5 %). Многие из них в пределах ВРР находятся на границах или в островных частях ареалов. В западнопалеарктическом комплексе выделяется восточноевропейская группа (35 видов; 3 %). Небольшую долю составляют голарктические виды (53 вида; 4 %), что свойственно суббореальным фаунам. В каждом комплексе присутствуют виды, имеющие дизъюнктивные ареалы реликтового типа (всего 46 видов; 3,5 % фауны).

Сравнительный анализ семейств Chrysomelidae и Curculionidae показал заметные различия между ними в хорологической структуре региональных фаун. В фауне листоедов выше доля видов с очень широкими транспалеарктическими и западно-центральнопалеарктическими ареалами (68,5 % против 52 % у долгоносиков), в фауне долгоносиков выше доля западнопалеарктических и европейских форм (25 % против 19 % у листоедов). Восточноевропейские ареалы имеют 18 видов долгоносиков и всего 4 вида листоедов. На центральнопалеарктический комплекс в фауне куркулионид приходится чуть менее 17 % видов, тогда как в фауне хризомелид – всего 9 %. Эта разница связана с гораздо бóльшим значением востока области Древнего Средиземья в формировании разнообразия долгоносиков, богатых ксерофильными группами (в частности, из подсемейства Lixinae), чем листоедов, среди которых преобладают мезофильные и гигрофильные виды (Дедюхин, 2016а).

4.2. Поясно-зональный анализ. В региональной фауне преобладают суббореальные элементы (рис. 2), на которые с учётом степной и неморальной групп приходится 41 % фауны. С добавлением к ним южнотемператных форм общая доля видов, тяготеющих к южной части умеренного пояса (южный комплекс), составляет 58 %. Менее разнообразны виды с полизональным распространением (включая широкотемператные) (33 % фауны). На северный комплекс (бореальная, арктобореальная и северотемператная группы) приходится лишь около 9 % видов.

Таким образом, фауну бореального экотона ВРР можно охарактеризовать как южнотемператную, приближённую к суббореальной. Вероятно, резкое преобладание суббореальных форм над бореальными можно расценивать как характерную черту фауны растительоядных жуков полосы, переходной от таёжных к степным ландшафтам (Дедюхин, 2016а).

Наглядно соотношение широтных комплексов в семействах Chrysomelidae и Curculionidae. Если в фауне долгоносиков значительно выше доля южных видов (62 %

против 51 %), то среди листоедов, напротив, больше участие полизональных видов (37 % против 31 %) и представителей северного комплекса (12 % против 7 %). При этом суббореальные виды в фауне Curculionidae составляют 44 %, тогда как в фауне Chrysomelidae – лишь 34 % (Дедюхин, 2016а).

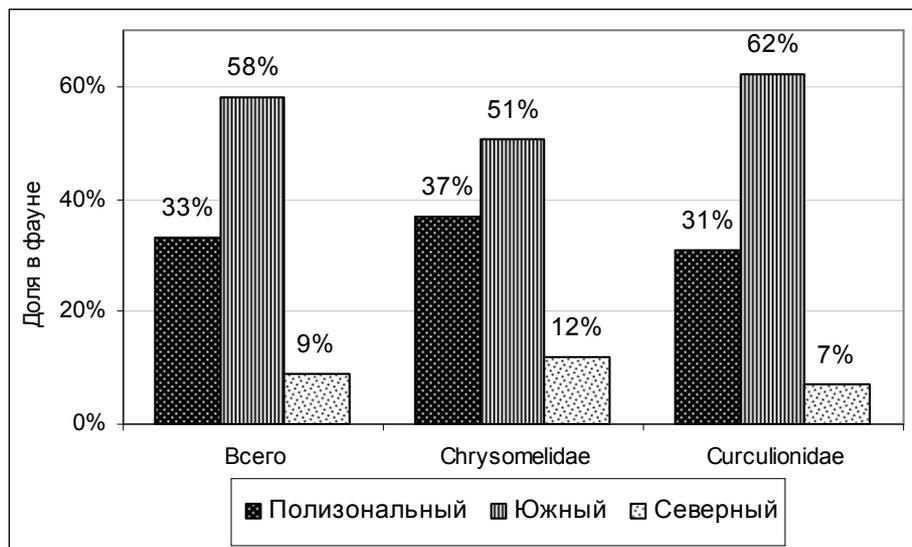


Рис. 2. Соотношение основных широтных комплексов в фауне ВРР.

4.3. Ландшафтно-хорологический анализ. В фауне ВРР выделены 6 основных ландшафтно-экологических комплексов (рис. 3). Большинство из 1112 проанализированных по данному параметру видов в условиях бореального экотона тесно связано с травянистыми биотопами (680 видов; 61 %). Среди них наиболее разнообразны формы, характерные для степных и остепнённых экосистем (степной и южнолугово-степной комплексы) (346 видов; 31 %). К луговым относятся лишь 148 видов (13 %). При этом около 17 % видов входят в пионерный комплекс, отдавая предпочтение антропогенно и естественно нарушенным биотопам с разреженной растительностью, т. е. являются ценофобами. На лесной и околосводно-водный комплексы приходится по 21 % и 18 % видов соответственно.

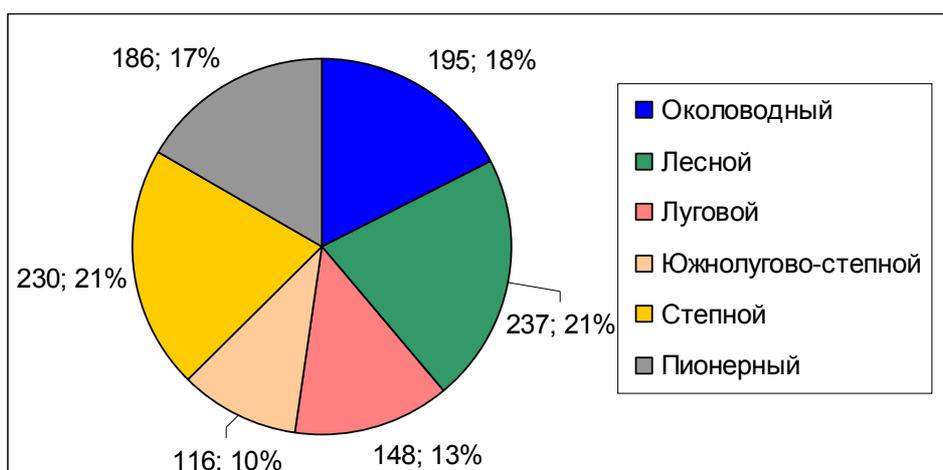


Рис. 3. Соотношение ландшафтно-экологических комплексов жуков-фитофагов в фауне ВРР.

В фаунах листоедов и долгоносиков доля видов, связанных с травянистыми сообществами, близка (61 % у Chrysomelidae и 63 % у Curculionidae). Однако среди первых повышен процент луговых и лугово-степных форм (26 % против 16 %), а у

вторых заметно выше доля видов, характерных для степных (28 % и 24 %) и, особенно, пионерных (19 % и 11 %) биоценозов.

4.4. Фауногенетический анализ. Местная фауна имеет миграционный и гетерогенный характер. Основу её составляют 4 фауногенетических комплекса: скифский (степной) (31 %), североазиатский бореальный и арктобореальный (25 %), средиземноморский (23 %) и европейский лесной (19 %), при небольшой доле видов ирано-туранского генезиса (2 %) (в анализ включено 1003 вида; 80 %). При этом в фауне листоедов почти 1/3 видов (32 %) североазиатского генезиса, тогда как в фауне долгоносиков – лишь чуть больше 1/5 (22 %). Напротив, в фауне Curculionidae выше доля видов скифского (33 % против 27 %) и ирано-туранского (3 % против 1 %) происхождения.

Среди западнопалеарктических видов преобладают выходцы из Средиземноморья (57 %); среди североазиатских – виды из ангарского лесного центра (71 %). Неоднороден состав скифского комплекса. Его основу составляют виды из западного сектора степной зоны (в целом 59 %). Из них в собственно западоскифскую группу (виды, распространённые от Западного Причерноморья до Алтая) входят 24 % степных видов, в паннонско-причерноморскую – 26 %, в причерноморско-поволжскую – около 8 % (24 вида). Существенная доля (65 видов; 22 %) приходится на виды сарматской группы, распространённые в основном от Поволжья до Алтая, но тяготеющие к степям Казахстана. К восточоскифским фаунистическим элементам, имеющим центры происхождения в степях Монголии и юго-восточной Сибири, относится всего 8 % (24 вида) степных видов фауны ВРР, но именно их присутствие выступает как одна из характерных её черт.

Глава 5. Трофические связи и кормовая специализация растительноядных жуков на востоке Русской равнины

Общепризнано, что листоеды и долгоносики – высокоспециализированные фитофаги, большинство видов которых связано в питании и развитии с чётко ограниченным кругом растений (от видов до семейств) (Определитель..., 1965; Медведев, Рогинская, 1988; Коротяев, Чолокава, 1989; Беньковский, 2011; Коротяев, 2012; Дедюхин, 2013б, 2016б и др.), однако ни обобщённой характеристики пищевой специализации растительноядных жуков, ни сравнительного анализа трофических связей листоедов и долгоносиков до наших исследований не проводилось.

5.1. Подходы к оценке широты трофических спектров растительноядных насекомых. Поскольку круг кормовых растений есть одна из характеристик вида в конкретном регионе (части ареала) (Исаев, 1994; Беньковский, 2011; Коротяев, 2012), при отнесении фитофага к трофической группе необходимо учитывать в первую очередь его основные кормовые связи на исследуемой территории с установлением регионального трофического спектра. При этом необходим дифференцированный учёт основных, дополнительных и случайных кормовых растений, что позволяет, с одной стороны, показать все многообразие трофических связей, с другой, – избежать перегруженности спектра сведениями о случайных находках (Дмитриева, 2006; Дедюхин, 2013б). Региональный трофический спектр определяется как степень пищевой избирательности вида, заключающейся в его способности обнаруживать и потреблять определённый круг растений, так и разнообразием потенциальных кормовых растений в местной флоре и картиной ландшафтно-биотопического распределения фитофага.

5.2. Классификация растительноядных жуков по широте трофического спектра. Существует ряд классификаций растительноядных насекомых по широте трофического спектра (Емельянов, 1967; Jolivet, 1983; Медведев, Рогинская, 1988;

Исаев, 1994б; Дмитриева, 2006; Хрисанова, 2006; Беньковский, 2011 и др.), в разной степени детализированных. Однако ни одна из них не отражает всего разнообразия связей растительноядных жуков с таксономическими группами растений.

Нами предлагается во многом оригинальная классификация трофических групп по широте регионального основного спектра жуков-фитофагов (табл. 2). Она отличается от предыдущих более дробным делением подгрупп монофагов, так как региональная монофагия часто обусловлена не столько узкой специализацией вида (к питанию одним видом растений), сколько ограниченностью выбора или предпочтением одного из ряда потенциальных кормовых растений. Необходимость выделения умеренных олигофагов, в большинстве работ относимых к группе широких олигофагов, связана с трофической специализацией многих видов жуков на таксонах растений, имеющих ранг между родом и семейством (триба, подсемейство). Разделение полифагов на узких, умеренных и широких определяется трофическими ограничениями у многоядных форм (Дедюхин, 2013б).

Таблица 2

Число видов в группах растительноядных жуков с разной шириной регионального и обобщённого трофических спектров в фауне ВРР

Трофическая группа и подгруппа	Число видов в фауне		
	По основному региональному спектру	По общему региональному спектру	По основному спектру по всему ареалу
1. Монофаги	313	145	118
1.1. Истинные монофаги	56	54	56
1.2. Условные монофаги	257	91	62
1.2.1. <i>Вынужденные монофаги</i>	105	73	23
1.2.2. <i>Суженные монофаги</i>	9	4	-
1.2.3. <i>Преимущественные монофаги</i>	119	-	24
1.2.4. <i>Широкие монофаги</i>	24	14	15
2. Олигофаги	758	870	922
2.1. Узкие олигофаги	365	320	374
2.1.1. <i>Выборочные узкие олигофаги</i>	104	65	86
2.1.2. <i>Истинные узкие олигофаги</i>	261	255	288
2.2. Узкодизъюнктивные олигофаги	30	45	43
2.3. Широкие олигофаги	324	414	424
2.3.1. <i>Умеренные олигофаги</i>	224	278	282
2.3.2. <i>Собственно широкие олигофаги</i>	100	136	142
2.4. Широкодизъюнктивные олигофаги	39	82	81
3. Полифаги	127	193	158
3.1. Узкие полифаги	61	69	55
3.2. Умеренные полифаги	60	98	84
3.3. Широкие полифаги	6	26	19
Всего видов:	1198	1198	1198

5.3. Анализ широты трофической специализации растительноядных жуков фауны востока Русской равнины. В таблице 2 и на рисунке 4 отражены результаты ранжированного анализа трофических спектров видов: *основного регионального* (с охватом кормовых растений, на которых вид проходит развитие на ВРР), *общего регионального* (с охватом растений, на которых отмечено питание личинок и/или имаго в регионе) и *основного по всему ареалу вида* (с охватом всех растений, на которых зарегистрировано развитие вида в разных частях его ареала).

По основному региональному спектру подавляющее большинство видов фауны ВРР относится к трофически специализированным формам (86 % фауны) (табл. 5.2). При

этом узкие олигофаги (30,5 %) и монофаги (26 %) в сумме (56,5 %) резко преобладают над широкими олигофагами (включая умеренных и узкодизъюнктивных) (29,5 %). Напротив, на долю многоядных видов (полифагов и широкодизъюнктивных олигофагов) приходится лишь 14 % (Дедюхин, 2016б). При суммарном учёте основных и дополнительных кормовых растений в регионе значительно возрастает доля видов с широкими спектрами (61 %), а именно широких олигофагов (38 %) и политрофных видов (23 %), а доля видов, ограниченных в питании одним родом растений, снижена (в сумме 39 %). Сходная тенденция проявляется и при анализе основного спектра трофических связей по всему ареалу, но в этом случае явно преобладают группы олигофагов (77 %) при еще более низкой доле монофагов (10 %) и невысокой – многоядных форм (20 %). Таким образом, расширение пищевого спектра по ареалу на стадии личинки в основном проходит за счет видов растений из одного семейства, тогда как имаго даже трофически специализированных видов гораздо чаще могут потреблять растения из разных семейств. Это подчеркивает главенство личиночной стадии в пищевой специализации растительноядных жуков.

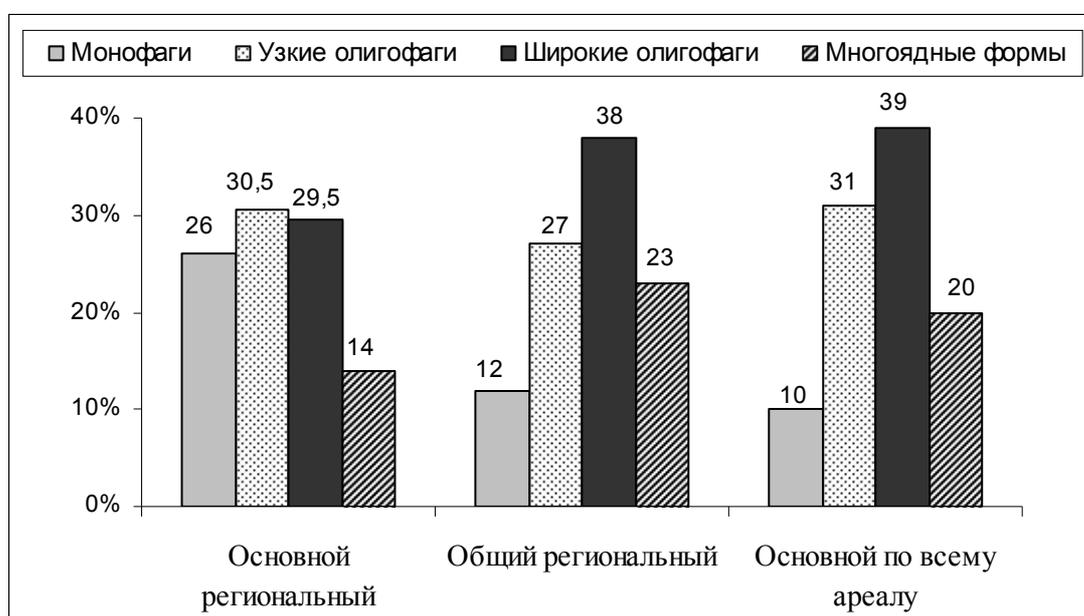


Рис. 4. Соотношение (%) в фауне жуков-фитофагов ВРР трофических групп, выделенных на основе разных критериев оценки широты кормового спектра видов.

Очень высокий уровень пищевой специализации жуков изученных надсемейств хорошо виден при сравнении с другими группами растительноядных насекомых (Acridoidea, Hemipteroidea, Lepidoptera; Melolonthinae и Elateridae из жесткокрылых), в которых преобладают широкие олигофаги или многоядные формы.

5.4. Характеристика трофических групп жуков-фитофагов. В данном разделе охарактеризованы установленные нами трофические группы жуков-фитофагов фауны ВРР по основному региональному трофическому спектру, что позволило более детально и на конкретных примерах обосновать необходимость их выделения.

5.5. Сравнительный анализ трофической специализации разных систематических групп растительноядных жуков.

5.5.1. *Соотношение трофических групп в разных надсемействах и семействах жуков-фитофагов.* Надсемейства Chrysomeloidea и Curculionoidea существенно различаются по соотношению групп с разной широтой трофических связей (табл. 3). В обеих группах преобладают трофически специализированные формы, но в надсем. Curculionoidea большинство составляют монофаги и узкие олигофаги (в сумме 66 %, в сумме 66 %, в сумме 66 %).

при этом монофаги по числу видов стоят на первом месте – 35,5 %) и значительно меньше участие групп широких олигофагов (23 %), а в надсем. Chrysomeloidea лидирующее положение занимают умеренные и широкие олигофаги (38 %) при низкой доле монофагов (12,5 %). Доля же узких олигофагов в этих надсемействах практически одинакова (по 30,5 %) (Дедюхин, 2016б).

Значительны также различия в степени трофической специализации между семействами Chrysomelidae и Curculionidae (табл. 3). Общей для этих таксонов чертой является лишь низкая доля полифагов. При этом у листоедов пищевая специализация в основном выражена на уровне семейств растений (39 %) и в меньшей степени – на уровне родов (32 %), а у долгоносиков – на уровне отдельных родов и видов растений, причем монофаги (34 %) заметно преобладают над узкими олигофагами (28 %). Напротив, среди листоедов монофагов всего чуть больше 10 %, тогда как многоядных форм – 18,5 %.

Таким образом, долгоносики – трофически более специализированная группа растительноядных насекомых, чем листоеды. Причину этого мы видим в первую очередь в преимущественной локализации личинок. Если у хризомелид основная масса видов развивается в почве на корнях или в детрите, либо на поверхности надземных частей растений (лишь немногие виды внутри стеблей) (Медведев, Рогинская, 1988; Зайцев, Медведев, 2009), то большинство долгоносиков на стадии личинки – эндофаги, причем многие из них – галлообразователи (Коротяев, 2012). Поэтому для первых растение выступает в основном лишь как пищевой субстрат, а для вторых – также как физиологически активная среда обитания. Это и определяет более тесные взаимосвязи долгоносиков с конкретными таксонами растений и, как следствие, сужение их трофических спектров (Дедюхин, 2016б).

Таблица 3

Число видов и доля в фауне ВРР групп с разной шириной основного регионального трофического спектра в надсемействах и семействах растительноядных жуков

ТАКСОНЫ	Число видов и доля (%) в фауне					
	М	Оуз	Оузд	Ош	Ошдз	П
CHRYSOMELOIDEA	64 (12,5)	147 (30,5)	5 (1)	185 (38)	27 (6,5)	56(11,5)
Cerambycidae	8 (22)	5 (14)	-	18 (50)	1 (3)	4 (11)
Chrysomelidae	47 (10,5)	137 (32)	3 (1)	161 (38)	26 (5,5)	52 (13)
Bruchidae	10 (45)	5 (23)	1 (4,5)	6 (27,5)	-	-
CURCULIONOIDEA	251 (35,5)	218 (30,5)	25 (3)	141 (20)	11 (1,5)	71 (10)
Rhynchitidae, Attelabidae	2 (9,5)	8 (38)	-	9 (43)	-	2 (9,5)
Apionidae	43 (43,5)	45 (46,5)	1 (1)	10 (10)	-	-
Nanophyidae	6 (60)	4 (40)	-	-	-	-
Eirrhinidae	3 (23)	2 (15,5)	1 (8)	4 (30,5)	-	3 (23)
Curculionidae	191 (34)	158 (28)	23 (4)	117 (21)	10 (1,5)	66 (11,5)

Условные обозначения. М – монофаги, Оуз – узкие олигофаги, Оузд – узкодизъюнктивные олигофаги, Ош – широкие олигофаги, Ошдз – широкодизъюнктивные олигофаги, П – полифаги.

Максимальная из всех семейств доля узкоспециализированных форм (при отсутствии полифагов) наблюдается в семействах Apionidae и Nanophyidae. Очень высокой степенью трофической специализации (68 % монофагов и узких олигофагов) характеризуются и близкие к листоедам зерновки (Bruchidae). Все виды из этих групп проходят развитие внутри органов растений. Напротив, в фауне веткорезов и трубкавертов (Rhynchitidae и Attelabidae), многие виды которых развиваются в подрезанных самкой побегах или в скрученных из листьев «бочонках» и «сигарах»,

преобладают широкие олигофаги (43 %). В этих случаях личинка питается отмершими или погибающими тканями, в которых физиологические механизмы защиты растений подавлены.

5.5.2. *Соотношение трофических групп в разных подсемействах листоедов и долгоносиков.* Степень трофической специализации в разных подсемействах как листоедов, так и долгоносиков может существенно, а порой и кардинально различаться. По данному критерию они достаточно четко разделяются на 3 группы (Дедюхин, 2016б). Наивысшая трофическая специализация свойственна двум самым крупным в фауне ВРР подсемействам долгоносиков (*Ceutorhynchinae* и *Curculioninae*), характеризующимся доминированием монофагов и узких олигофагов (78 % у первых и 84 % у вторых) при почти полном отсутствии многоядных форм. Высокая степень специализации наблюдается еще в 4 подсемействах *Curculionidae* (*Lixinae*, *Molytinae*, *Varidinae* и *Vagoinae*), в которых тоже крайне мало полифагов, но на фоне преобладания узкоспециализированных форм (от 51 до 69 %) значительна и доля широких олигофагов (21–45 %). Во всех этих группах абсолютное большинство видов развивается внутри растений, а немногочисленные представители эктофагов на стадии личинки (роды *Pelenomus* и *Cionus*) – филлофаги.

Вторая группа подсемейств отличается преобладанием олигофагов (узких и широких) при небольшом участии монофагов и полифагов (последних в некоторых подсемействах нет). Это прежде всего трофически специализированные подсемейства листоедов (*Alticinae*, *Chrysomelinae*, *Cassidinae*, *Criocerinae*), а из долгоносиков – *Hypurginae*. Для них характерно превалирование на стадии личинки эктофагии (филлофагии или ризофагии) с сохранением тесных связей с растениями в течение всего онтогенеза. Сходная картина, но с повышенной долей узких олигофагов, наблюдается в подсем. *Dopacinae*, представленном водными и болотными формами.

Третья группа включает в себя подсемейства, в которых резко преобладают многоядные формы. К ним относятся два близких подсемейства листоедов (*Cryptocerhalinae* и *Clytrinae*) (52–57 % полифагов) и короткохоботные долгоносики (*Entiminae*) (67 % полифагов). Их личинки ведут почвенный образ жизни (наружные ризофаги либо детритофаги), что влечет ослабление или утрату личиночной стадией связей с живыми частями растений и позволяет уходить от специфических механизмов физиологической защиты.

5.6. Распределение растительноядных жуков по кормовым растениям.

5.6.1. *Общая характеристика распределения жуков-фитофагов по семействам растений.* Жуки из изученных групп трофически отмечены на 74 семействах сосудистых растений из примерно 115 семейств аборигенной флоры ВРР, а 1 вид, по литературным данным (Anderson, 2002; Mazur, 2005), развивается на водном мхе из семейства *Ricciaceae*. При этом на 65 семействах представлены специализированные формы, что подчеркивает важнейшую роль кормовых связей в эволюции этих групп растительноядных жесткокрылых. В основном жуки связаны с покрытосеменными. Из 1037 трофически специализированных видов региональной фауны лишь 4 обитают на хвощах и 25 видов (22 вида долгоносикообразных жуков и 3 вида листоедов) – на хвойных. Из цветковых данные группы жесткокрылых явно предпочитают растения из класса двудольных (*Magnoliopsida*). С однодольными (*Liliopsida*) тесно связан лишь 91 вид (8,8 %), из них 55 видов *Chrysomeloidea* (11,2 % от фауны фитофагов из этого надсемейства) и всего 36 видов *Curculionoidea* (4,9 %) (Дедюхин, 2016б).

Распределение разнообразия жесткокрылых по семействам кормовых растений очень неравномерно (табл. 4). По общему числу связанных с ними видов лидирующее положение занимают 5 семейств: *Asteraceae* (210 видов), *Fabaceae* (180), *Salicaceae* (136), *Brassicaceae* (118) и *Rosaceae* (107). Еще с 5 семействами связано более чем по

50 видов жуков. По числу трофически специализированных на них видов жуков резко преобладают 3 семейства: Fabaceae (137 видов), Asteraceae (137 видов) и Brassicaceae (112 видов), на которых в сумме обитает 37 % монофагов и олигофагов. Из них 244 вида трофически ограничены одним родом (или 2 близкими родами) растений (36 % монофагов и узких олигофагов). С 15 основными семействами кормовых растений тесно связано 797 видов жуков (77 %), а с остальными 50 семействами – лишь 240 видов (23 %). На 35 семействах растений известно до 5 специализированных видов, а на 20 – всего по 1 или 2 вида жуков.

Неравномерно и распределение по семействам растений видов жуков с узкой и широкой специализацией (табл. 4). Виды, развивающиеся на растениях 1 рода, преобладают на Fabaceae, Asteraceae, Lamiaceae, Polygonaceae и Plantaginaceae. Напротив, широкие олигофаги составляют большинство среди фитофагов Poaceae и Chenopodiaceae. Примерно равное число узкоспециализированных форм и широких олигофагов среди потребителей Brassicaceae, Cyperaceae и Boraginaceae.

Таблица 4

Распределение трофических групп жуков-фитофагов на ведущих семействах кормовых растений

Семейство	Всего	Сп	М	Оу	Ош	Мн	ИСП
1. Asteraceae	210	137	45	44	48	73	65%
2. Fabaceae	180	137	39	61	37	43	76%
3. Salicaceae	136	68	10	40	18	68	50%
4. Brassicaceae	119	112	33	22	56	7	94%
5. Rosaceae	107	40	7	13	20	67	37%
6. Betulaceae	89	29	9	13	7	60	33%
7. Lamiaceae	81	55	21	18	16	26	68%
8. Fagaceae	68	17	17	-	-	51	25%
9. Polygonaceae	58	37	14	10	13	21	64%
10. Poaceae	52	29	3	5	21	23	56%
11. Cyperaceae	42	24	1	10	13	22	57%
12. Plantaginaceae s. l.	41	32	12	18	2	9	78%
13. Chenopodiaceae	40	26	5	3	18	14	65%
14. Boraginaceae	35	28	9	5	14	7	80%
15. Pinaceae	33	25	14	3	7	8	76%
16. Ranunculaceae	30	16	5	9	2	15	53%
17. Apiaceae	27	20	4	-	16	9	67%
18. Caryophyllaceae	25	20	1	11	8	5	80%
19. Euphorbiaceae	21	19	2	15	2	2	90%
20. Scrophulariaceae s. str.	20	15	5	6	4	5	75%
21. Lythraceae	19	13	8	4	1	5	68%
22. Malvaceae	16	13	4	5	3	4	81%

Условные обозначения. Сп – виды, специализированные на одном (как исключение, на двух) семействах растений; М – монофаги; Оу – узкие олигофаги; Ош – виды, живущие на разных родах одного семейства (умеренные, широкие и узкодизъюнктивные олигофаги); Мн – многоядные формы; ИСП – индекс специфичности.

Многоядные виды найдены на растениях из 62 семейств, в том числе на Asteraceae (73 вида), Salicaceae (68 видов), Rosaceae (67 видов), Betulaceae (60 видов) и Fabaceae (43 вида). На сем. Fagaceae, представленном в местной флоре всего 1 видом (*Quercus robur*), обитает 16 региональных монофагов, 4 широкодизъюнктивных олигофага и 48 полифагов. Среди потребителей 22 семейств растений, содержащих самые разнообразные группировки жуков, присутствуют как специализированные,

так и многоядные формы, однако распределение видового богатства полифагов по семействам растений принципиально отличается от такового у олигофагов и монофагов. Если самые богатые группировки трофически специализированных форм представлены на крупных семействах растений, то полифаги всегда наиболее разнообразны на растениях из семейств, характеризующихся высоким обилием в биоценозах и фитомассой. Они преобладают лишь на 3 семействах, в которых представлены преимущественно (Rosaceae) или исключительно (Betulaceae и Fagaceae) древесные и кустарниковые формы. Высока их доля и на Salicaceae (50 %). Показательно, что отношение видов дендро- и тамнобионтов к числу хортобионтов среди трофически специализированных форм на ВРР составляет 1 : 4,5, а среди многоядных – лишь 1 : 2,5, что отражает сниженность трофических барьеров для полифагов у древесных растений (Дедюхин, 2016б).

Уровень своеобразия комплексов фитофагов на семействах растений наглядно можно показать процентным отношением числа трофически специализированных форм к общему количеству зарегистрированных на семействе видов (Дедюхин, 2013б, 2016б) (табл. 4). Так, из 10 наиболее богатых консорциев на уровне семейств растений самой высокой степенью специфичности отличаются комплексы на крестоцветных (индекс специфичности – 94 %), бобовых (76 %), губоцветных (68 %) и сложноцветных (65 %). Из семейств растений, характеризующихся средними показателями видового богатства жуков-фитофагов, наиболее специфичными группировками обладают молочайные (90 %), гвоздичные, мальвовые и бурачниковые (около 80 %), подорожниковые (78 %), сосновые (76 %) и норичниковые (75 %). Все они имеют эффективные средства защиты от многоядных фитофагов (специфичный для каждой группы набор токсичных вторичных метаболитов) (Яковлев, Челомбитько, 1990).

Распределение растительноядных жесткокрылых по семействам растений существенно отличается от такового в других группах насекомых. Например, наиболее богатые комплексы гемиптероидных связаны со злаками (Емельянов, 1964, 1965, 1967; Смирнова, 2009). Очень высокий процент фитофагов злаков наблюдается среди чешуекрылых, особенно булавоусых (Аникин, 1995; Сачков, 1996; Кошкин, 2012), тогда как по числу специализированных видов комплекс жуков – фитофагов злаков занимает только 9-е или 10-е место. С другой стороны, среди жесткокрылых самая большая доля видов, связанных с крестоцветными (Дедюхин, 2016б).

5.6.2. *Распределение надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea по семействам растений.* Трофически специализированные виды Curculionoidea связаны с растениями 53 семейств, Chrysomeloidea – 50 семейств. Представители сразу обоих надсемейств отмечены на 41 семействе. Таким образом, кормовые спектры двух надсемейств жуков-фитофагов на уровне семейств растений перекрываются почти на 65 %. Возможно, это обусловлено сходством обменных процессов у видов из этих групп жуков и, следовательно, значительным сходством их возможностей в обезвреживании определённого круга растительных токсинов, что в свою очередь может быть объяснено относительной филогенетической близостью Chrysomeloidea и Curculionoidea. Однако по соотношению видового богатства на разных семействах растений эти два надсемейства жуков существенно различаются. Так, из 22 семейств растений, на которых зарегистрировано свыше 10 специализированных видов жуков-фитофагов, представители надсемейства Curculionoidea резко преобладают на 10 (в том числе на Fabaceae, Brassicaceae, Plantaginaceae, Scrophulariaceae, Caryophyllaceae), а виды Chrysomeloidea – только на 3 (Rosaceae, Cyperaceae, Euphorbiaceae). Высокое видовое богатство обоих надсемейств наблюдается на 9 семействах растений (в том числе на Asteraceae, Salicaceae, Rosaceae, Lamiaceae, Polygonaceae, Betulaceae). На 23

семействах растений развиваются виды лишь одного надсемейства, из них на 13 (в частности, на Campanulaceae, Lemnaceae, Papaveraceae, Fumariaceae, Violaceae) встречаются только Curculionoidea, на 10 (в том числе на Convolvulaceae, Solanaceae, Asparagaceae, Rubiaceae, Linaceae, Dipsacaceae) – только Chrysomeloidea. Показательно, что с каждым из семейств растений, заселяемых лишь одной из групп жуков-фитофагов, связано не более 7 видов, часто лишь 1 или 2 (Дедюхин, 2016б).

5.6.3. *Распределение семейств растительноядных жуков по семействам кормовых растений.* Распределение по семействам растений трофически специализированных форм в разных семействах жуков-фитофагов имеет очень существенные различия (рис. 5). Монофаги и олигофаги из семейства Curculionidae связаны с 50 семействами растений, при этом долгоносики явно преобладают на 11 из 19 наиболее заселяемых жуками семейств. Самые разнообразные группировки наблюдаются на Brassicaceae (76 видов), Asteraceae (64 вида), Fabaceae (59 видов) и Salicaceae (35 видов). Напротив, они малочисленны на таких крупных семействах, как Cyperaceae (3 вида) и Poaceae (1 вид). Трофически специализированные виды листоедов развиваются на растениях 33 семейств, в том числе Asteraceae (54 вида), Brassicaceae (32 вида), Salicaceae (31 вид) и Lamiaceae (29 видов). Значительные их группировки связаны также с Cyperaceae (17 видов), Poaceae (17 видов), Euphorbiaceae (15 видов), Boraginaceae (13 видов) и Betulaceae (12 видов). При этом на осоковых, злаках и молочайных специализированные виды листоедов преобладают над другими группами жуков, а на березовых и бурачниковых видовое богатство Chrysomelidae и Curculionidae одинаково. Обращает на себя внимание чрезвычайно малое число специфических форм листоедов на Fabaceae (Дедюхин, 2016б).

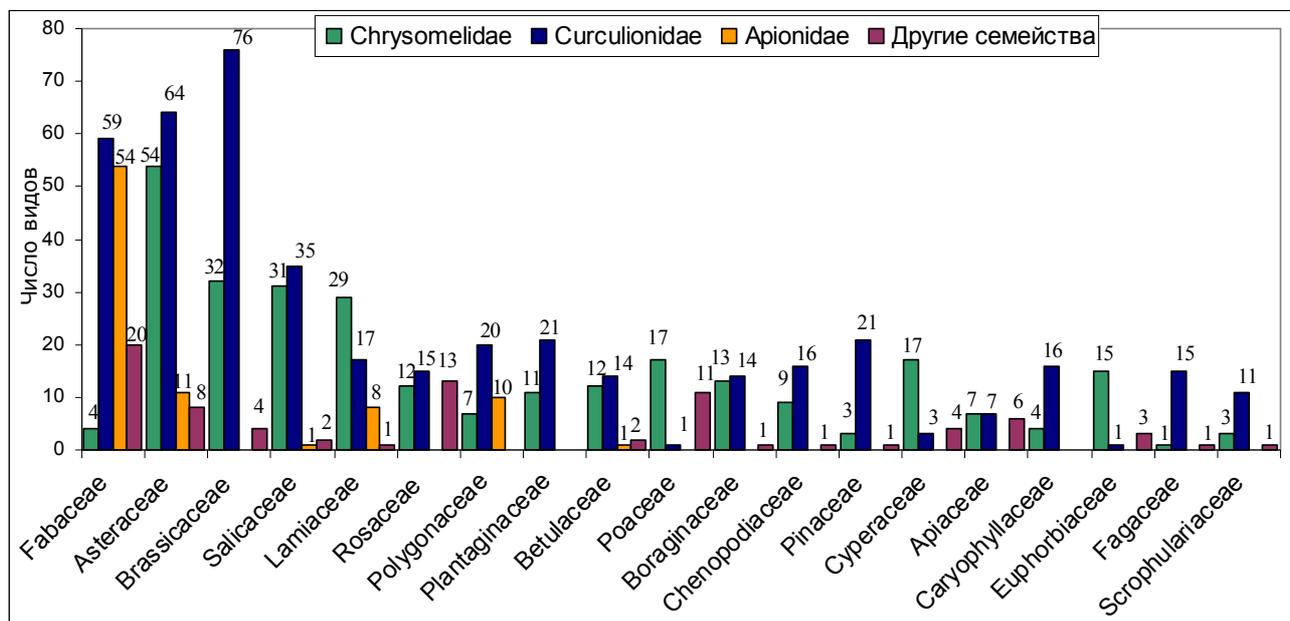


Рис. 5. Распределение трофически специализированных видов из ведущих семейств жуков-фитофагов по основным семействам кормовых растений.

Распределение других семейств жуков по семействам растений еще более неравномерное. Два из них наиболее разнообразны на бобовых: Apionidae (54 вида; 53,5 % от числа видов семейства в фауне) и Bruchidae (18 видов; 81 %); по числу видов на этом семействе семяеды приближаются к долгоносикам. Наличие обширных группировок из этих 3 семейств (Curculionidae, Apionidae и Bruchidae) определяет лидирующее положение Fabaceae (наравне с Asteraceae) по общему числу специализированных видов жуков.

Семьеда (Arionidae) связаны с растениями 11 семейств, при этом среди жуков-фитофагов они преобладают на Malvaceae (10 из 13 видов). Значительное число видов развивается также на гречишных (10 видов) и губоцветных (8 видов). Большинство трубновертов (особенно виды из сем. Rhynchitidae, развивающиеся в плодах) тесно связано с розоцветными (10 видов). Сем. Nanophyidae – доминирующая группа среди растительноядных жуков на Lythraceae (9 видов), но один реликтовый вид (*Pericartiellus telephii*) живёт на очитках (сем. Crassulaceae). 12 из 15 видов сем. Eirrhinidae обитают на однодольных (в основном околоводных злаках и осоковых), 2 – на хвощах, и 1 (*Tanyssphyrus ater*), вероятно, монофаг на водном мхе (*Ricciocarpus patans*). На околоводных однодольных живут также 3 из 4 местных видов сем. Dryophthoridae, а еще 3 космополитных вида рода *Sitophilus* – вредители запасов зерна хлебных злаков и риса. Среди хортофильных усачей наибольшее число видов олигофагов связано со злаками (6). Из жуков только усачи (3 вида) развиваются на ворсянковых (Дедюхин, 2016б).

5.6.4. *Распределение подсемейств листоедов и долгоносиков по семействам растений.* В 7 подсемействах листоедов и 8 подсемействах долгоносиков, представленных в региональной фауне значительным числом видов, количество заселяемых монофагами и олигофагами семейств составляет от 5 до 31. При этом самые богатые трофически специализированными формами подсемейства жуков имеют и наиболее широкие трофические спектры на уровне семейств растений. Так, 3 крупнейших подсемейства: Alticinae (157 специализированных видов), Curculioninae (159) и Ceutorhynchinae (149) связаны соответственно с 31, 16 и 23 семействами (Дедюхин, 2016б).

5.6.5. *Специализация к группам растений на уровне триб и родов жуков-фитофагов.* Ни одно крупное подсемейство растительноядных жуков не специализировано на видах одного семейства растений, но часто такая специализация характерна для таксонов жуков более низкого ранга: у Curculioninae – на уровне триб, у Ceutorhynchinae – на уровне родов и у части триб, у Alticinae – родов, а в некоторых крупных родах земляных блошек (*Longitarsus*, *Chaetocnema*) известна даже в пределах группировок близких видов внутри рода. Из 89 трофически специализированных родов, представленных в фауне ВРР тремя и большим числом видов, 51 (57 %) ограничен только одним семейством кормовых растений. Еще у 31 рода (35 %) имеется предпочитаемое семейство, хотя отдельные виды могут специализироваться и на растениях из других групп. И только виды 7 родов относительно равномерно распределены между несколькими семействами растений. Наибольшее число родов жуков специализировано на Fabaceae (14), в том числе *Tychius* (27 видов), *Protapion* (11), *Cyanapion* (7), *Bruchus* (8) и *Bruchidius* (7 видов из 9). 11 родов представлено только либо преимущественно видами, живущими на Asteraceae, среди них *Larinus* (14), *Ceratapion* (8), *Diplapion* (4), *Baris* (4) и *Cyphocleonus* (4 вида). Обращает на себя внимание, что с бобовыми и сложноцветными связано очень малое число специализированных исключительно на них родов листоедов (Дедюхин, 2016б).

5.6.6. *Трофическая специализация жуков-фитофагов на родах и видах растений.* О высоком уровне пищевой специализации растительноядных жуков свидетельствует то, что более чем у половины видов фауны ВРР основной региональный трофический спектр ограничен одним или двумя очень близкими родами растений (211 видов Chrysomeloidea и 469 видов Curculionoidea). Специфичные виды жуков-фитофагов присутствуют на 201 роде растений из 59 семейств. Самые богатые группировки таких форм представлены на многих древесных и кустарниковых породах: *Salix* (28 видов), *Populus* (18), *Quercus* (16), *Pinus* (14), *Betula* (12), а из травянистых растений – на

Artemisia (24 вида; из них 10 монофагов), Trifolium и Amorpha (18/6), Centaurea (16/12), Euphorbia (16/2), Rumex (15/6), Astragalus (14/6), Lathyrus (14/8), Plantago (12/6), Vicia (11/1), Medicago (10/2), Verbascum (11/4), Lythrum (10/9), Veronica (10/4), Persicaria (8/5), Linaria (8/2), Erysimum (вместе с Syrenia) (8/1), Stachys (7/6), Salvia (7/1). Все эти роды характеризуются высоким видовым богатством в местной флоре и включают крупные, многолетние, обильно и постоянно встречающиеся в травянистых экосистемах растения. Роды, содержащие по 5–6 видов узких олигофагов и монофагов, представлены либо растениями пионерных стадий сукцессий (особенно сем. Brassicaceae), либо эдификаторами околоводных экосистем (Carex), либо обычными, но не доминантными двудольными растениями степных и луговых сообществ.

Монофаги (316 видов) в регионе зарегистрированы на 176 видах растений из 135 родов 48 семейств. Из них истинные монофаги (56 видов) обнаружены на 39 видах. Максимальное количество монофагов присутствует в основном на семействах, содержащих и наибольшее число олигофагов: Asteraceae (46), Fabaceae (39), Brassicaceae (33), Lamiaceae (22), Fagaceae (16), Polygonaceae (14), Plantaginaceae (12). Исключение составляют семейства древесных растений, для которых монофаги не характерны. При этом значительное число региональных монофагов на Pinaceae (14 видов, в основном на Pinus sylvestris) и Fagaceae (16 видов на Quercus robur), обусловлено низким видовым разнообразием этих семейств при высокой эдификаторной роли отдельных видов в лесных экосистемах.

Представление, что трофически специализированные насекомые предпочитают виды растений, обильные в биоценозах (Емельянов, 1965, 1967), справедливо и в отношении жуков-фитофагов. Однако вывод о высоком разнообразии растительноядных насекомых на эдификаторах растительных сообществ (Емельянов, 1965, 1967) на примере изученных групп жесткокрылых подтверждается лишь отчасти. Так, очень мало листоедов и долгоносиков на елях (Picea obovata и P. fennica) и пихте (Abies sibirica) – основных лесообразующих породах зональных биоценозов подтайги и тайги, а из лиственных деревьев – на липе и кленах, важных компонентах широколиственных и смешанных лесов ВРР. Не отличаются высоким разнообразием жуки на злаках и осоках – эдификаторах многих травянистых фитоценозов. Напротив, богатые видами комплексы долгоносиков и листоедов складываются на растениях-ценофобах, в частности из семейства крестоцветных (Дедюхин, 2016б).

5.6.7. *Распределение растительноядных жуков по типам жизненных форм растений.* Помимо специализации на потреблении растений конкретных систематических групп у насекомых-фитофагов часто проявляется предпочтение растений определённых жизненных форм. В фауне ВРР по основному трофическому спектру выделены 4 фитобионтные группы.

I. *Виды, связанные с древесными и кустарниковыми растениями* (233 вида; 19 %). Из них дендробионтами являются 94 вида; дендро-тамнобионтами – 110 видов; тамнобионтами – 20 видов; хамебионтами – 3 вида (*Lochmaea suturalis*, *Altica longicollis*, *Micrelus ericae*), живущие на вереске (*Calluna vulgaris*).

II. *Виды, связанные с наземными травянистыми растениями* (832 вида; 69 %). Подавляющее большинство этих видов (647) развивается на многолетних травах и полукустарниках (некоторые также на крупных двулетниках). Только или преимущественно с двулетниками связаны в развитии 35 видов; с однолетниками – 62 вида. Как на однолетниках, так и на многолетниках обитают 87 видов.

III. *Виды, связанные с высшими водными и околоводными растениями* (93 вида; примерно 7,5 %). Среди них можно выделить гидатобионтов – специализированных обитателей водных растений (36 видов из родов *Macroplea*, *Tanysphyrus*, *Phytobius*, *Eubrychius*, *Poophagus*, многие *Donacia* и *Vagous*) и гидатохортобионтов,

развивающихся на околоводных и болотных растениях (57 видов, в основном из родов *Plateumaris*, *Prasocuris*, *Notaris*, *Thryogenes*, а также некоторые *Donacia* и *Bagous*).

IV. *Виды, способные питаться как на древесных, так и на травянистых растениях* (55 видов; 4,5 %). К тамно-хортобионтам относятся 18 видов (менее 1,5 %), к дендро-(тамно)-хортобионтам – 37 видов (около 3 %). Среди этой группы резко преобладают полифаги и широкодизъюнктивные олигофаги.

Интересно, что соотношения фитобионтных групп в ведущих семействах жуков-фитофагов очень сходны. Так, на долю хортобионтов среди листоедов и настоящих долгоносиков анализируемой фауны приходится 67 % и 66 % видов соответственно. При этом в фауне долгоносиков незначительно выше доля дендробионтов (22 % против 19 % у листоедов), а в фауне листоедов больше доля водных и околоводных форм (9 % против 6,5 % у долгоносиков).

Глава 6. Зональная дифференциация фауны растительноядных жуков на востоке Русской равнины

6.1. Зональные изменения видового богатства фауны. В зональном градиенте происходит резкое возрастание видового богатства жуков-фитофагов от тайги до лесостепи (рис. 6). Если в лесостепной зоне зарегистрировано подавляющее большинство видов (1200; свыше 95 % общего видового богатства в трех зонах), то в тайге встречается лишь немногим больше половины из отмеченных на ВРР форм (53 %). При этом на трансекте бореального экотона у большинства видов (свыше 60 %) проходят границы ареалов (в основном северные и северо-восточные, у гораздо меньшего числа – южные, юго-западные и северо-западные) (Дедюхин, 2016д).

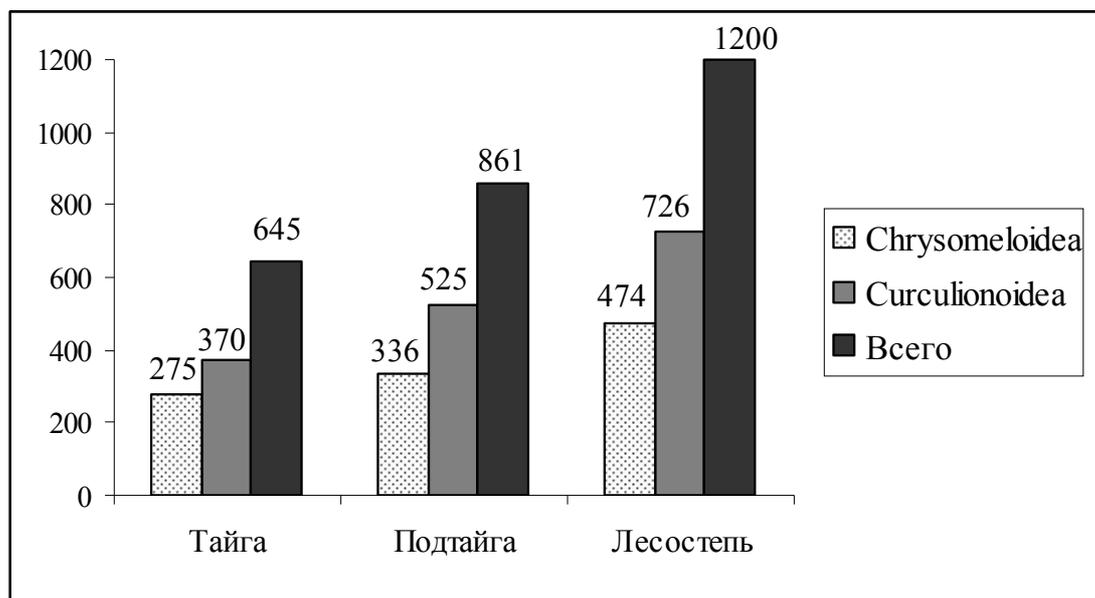


Рис. 6. Видовое богатство зональных фаун жуков-фитофагов ВРР.

Показательно, что максимум видового разнообразия в лесостепи отмечен и при анализе широтного распределения жуков-листоедов европейской части России (Беньковский, 2011), жуков-долгоносиков Западно-Сибирской равнины (Легалов, 2006б), при комплексном анализе членистоногих Западной Сибири (Видовое богатство..., 2002), а также при характеристике зональных закономерностей изменения видового богатства флоры Восточной Европы (Морозова, 2008).

Южный тренд возрастания числа видов хорошо выражен и на подзональном уровне (от средней тайги до южной лесостепи) (рис. 7), но при переходе к северной степи рост видового богатства останавливается, а самым большим видовым

богатством характеризуется фауна южной лесостепи (1142 вида; 89 % от общего числа видов на ВРР). Скорость увеличения видового богатства растительных жуков максимальна на центральном участке бореального экотона (в широкой полосе непосредственного перехода от бореальных к суббореальным ландшафтам). В результате от северной подтайги до северной лесостепи разнообразие фауны увеличивается почти на 1/3 (с 706 до 1022 видов) (Дедюхин, 2016д).

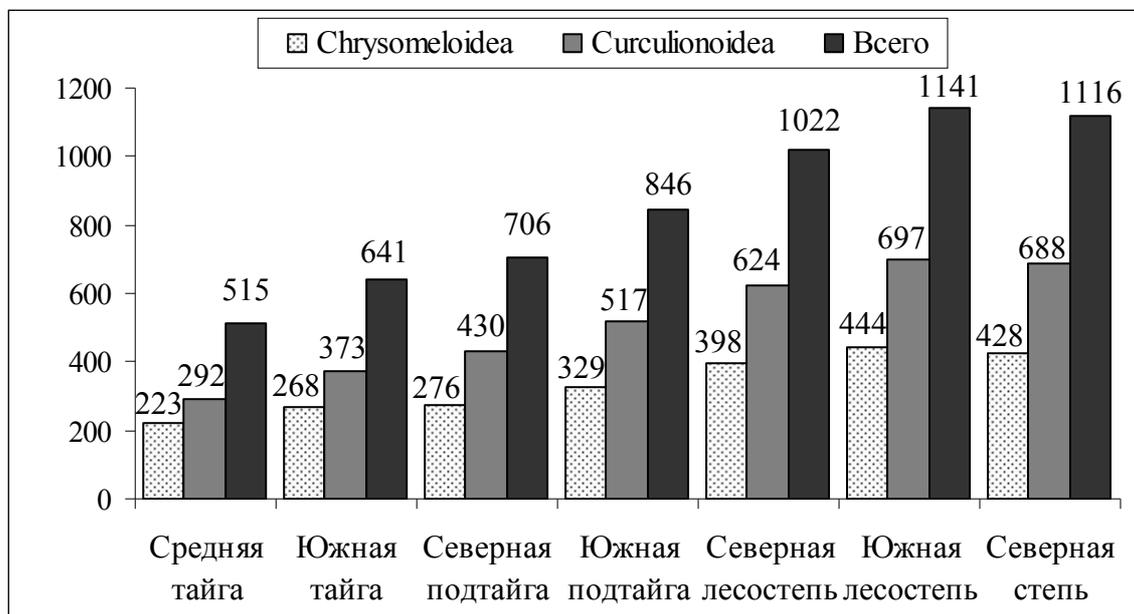


Рис. 7. Видовое богатство подзональных фаун жуков-фитофагов ВРР.

Фауны средней тайги и южной лесостепи по числу видов различаются почти в 2,2 раза, а общими для них являются лишь 440 видов из 1215, известных в этих двух подзонах (коэффициент Жаккара – 0,36). При сравнении фаун средней тайги и северной степи различия ещё более значительны (коэффициент Жаккара – 0,33). Коэффициент сходства крайних зональных фаун (тайги и лесостепи) ожидаемо несколько выше, но и он составляет всего лишь около 0,5.

Наглядны результаты кластерного анализа. На зональном уровне показаны близость лесных фаун (тайги и подтайги) и специфичность фауны лесостепи. Однако сравнение подзональных фаун (рис. 8) неожиданно обнаруживает более тесные связи между соседними фаунами из разных зон, а не между подзональными фаунами одной зоны. Выделяются три кластера: северный (куда входят фауны таёжных подзон и северной подтайги), южный (с фаунами южной лесостепи и северной степи) и промежуточный (включающий фауны южной подтайги и северной лесостепи). Подтверждает обоснованность этого вывода и расчет коэффициента Жаккара. Если между фаунами южной тайги и северной подтайги значение его составляет 0,86, то между фаунами северной и южной подтайги – всего 0,79. Сходство в видовом составе фаун южной лесостепи и северной степи – 90 %, а двух подзональных фаун лесостепи – лишь те же 79 % (Дедюхин, 2016д).

Близость фауны северной подтайги к таёжным фаунам объясняется её обеднённостью. Во всех фаунах северного кластера основное ядро составляют температурные и полизональные формы (при сравнительно большой доле бореальных видов). Сходство же между фаунами южной подтайги и северной лесостепи связано с экстразональным проникновением в южную подтайгу с юга значительной группы суббореальных (лесостепных, степных и неморальных) видов при сохранении подавляющего большинства видов, встречающихся и севернее.

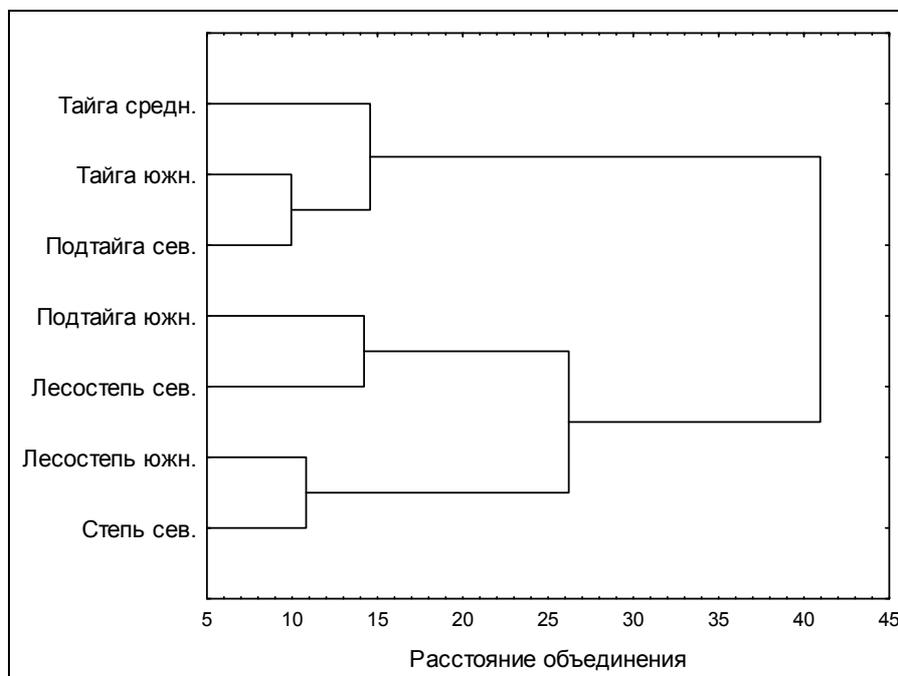


Рис. 8. Дендрограмма кластеризации подзональных фаун жуков-фитофагов востока Русской равнины (Евклидово расстояние. Метод Варда).

Тесные связи фаун южной лесостепи и северной степи обусловлены взаимопроникновением в эти подзоны комплексов жуков из соседних подзон. В частности, до юга лесостепной зоны по ксеротермным склонам, дюнам и солонцам доходят богатые группировки степных ксерофилов, которые отсутствуют в северной лесостепи. Таким образом, главные широтные рубежи на ВРР, ограничивающие распространение растительноядных жуков, не соответствуют зональным границам – обычно они сдвинуты к северу примерно на одну подзону. Вероятно, это объясняется концентрацией большей части видов жесткокрылых в разных типах незональных местообитаний с выраженным рельефом, а также связью со склоновыми урочищами наиболее богатых сообществ с обилием форм, свойственных более южной подзоне (а также реликтов). Кроме того, разнообразная фауна листоедов и долгоносиков складывается в рудеральных и сегетальных биотопах (Дедюхин, 2012б, 2016б).

6.2. Зональная дифференциация фаун разных групп жуков-фитофагов. Особый интерес представляет сравнительный анализ зонального распределения фаун таксонов высокого ранга (уровня надсемейства, семейства и подсемейства).

6.2.1. Зональная дифференциация фаун на уровне надсемейств и семейств. В обоих надсемействах (*Chrysomeloidea* и *Curculionoidea*) от средней тайги до южной лесостепи происходит непрерывное увеличение видового богатства (рис. 6 и 7; табл. 5). При этом соотношения видового разнообразия надсемейств (и ведущих семейств) в разных зонах и подзонах и, следовательно, относительная скорость изменений фауны в широтном градиенте имеют существенные различия. Во всех зонах бореального экотона преобладают долгоносикообразные жуки, а с продвижением на юг их участие в фауне возрастает (с 57,3 % в тайге до 60,5 % в лесостепи). На изученном широтном профиле число видов надсемейства *Curculionoidea* увеличивается в 2,4 раза (коэффициент Жаккара фаун средней тайги и южной лесостепи – 0,34), а надсемейства *Chrysomeloidea* – лишь в 2 раза (при коэффициенте Жаккара 0,39).

Степень зональной дифференциации фауны того или иного семейства на трансекте бореального экотона определяется главным образом долей видов, распространённых до его северной границы. Так, по концентрации видового богатства (далее КВБ) в средней тайге (от фауны ВРР в целом) достаточно чётко

выделяются три группы семейств: (1) Chrysomelidae, Rhynchitidae с Attelabidae, Dryophthoridae с Eirrhinidae (КВБ в средней тайге – 50–60 %); (2) Anthribidae, Arionidae и Curculionidae (КВБ – от 35 % до 44 % видов ВРР); (3) Bruchidae и хортобионтные Cerambycidae (до средней тайги доходит лишь 10–20 % видов). Важно отметить также, что во всех семействах КВБ в южной лесостепи выше 80 %.

Таблица 5

Видовое богатство основных групп жуков-фитофагов в подзональных фаунах ВРР

ТАКСОНЫ	Средняя тайга	Южная тайга	Северная подтайга	Южная подтайга	Северная лесостепь	Южная лесостепь	Северная степь
CHRYSOMELOIDEA	223 (45%)	268 (54%)	276 (55%)	329 (66%)	398 (81%)	444 (89%)	428 (86%)
Cerambycidae	8 (20%)	11(28%)	12 (30%)	11 (28%)	15(38%)	37 (93%)	39 (98%)
Chrysomelidae	212 (49%)	251(57%)	258 (59%)	311(71%)	363(83%)	387 (89%)	368(84%)
Bruchidae	3 (13%)	6 (27%)	6 (27%)	7 (32%)	20 (91%)	20 (91%)	21 (95%)
CURUCULIONOIDEA	292 (37%)	373 (48%)	430 (55%)	517 (66%)	624 (80%)	697 (89%)	688 (88%)
Anthribidae	6 (35%)	7 (41%)	8 (41%)	9 (53%)	12 (71%)	16 (94%)	15 (88%)
Rhynchitidae и Attelabidae	12 (52%)	15 (65%)	15 (63%)	18 (75%)	21 (88%)	21 (92%)	21 (88%)
Arionidae	44 (44%)	56 (55%)	70 (69%)	79 (78%)	96 (94%)	96 (95%)	90 (89%)
Dryophthoridae и Eirrhinidae	10 (59%)	10 (59%)	10 (59%)	12 (71%)	13 (76%)	15 (82%)	13 (76%)
Curculionidae	214 (35%)	279 (46%)	320 (52%)	390 (64%)	472 (77%)	539 (88%)	54 (89%)
Всего	515 (40%)	641(50%)	706 (55%)	846 (66%)	1022(81%)	1141(89%)	1116(87%)

Примечание. В скобках указана доля (%) от общего числа видов данных таксонов на востоке Русской равнины (концентрация видового богатства).

Показательно сравнение подзонального распределения семейств Chrysomelidae и Curculionidae, включающих на ВРР 87 % и 78 % видов соответствующих надсемейств (рис. 9).

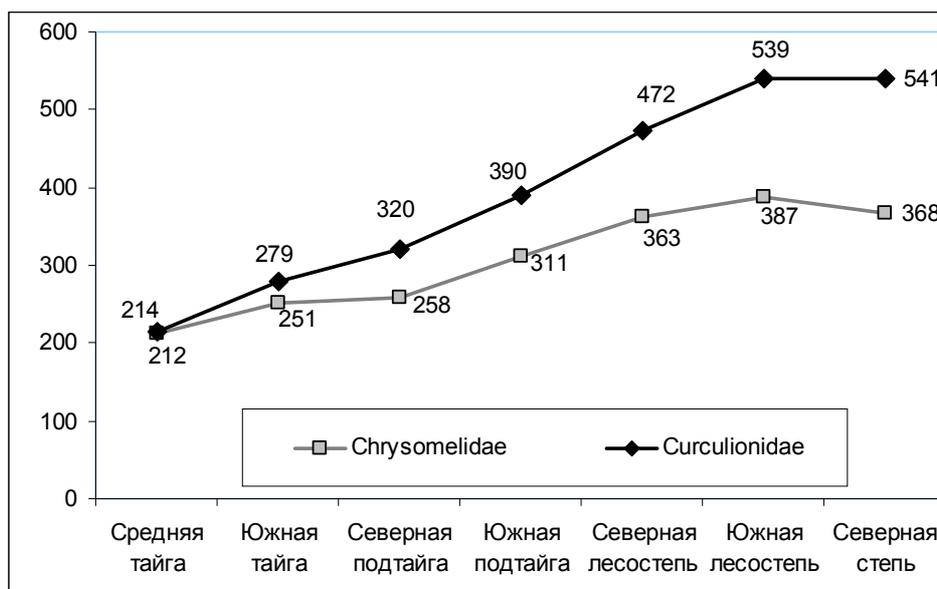


Рис. 9. Число видов семейств Chrysomelidae и Curculionidae в разных подзонах ВРР.

Несмотря на то, что по числу видов на ВРР настоящие долгоносики почти в 1,4 раза превосходят листоедов, в средней тайге видовое богатство этих семейств практически равно. Только с северной подтайги долгоносики начинают заметно

преобладать (в 1,2 раза), а в северной степи их разнообразие почти в 1,5 раза больше, чем листоедов. При этом фауна Curculionidae южной лесостепи в 2,5 раза богаче фауны средней тайги (КВБ – 35 % в средней тайге, 88 % в южной лесостепи; коэффициент Жаккара – 0,32), тогда как фауна Chrysomelidae – лишь в 1,8 раза (КВБ – 49 % в средней тайге, 89 % в южной лесостепи при коэффициенте сходства 0,42). Таким образом, степень широтной дифференциации фауны долгоносиков на трансекте бореального экотона заметно выше, чем листоедов (Дедюхин, 2016д).

Дендрограммы кластеризации подзональных фаун листоедов и долгоносиков довольно сходны между собой и близки к общей дендрограмме жуков-фитофагов. Во всех случаях выделяются 3 группы фаун, а границы разделения кластеров не соответствует зональным.

6.2.2. Зональная дифференциация фаун на уровне подсемейств листоедов и долгоносиков. Общий тренд увеличения разнообразия от средней тайги к южной лесостепи сохраняется и для подавляющего большинства подсемейств, однако степень дифференциации в разных группах имеет существенные отличия. Резкое возрастание видового богатства к югу происходит в крупнейших и экологически неоднородных подсемействах: Alticinae, Ceutorhynchinae, Curculioninae и Entiminae. Во всех из них в средней тайге встречается 30–40 % видов, в южной тайге – около 50 %, в подтайге – около 70 %, в северной лесостепи – 80–85 %, в южной лесостепи – 85–90 %, на севере степной зоны – чуть более 80 %. Максимальное же увеличение разнообразия от средней тайги до степи включительно происходит в подсемействах Lixinae и Baridinae. Если в средней тайге отмечено лишь 9 % видов ликсин и 14 % баридин, известных на ВРР, то в южной лесостепи – около 90 %, а в северной степи – 100 %. Исключение из общего правила составляет подсемейство Donacinae, в котором наблюдается снижение видового богатства в южном направлении (Дедюхин, 2016д).

6.3. Зональные изменения таксономической структуры фауны. В фауне листоедов повсеместно преобладают Alticinae, при этом к югу их доля возрастает (с 29 % в средней тайге до 40 % в южной лесостепи и северной степи). В тайге и подтайге, а также в северной лесостепи Cryptocephalinae заметно уступают Chrysomelinae (в средней тайге – 14,5 % и 20 % от фауны семейства; в северной лесостепи – 13,5 % и 15 %), но в южной лесостепи скрытоглавов не меньше (по 14,5 %), а в северной степи даже больше, чем хризомелин (14,5 % и 13 %). Интересно, что по Медведеву (1993) и Беньковскому (2011), преобладание криптоцефалин над хризомелинами начинается лишь с полупустынной зоны. Сдвиг смены индекса фауны в северном направлении, по-видимому, обусловлен повышенной долей южностепных видов на юге лесостепи ВРР. С другой стороны, существенные различия в структуре фаун между северной и южной лесостепью подчеркивают неоднородность лесостепной фауны региона.

Среди долгоносиков во всех зонах и подзонах преобладают Curculioninae (27–30 %), Ceutorhynchinae (24–27 %) и Entiminae (17–21%), хотя процентное соотношение подсемейств изменяется. В южном направлении уменьшается доля Entiminae (с 21 до 17 %), а также Molytinae (с 9 до 3,5 %) и увеличивается доля Lixinae (с 2 % в средней тайге до 12–13 % в южной лесостепи и северной степи) (Дедюхин, 2016д).

6.4. Зональная дифференциация зоогеографической структуры фауны. Во-первых, к югу последовательно снижается участие транспалеарктического (с 32 % в средней тайге до 18 % в северной степи), голарктического (с 10 до 4 %) и субтрансевразийского (с 8 до 4 %) комплексов (табл. 6). Во-вторых, возрастает доля западнопалеарктических (вместе с европейскими) (с 13–14 % в тайге до 22–24 % в лесостепи и степи) и особенно центральнопалеарктических форм (с 1–2 до 15 %). Резкий рост числа центральнопалеарктических видов начинается только в лесостепи, но даже на севере степи они не входят в тройку наиболее богатых комплексов. Сходные

закономерности установлены на уровне семейств. В частности, от средней тайги до северной степи доля голарктического комплекса в фауне Chrysomelidae снижается с 8 до 4 %, в фауне Curculionidae – с 11 до 4 %; при этом участие центральнопалеарктических видов в фауне листоедов возрастает с 1 до 15, а долгоносиков – с 2 до 19 % (Дедюхин, 2016д).

6.5. Широтная дифференциация поясно-зональной структуры фауны. От средней тайги до северной лесостепи лидирующее положение занимает полизональный комплекс (рис. 10; табл. 6). При этом в таёжных фаунах на его долю приходится большинство видов (60–70 %), в подтайге – около половины, а в северной лесостепи – 40 %. Принципиальные изменения структуры фауны происходят в южной лесостепи и северной степи, где виды с полизональными ареалами составляют лишь треть фауны (33 и 34 %), а на первое место выходит суббореальный комплекс (43 и 46 %).

Трансформация структуры фауны на трансекте бореального экотона идет главным образом в результате резкого увеличения к югу разнообразия суббореальных форм. Если в таёжной зоне обитают единичные степные и неморальные виды, то в подтайге их число увеличивается на порядок (свыше 150 видов), а в лесостепи возрастает до 500! При этом широкое распространение склоновых ландшафтов и наличие долин крупных рек меридионального направления обуславливают продвижение многих суббореальных и южнотемператных видов по экстразональным местообитаниям к северу примерно на одну подзону за пределы их основных ареалов. С этим и связано несовпадение широтных рубежей, за которыми следуют наиболее резкие изменения фауны, с границами между природными зонами. В южном направлении снижается видовое богатство (со 106 до 39 видов) и еще сильнее – доля бореального комплекса. Если в средней тайге она составляет 21 % фауны, в подзонах подтайги – 13 и 11 % соответственно, то в южной лесостепи и на севере степной зоны всего 4–5 %. Однако это не оказывает определяющего влияния на общий состав фауны, так как северных видов в нём почти в 7 раз меньше, чем южных (суббореальных и южнотемператных) (Дедюхин, 2016д).

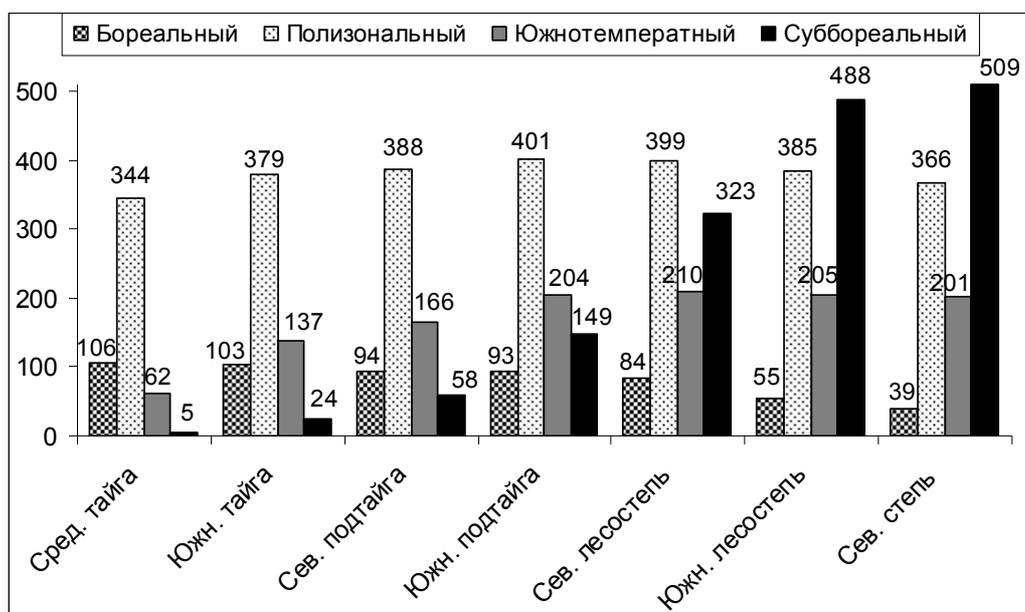


Рис. 10. Видовое богатство основных поясно-зональных комплексов в подзональных фаунах жуков-фитофагов ВРР.

Самые значительные изменения поясно-зональной структуры фауны на широтном профиле ВРР происходят от северной подтайги до южной лесостепи (рис. 10), что

проявляется в первую очередь в резком возрастании видового богатства и доли суббореальных и снижении почти в 2 раза числа бореальных видов. При этом фауны южной подтайги и северной лесостепи (при лидирующем положении в них полизональных и широколиственных форм, весомой доле суббореальных видов и заметном участии видов северного комплекса) можно расценивать как переходные между фаунами бореального (тайги и северной подтайги) и суббореального (южной лесостепи и северной степи) типов. Это согласуется с результатами, проведенного выше кластерного анализа подзональных фаун.

Таблица 6

Ареалогическая структура зональных и подзональных фаун жуков-фитофагов ВРР

Комплексы	Всего	Зоны			Подзоны						
		Тайга	Подтайга	Лесостепь	Средняя тайга	Южная тайга	Северная подтайга	Южная подтайга	Северная лесостепь	Южная лесостепь	Северная степь
Доля комплексов, выделенных по долготной составляющей ареала видов											
Голарктический	4%	8%	6%	4%	10%	8%	7%	6%	5%	4%	4%
Транспалеарктический	18%	29%	24%	18%	32%	28%	27%	24%	21%	19%	18%
Субтрансеазиатский	4%	8%	7%	5%	8%	7%	7%	6%	5%	4%	4%
Западно-центральнопалеарктический	35%	39%	39%	36%	35%	39%	40%	39%	38%	36%	36%
Западнопалеарктический	25%	14%	19%	24%	13%	14%	16%	19%	22%	23%	22%
Центральнопалеарктический	13%	2%	4%	13%	1%	2%	3%	4%	8%	13%	15%
Доля комплексов, выделенных по широтной составляющей ареала видов											
Бореальный и северотемператный	9%	16%	12%	7%	21%	16%	13%	11%	8%	5%	4%
Полизональный	32%	59%	47%	34%	70%	60%	56%	48%	40%	34%	33%
Южнотемператный	17%	21%	17%	18%	13%	22%	24%	24%	21%	18%	18%
Суббореальный	43%	4%	18%	42%	1%	4%	8%	18%	32%	43%	46%

Если картина изменений структуры фауны Curculionidae имеет значительное сходство с установленной при анализе фауны жуков-фитофагов в целом (но к югу у долгоносиков происходит ещё более резкий рост доли суббореального комплекса), то в сем. Chrysomelidae налицо существенные отличия от нее. Во-первых, у листоедов во всех подзонах полизональный комплекс составляет основу фауны (в южной лесостепи и северной степи наравне с суббореальным), хотя его доля существенно снижается (с 64 % в средней тайге до 38 % в северной степи); во-вторых, на суббореальный комплекс даже в южных подзонах приходится лишь 36–39 % видов. Напротив, в фауне долгоносиков суббореальный комплекс уже в южной подтайге играет заметную роль (21 % против 13 % в фауне листоедов). В северной лесостепи к суббореальным относится свыше трети видов куркулионид (35 %), в южной лесостепи – 46 %, а в северной степи – почти половина (49 %), при этом виды с полизональными ареалами в южной лесостепи и северной степи составляют лишь 31 % и 29 % соответственно (Дедюхин, 2016д). Большая доля в фауне Chrysomelidae вдоль всего трансекта бореального экотона полизональных и широколиственных видов отражает меньшее влияние зональных факторов на распространение листоедов (в сравнении с долгоносиками) и, как следствие, меньшую степень дифференциации фауны в меридиональном направлении.

6.6. Зональная дифференциация структуры фауны по широте трофического спектра видов. Во всех зональных фаунах отмечаются преобладание групп олигофагов, весомая доля региональных монофагов и незначительный процент многоядных форм, но соотношения трофических групп претерпевают заметные изменения. Структура фауны лесостепной зоны соответствует таковой на ВРР в целом. По направлению к северу проявляются следующие тенденции: увеличение доли широких олигофагов (с 30 до 35 %), а также полифагов (с 13 до 16 %), и уменьшение участия монофагов (с 26 до 20 %). При этом доля узких олигофагов остается почти неизменной (около 30 %). Кроме того, если в лесостепи видов с узкой кормовой специализацией (монофагов и узких олигофагов) 56 %, то в таёжной зоне – лишь 51 % (в средней тайге – 49 %).

Значительные зональные изменения наблюдаются в структуре фауны Curculionidae. Если в тайге среди долгоносиков почти равное соотношение монофагов, узких и широких олигофагов (по 28–30 %), а на долю узкоспециализированных форм приходится 57 %, то в лесостепи существенно преобладают монофаги (33 %) при заметном снижении доли широких олигофагов (25 %). Общая же доля монофагов и узких олигофагов возрастает до 61 %. Ещё более выражена эта тенденция при сравнении подзональных фаун куркулионид. В средней тайге монофаги заметно уступают любой из групп олигофагов (25 % и 30–31 % соответственно), а узкоспециализированные виды составляют лишь 45 %. В южной лесостепи при значительном преобладании монофагов (34,5 %) над узкими и широкими олигофагами (по 26–27 %) данный показатель составляет 62 %. Во всех зонах при этом невелика доля многоядных форм (13–14 %). Напротив, в фауне листоедов соотношение трофических групп существенных широтных изменений не претерпевает: во всех зональных и подзональных фаунах лидирующее положение занимают широкие олигофаги (40–42 %), заметно меньше узких олигофагов (29–31 %) при умеренной доле полифагов (19–21 %) и низкой – монофагов (10–12 %) (Дедюхин, 2016д).

6.7. Зональная дифференциация распределения жуков-фитофагов с разными типами локализации личинок. В южном направлении возрастает доля видов, развивающихся в почве или в корнях растений, однако ярко выражена эта тенденция лишь начиная с южной лесостепи. Так, от средней тайги до северной лесостепи на виды с почвенными личинками приходится 30–32 % фауны, а в южной лесостепи и северной степи – 36–37 %. Кроме того, последовательно снижается доля водных форм (с 9 до 4 %) (Дедюхин, 2016д).

В сем. Curculionidae изменение структуры фауны соответствует общей закономерности: при преобладании форм, развивающихся в надземных частях растений (в целом свыше 60 %), в южных фаунах происходит некоторое увеличение доли видов с почвенной личинкой (от 29–30 % в лесных подзонах и северной лесостепи до 33–35 % в южной лесостепи и северной степи). В сем. Chrysomelidae при общем соотношении в пользу видов, развивающихся в почве (50 % и 42,5 % соответственно), этот тренд гораздо более значительный, а при переходе от южной подтайги к лесостепи происходит перестройка структуры фауны. Если в тайге и подтайге видов с почвенными или корневыми личинками (39–44 %) несколько меньше, чем видов, развивающихся на листьях или в стеблях растений (46–47 %), то в лесостепи и северной степи они начинают заметно преобладать (48–52 % против 42–44 %).

Сравнение групп, выделенных на основе локализации личинок внутри или вне растения, показало, что в южном направлении возрастает доля эндофагов (с 48 % в средней тайге до 58 % в южной лесостепи и северной степи). Лишь в тайге соотношение эндо- и эктофагов примерно равное, при этом фауна средней подтайги – единственная, в которой несколько больше эктофагов (52 %). От средней тайги до

северной степи на 11 % увеличивается доля эндофагов надземных частей растений и на 9 % – внутритканевых ризофагов. Возрастание к югу доли эндофагов (как развивающихся в надземных органах растений, так и в корнях) отражает южный тренд увеличения участия в фауне форм, тесно связанных с растениями (Дедюхин, 2016д).

Анализ соотношения криптофагов (с внутритканевыми или почвенными личинками) и форм, развивающихся открыто на растениях, показал, что при общем резком преобладании видов со скрытноживущими личинками (84 % против 16 %) ярко выражен северный тренд увеличения доли видов, развивающихся на поверхности растений (от менее чем 16 % на юге лесостепи и в северной степи до 24 % в средней тайге). Это подтверждает мнение (Богачёва, 1997; Беньковский 2011), что фитофаги, развивающиеся на поверхности надземных частей растений, на севере получают преимущество, так как их личинки, быстро прогреваясь в условиях солнечной инсоляции, успевают пройти развитие за короткий вегетационный период при относительно невысоких температурах воздуха.

В южном направлении последовательно снижается доля форм, имеющих личинок-филлофагов (с 30 % в средней тайге до 22 % в южной лесостепи и северной степи), и напротив, возрастает участие форм, развивающихся в генеративных органах растений (с 17 до 21–22 % соответственно) и корнях (от 22–23 % в тайге и подтайге до 27–28 % в южной лесостепи и северной степи).

Таким образом, одной из важнейших причин различий в зональном размещении разных таксонов жуков-фитофагов выступает локализация личиночной стадии.

6.8. Зональная дифференциация распределения жуков-фитофагов по жизненным формам растений. Главная зональная тенденция – заметное увеличение в южном направлении доли хортобионтов и уменьшение участия дендробионтов, а также гидатобионтов. В тайге дендробионты составляют 25 %, а хортобионты – 56 % видов, в подтайге – 22 % и 62 %, а в северной степи 18 % и 72 % соответственно. При этом от средней тайги до северной степи процент водных и околоводных форм уменьшается с 13 до 6 %. Следует отметить, что данные закономерности проявляются не вследствие снижения разнообразия дендро- и гидатобионтов (максимальное видовое богатство этих групп также в лесостепи), а за счет гораздо более резкого возрастания к югу видового богатства хортобионтов. При этом у листоедов от тайги до северной степи заметнее снижается доля гидатобионтов (с 16 до 6 %), а у долгоносиков – дендробионтов (с 33 до 20 %) (Дедюхин, 2016д).

6.9. Зональная дифференциация распределения жуков-фитофагов по семействам кормовых растений. Интересны широтные тренды распределения трофически специализированных видов жуков-фитофагов по семействам кормовых растений. Общее количество семейств растений, с которыми они связаны, возрастает в южном направлении (от 46 в средней тайге до 63 в северной степи). В тайге и подтайге максимальное число жуков-фитофагов связано с семействами Fabaceae (13 % фауны), Salicaceae (12 %) и Asteraceae (11 %), в лесостепи на лидирующее положение выходят группировки на Asteraceae и Fabaceae (по 13 %), а третье место приходится на комплексы, связанные с Brassicaceae (10 %). Таким образом, если в лесных зонах в первую тройку по этому показателю входят семейства как древесных, так и травянистых растений, то в лесостепной зоне – семейства, включающие преимущественно или исключительно травы.

Значительно различаются по структуре фауны две подзоны тайги. Средняя тайга – единственная, где первое место занимают потребители ивовых (14 %) (при минимальном отрыве от фитофагов бобовых), а третье и четвертое делят группировки жуков на сложноцветных и березовых (по 8,5 %). Структура фауны южной тайги близка к таковой фауны северной подтайги; в обеих фаунах самые богатые

комплексы связаны с Fabaceae (12 % и 14 %), Salicaceae (12 % и 11 %) и Asteraceae (по 11 %). Тенденция возрастания доли фитофагов бобовых продолжается и далее, в южной подтайге и северной лесостепи (14 % и 15 % видов); на второе же место в этих подзонах выходят группировки на Asteraceae (11 % и 12 %), а доля фитофагов на Salicaceae, напротив, сокращается соответственно до 10 % и 9 %. При этом в северной лесостепи становится одинаковым число видов на ивовых и крестоцветных. В южных подзонах (южной лесостепи и северной степи) наибольшее число видов трофически тесно связано со сложноцветными (Asteraceae) (14 %), правда, практически наравне с группировками на Fabaceae; третьи по количеству видов – потребители крестоцветных (10 %). Выявленные закономерности подчеркивают несовпадение с зональными границами основных широтных рубежей, за которыми следует перестройка фауны растительноядных жуков, и неоднородный характер фаун в пределах природных зон.

Показательны также тенденции изменения видового богатства и доли группировок жесткокрылых на отдельных семействах растений. В южном направлении в фауне существенно увеличиваются число и доля видов на сложноцветных [с 9 % в средней тайге до 14 % в северной степи (38 видов и 131 вид соответственно)], крестоцветных [с 7 до 10,5 % (31 вид и 99 видов)], губоцветных [с 1,5 до 5,5 % (6 видов и 54 вида)], бурачниковых [с 0,7 до 3 % (3 вида и 27 видов)], маревых [с 0,5 до 3 % (2 вида и 27 видов)], молочайных [с 0,5 до 2 % (2 вида и 18 видов)], мальвовых [с 0 до 1,3 % (12 видов)]. Напротив, снижается участие в фауне группировок жуков на ивовых (с 14 % в средней тайге до 7 % в северной степи), березовых (с 8 до 3 %), сосновых (с 5 до 1 %), лютиковых (с 2 до 1 %).

Распределение отдельных семейств жесткокрылых по кормовым растениям вдоль зонального градиента различно. В первую очередь это касается небольших групп (Bruchidae, Nanophyidae, Dryophthoridae, Eirrhinidae), но справедливо также и для крупных семейств (Chrysomelidae, Curculionidae, Arionidae). Во-первых, в фауне Chrysomelidae среди наиболее богатых комплексов отсутствуют фитофаги бобовых (в связи с общим малым числом специализированных на бобовых видов листоедов), тогда как это семейство растений относится к числу двух наиболее заселяемых долгоносиками и семяедами от средней тайги до северной степи. Во-вторых, листоеды ивовых во всех подзонах входят в число трех ведущих группировок (опускаясь с 1-го места в тайге до 3-го в южной лесостепи и северной степи). Напротив, в семействе Curculionidae фитофаги Salicaceae (наравне с фитофагами Fabaceae) преобладают только в таёжной зоне, в подтайге делят 3-е место с Asteraceae, а в лесостепи значительно уступают группировкам на Brassicaceae, Fabaceae и Asteraceae. В-третьих, в фаунах южных подзон среди листоедов резко преобладают фитофаги Asteraceae и важную роль (2-е и 4-е места) играют фитофаги Brassicaceae и Lamiaceae. Напротив, в фауне Curculionidae начиная с южной лесостепи лидирующее положение занимают фитофаги крестоцветных, тогда как группировка видов на сложноцветных занимает лишь 3-е место (незначительно уступая группировке на бобовых) (Дедюхин, 2016д).

Таким образом, в лесостепной и степной зонах самые богатые комплексы долгоносиков складываются на семействе растений, составляющем основу пионерных стадий сукцессий. Значительной их доля на Brassicaceae остается также в подтайге и тайге. Это согласуется с данными о высоком видовом богатстве кукулионид на растениях-ценофобах (Коротяев, 2012).

Глава 7. Видовое богатство и зональные особенности фаун растительоядных жуков на локальном уровне

7.1. Принципы изучения конкретных, локальных и парциальных фаун. В разделе рассмотрены понятия «конкретные», «локальные», «парциальные» фауны, а также «ценофауны» и основные подходы к их изучению.

7.2. Видовое богатство и зональные особенности локальных фаун. Проанализировано 17 локальных фаун (ЛФ) жуков-фитофагов на трансекте бореального экотона ВРР. При общей тенденции возрастания видового богатства к югу бореального экотона (в среднем от 300 видов в южной тайге до 480 в лесостепи), показаны большие различия между ЛФ даже в пределах одной подзоны. Помимо зональных условий важнейшими предпосылками дифференциации локальных фаун выступают положение в рельефе (долинное или водораздельное), ландшафтно-биотопическое разнообразие, а также степень антропогенной трансформации. Наиболее разнообразные из ЛФ подтайги и лесостепи содержат 540–570 видов (от 50 до 65 % фаун соответствующих подзон ВРР).

7.3. Видовое богатство и зональные особенности парциальных фаун травянистых склонов.

7.3.1. Анализ зональных изменений видового богатства склоновых фаун. Всего в склоновых урочищах обнаружено 664 вида, что составляет 53 % фауны жуков-фитофагов ВРР в целом, а на 22 модельных участках зарегистрировано 610 видов. Обобщенное видовое богатство фауны травянистых склонов последовательно возрастает от таёжной до лесостепной зоны. Так, на луговых и остепнённых склонах в пределах лесных зон отмечено 377 видов (а включая склоны правобережья Нижней Камы, входящие в переходную полосу к лесостепи, и степоиды Кунгурской островной лесостепи – 425 видов); на степных склонах лесостепной зоны – 582 вида.

Парциальные фауны (ПФ) могут заметно различаться по видовому богатству даже в одной подзоне, но основной тенденцией является резкое увеличение видового разнообразия склоновых сообществ растительоядных жуков от севера к югу бореального экотона (рис. 11). При этом парциальные фауны травянистых склонов могут включать до 25–30 % видов подзональных фаун ВРР и свыше 50 % хортофильных форм. Это показывает, что склоновые урочища – важнейшие центры видового богатства растительоядных жуков в регионе на локальном уровне.

Минимальное число видов отмечено в ПФ тайги (от 105 на севере до 170 на юге зоны; в среднем 138 видов). Склоновые урочища в подтайге включают уже 177–212 видов (в среднем 193). Далее резкий скачок разнообразия (236–245 видов) происходит в ПФ склонов долины Нижней Камы (ПФ 9–11) на границе с северной лесостепью. Близкий уровень видового богатства наблюдается на Борокском склоне и Склонах Коржинского (ПФ 12 и 13) (244 и 251 вид) на севере лесостепной зоны.

Число видов в склоновых фаунах в центре и на юге лесостепи сильно варьирует (от 196 до 303 видов), а на некоторых ксеротермных склонах с относительно однородным составом почвообразующих пород и растительности (ПФ 16 и 18) не превышает уровня, обычно наблюдаемого на севере лесостепи или даже в южной подтайге (ПФ 17). Напротив, в склоновых резерватах с выраженной мозаичностью травянистых биоценозов, карбонатным составом почвенного субстрата и высоким флористическим богатством (ПФ 15, 20, 21) видовое богатство жуков-фитофагов максимально (283–303). На горе Верблюжка (ПФ 22), которая расположена в долине р. Урал и отличается очень высоким для степной зоны флористическим разнообразием, видовое богатство ПФ несколько ниже (265 видов), чем в наиболее богатых ПФ лесостепи (Дедюхин, 2016в).

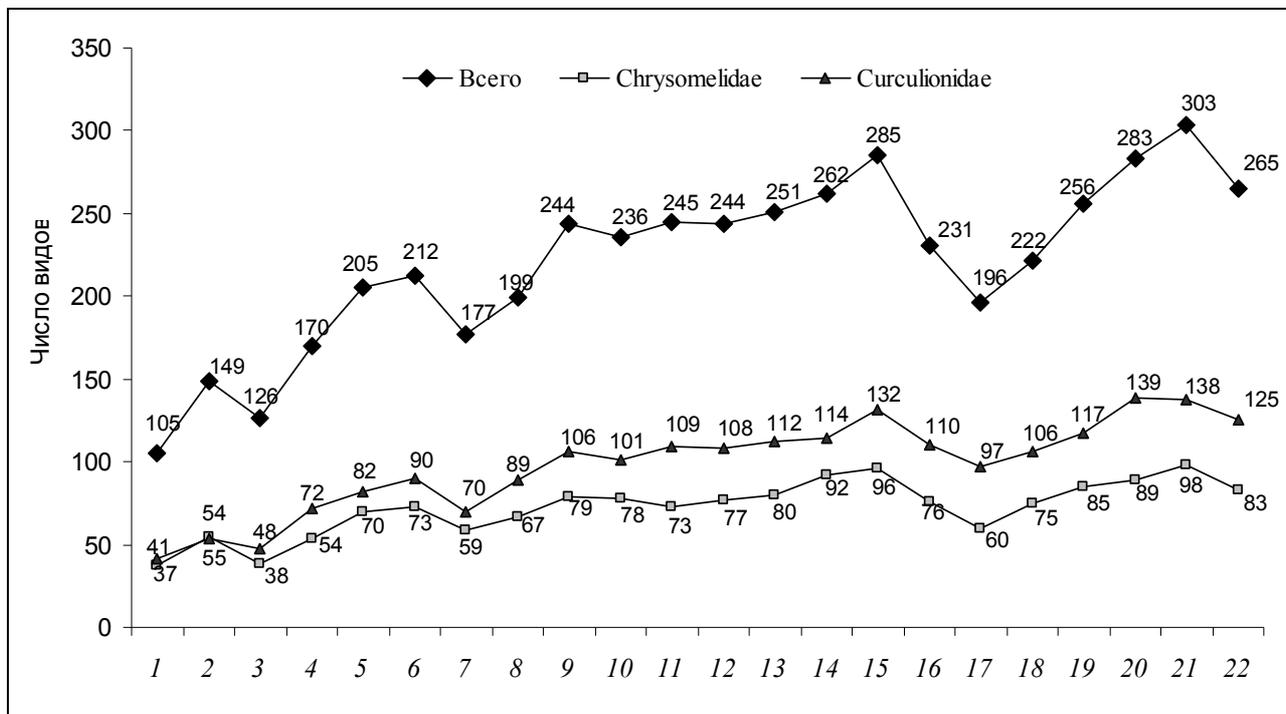


Рис. 11. Видовое богатство жуков-фитофагов в парциальных фаунах (1–22) травянистых склонов на востоке Русской равнины и в Предуралье. **Условные обозначения.** Парциальные фауны: 1 – Лойнский склон, 2 – Глазовские склоны, 3 – Дебёсские склоны, 4 – Полазненские гипсовые горы, 5 – Кунгурские склоны, 6 – Среднекамские склоны, 7 – Яганские склоны, 8 – Нижневятские склоны, 9 – Усть-Бельские склоны, 10 – Голышурминские склоны, 11 – Елабужские склоны, 12 – Борокский склон, 13 – Склоны Коржинского, 14 – Карабашская гора, 15 – Салиховская гора, 16 – Аслыкульские склоны, 17 – Дёмские шиханы, 18 – Серноводский шихан, 19 – Малокинельские яры, 20 – Жигулевские горы, 21 – Стерлитамакские шиханы, 22 – гора Верблюжка.

Показательно, что в некоторых ПФ (15, 20, 21) число видов надсем. Curculionoidea (170–180 видов) даже несколько выше, чем в склоновом степном урочище в равнинной части Северного Кавказа, где при проведении подробных исследований удалось зарегистрировать 152 вида (Коротяев, 2000). При этом на конкретных лесостепных склонах число видов жуков-фитофагов из изученных групп нередко почти на треть превышает известное на них флористическое разнообразие (Дедюхин, 2015а). Чрезвычайно велико на склонах в лесостепи и отношение числа видов надсем. Curculionoidea к числу видов растений. Если на Салиховской и Карабашской горах оно составляет примерно 3 : 4, то в сообществах степной зоны юга европейской части России и Предкавказья (Коротяев, 2000, 2012; Konstantinov et al., 2009) – не более 1 : 2. Эти факты показывают, что видовое богатство растительоядных жуков на степных участках лесостепи по крайней мере не ниже, а доля видов растений, заселяемых жуками, даже выше, чем в аналогичных сообществах степной зоны (Дедюхин, 2015а, 2015б).

При кластерном анализе (рис. 12) склоновые фауны объединяются по широтному принципу в два крупных и неоднородных кластера. Северный кластер разбивается на 3 группы фаун: луговых склонов тайги (ПФ 1–4), остепнённо-луговых склонов подтайги (ПФ 5–8) и склоновых урочищ долины Нижней Камы (как правобережья, так и лесостепного левобережья) с весомой долей лесостепных и степных растений (ПФ 9–12). Обособление последних в промежуточную группу отражает их переходный характер и подтверждает обоснованность проведения здесь буферной полосы между подтаёжной и лесостепной зонами. Южный кластер

формируют ПФ склонов лесостепной и степной зон (13–22), на которых представлены разные варианты степей (Дедюхин, 2016в).

7.3.2. *Соотношение в склоновых фаунах семейств Chrysomelidae и Curculionidae.* На широтном градиенте в ПФ изменяются соотношения таксономических групп растительноядных жуков (рис. 11). В частности, в южном направлении происходит увеличение относительной доли долгоносиков. Если на склонах в пределах тайги и отчасти северной подтайги видовое богатство этих групп сходно, то начиная с южной подтайги долгоносики начинают заметно преобладать, а в лесостепных и степных ПФ отношение числа видов Curculionidae к Chrysomelidae составляет около 1,5 : 1. Выявленная закономерность соответствует тенденции, установленной при анализе подзональных фаун (глава 6).

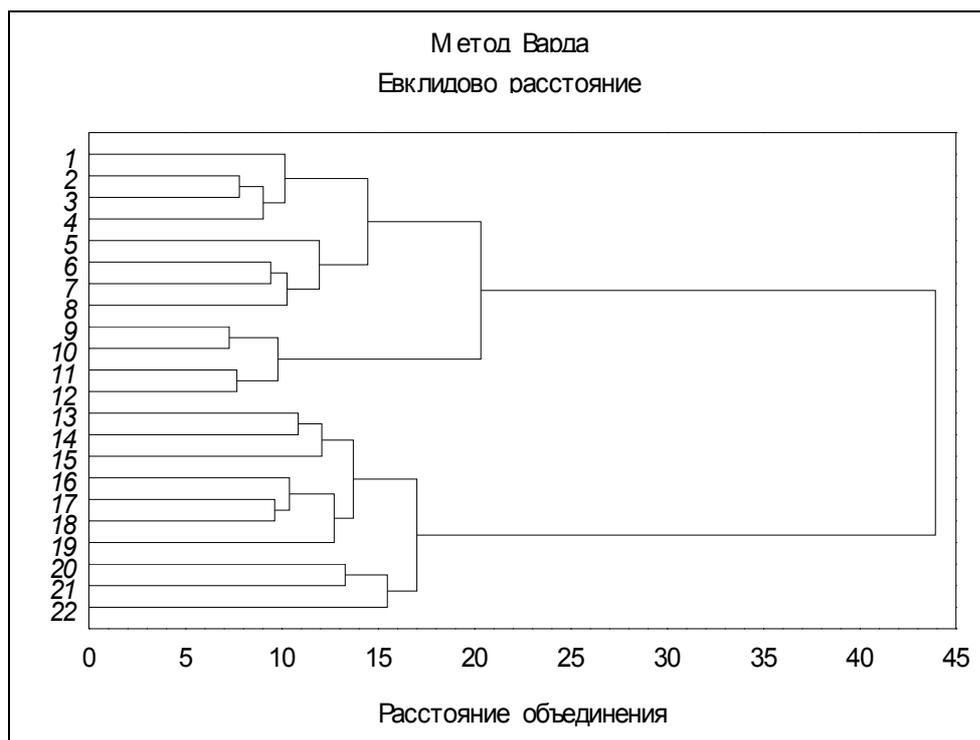


Рис. 12. Дендрограмма кластеризации парциальных фаун (1–22) жуков-фитофагов травянистых склонов востока Русской равнины и Предуралья. Нумерация парциальных фаун соответствует таковой на рис. 1 и 11.

7.3.3. *Разнообразие степного комплекса в склоновых фаунах.* Склоновые местообитания выступают форпостами для видов и целых сообществ растительноядных жуков, свойственных более южной подзоне, поэтому в качестве индикатора широтных изменений структуры ПФ был выбран степной комплекс, включающий помимо широко-степных также виды, характерные в основном для луговых степей (и остепненных лугов), и южностепных ксерофилов (Дедюхин, 2016в) (рис. 13). Рост числа степных видов в ПФ на зональном трансекте выражен более резко, чем рост видового богатства жуков-фитофагов в целом. Если на склонах в тайге (ПФ 1–4) их число не превышает 10, то в подтайге увеличивается до 20–40, а на склонах высокого правобережья Нижней Камы достигает 50–65. Обращает на себя внимание локальный пик разнообразия степных форм на известняково-гипсовых склонах Кунгурской островной лесостепи (ПФ 5). В склоновых фаунах лесостепной зоны число степных видов не опускается ниже 80 (на севере), достигая в богатых ПФ южной лесостепи (ПФ 15, 21) 155–160. Закономерно, что самое высокое их разнообразие (180 видов) отмечено в степной ПФ 22.

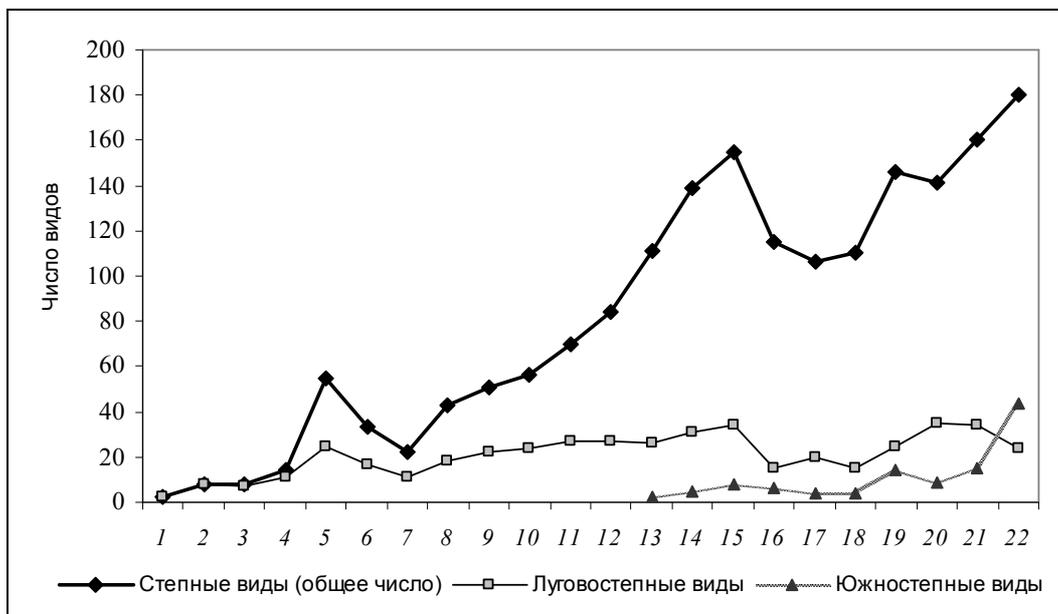


Рис. 13. Число видов жуков-фитофагов степного комплекса в парциальных фаунах травянистых склонов на востоке Русской равнины и в Предуралье. Нумерация парциальных фаун соответствует таковой на рис. 1 и 11.

Луговостепные формы присутствуют во всех изученных ПФ (рис. 13). Это подтверждает мнение о высокой экологической лабильности лесостепных по происхождению видов (Чернов, 1975), хотя их видовое богатство максимально на многих склонах лесостепной зоны и в Кунгурской островной лесостепи. Напротив, южностепные ксерофилы казахстанского и туранского генезиса зарегистрированы менее чем в половине ПФ (начиная с ПФ из центральных районов лесостепи), несколько увеличивая разнообразие (до 10–15 видов) на юге лесостепной зоны. При этом в степной зоне (ПФ 22) их число по сравнению со склоновыми урочищами южной лесостепи выше в 3–4 раза (44 вида).

От таёжной до степной зоны происходит резкое и последовательное возрастание в склоновых фаунах относительной доли степных видов. В южной тайге и северной подтайге (ПФ 1–4) она составляет менее 10 %, в южной подтайге (ПФ 6, 7) – около 15 %, а на границе подтайги и лесостепной зоны (ПФ 8–11) – 21–29 %. Показательно, что близкая доля степных форм (28 %) наблюдается на склонах в Кунгурской островной лесостепи (ПФ 5) (северо-восток подтаёжной зоны). Тем не менее, основное ядро всех склоновых фаун в лесных зонах составляют луговые виды. Иная картина в лесостепи, где на степные формы в ПФ обычно приходится около половины видового богатства (от 44 % на севере до 57 % на юге), с минимумом (34 %) в самой северной лесостепной ПФ 12. Максимальное участие степных форм (68 %) отмечено на степной горе Верблюжка (ПФ 22), как за счет резкого увеличения их видового богатства, так и в результате снижения числа луговых видов (Дедюхин, 2016в).

7.3.4. *Своеобразие склоновых парциальных фаун.* Склоновые урочища служат важнейшими резерватами редких и реликтовых форм жуков (Дедюхин, 2007а, 2010в, 2010г, 2011а, 2012б, 2013а, 2015а, 2015б): около 150 видов в изучаемом регионе известны только или преимущественно из склоновых местообитаний (Дедюхин, 2016в). Своеобразие сообществ склонов увеличивается в южном направлении. В пределах лесных зон заметной специфичностью отличается лишь ПФ «Кунгурские склоны» (около 20 характерных видов). Самая высокая концентрация видов (от 41 до 56), известных на ВРР не более чем из 3 местонахождений, отмечена на склонах в пределах лесостепной и степной зон, где развиты петрофитные степи на

известняковом субстрате, особенно на каменистых (известняково-доломитовых) останцах с гористым рельефом (ПФ 20–22).

7.4. Анализ ценофаун травянистых склонов ландшафтных районов ВРР. Анализ 13 склоновых ценофаун (объединенных фаунистических списков из нескольких ПФ одного ландшафтного округа или одной подпровинции), показал, что их состав всегда гораздо богаче, чем состав отдельных ПФ. В частности, в степных склоновых сообществах Бугульминской возвышенности обнаружено почти 400 видов жуков-фитофагов (более 1/3 от всей фауны Лесостепного Заволжья). Для сравнения укажем, что в самой разнообразной ПФ этой ландшафтной подпровинции (Салиховская гора) известно 285 видов. Видовое богатство склоновых ценофаун непрерывно возрастает от южной тайги и северной подтайги (в среднем около 200 видов) до лесостепи (в среднем 360 видов), достигая максимума на мергелистых склонах Бугульминской и на меловых горах Приволжской возвышенностей (380–400 видов), что отражает резкое увеличение разнообразия сообществ жуков-фитофагов травянистых биотопов от лесных к лесостепным ландшафтам.

7.5. Разнообразие жуков-фитофагов в степных сообществах лесостепи ВРР. Результаты исследований показали чрезвычайно большое видовое богатство степных и остепнённых сообществ жуков-фитофагов региона, в которых в общей сложности выявлено 692 вида из 10 семейств Chrysomeloidea и Curculionoidea (57 % от видового богатства фауны лесостепной зоны ВРР), а также высокий уровень своеобразия группировок степей (свыше 60 % видов входят в степной ландшафтно-географический комплекс). При этом только на степных участках лесостепи Высокого Заволжья зарегистрирован 551 вид, из них 210 специфичны для степных биоценозов. Анализ распределения по типам степей в пределах данной ландшафтной провинции отразил значительную степень биотопической дифференциации состава степных группировок (Дедюхин, 2015а) (табл. 7).

Таблица 7

Разнообразие жуков-фитофагов в основных типах степных биоценозов лесостепи Высокого Заволжья

Типы степей	Общее число видов	Число характерных видов	Число специфичных видов
Разнотравные степи и остепнённые луга	299	136	22
Кустарниковые степи	166	42	14
Каменистые степи и осыпи	289	109	44
Песчаные степи	153	37	11
Засолённые степи	145	39	10
Рудеральные местообитания в степных ландшафтах	249	91	16
Всего в степях	551	129	210

Наибольшее видовое богатство отмечено в разнотравных (луговых) степях [299 видов (54 %), в том числе 106 видов Chrysomelidae, 40 видов Arionidae и 125 видов Curculionidae], которые отличаются самым высоким для степных формаций флористическим разнообразием. Немного меньше число видов в петрофитных степях (289 видов, из них 109 видов Chrysomelidae, 22 вида Arionidae и 140 видов Curculionidae), при этом данные сообщества жуков очень своеобразны (44 индикаторных вида; 15 %). Незначительная доля видов, узко специфичных для луговых

степей (при максимальном числе характерных форм), объясняется тем, что представители луговостепного комплекса в лесостепной зоне находятся в оптимумах зональных ареалов и способны заселять здесь довольно широкий спектр травянистых местообитаний. Сравнительно небольшое число качественных индикаторов песчаных и засоленных степей, объясняется тем, что многие виды жуков, не встречающиеся в зональных лесостепных сообществах, концентрируются в нескольких типах ксеротермных аazonальных и экстраazonальных местообитаний с разреженной растительностью, а некоторые также в антропогенно нарушенных местообитаниях.

Глава 8. Консортивные связи жуков-фитофагов с растениями и закономерности их формирования

В данной главе на оригинальном материале и конкретных примерах описаны комплексы жуков-фитофагов на растениях из ряда ведущих семейств в пределах ВРР, отражены закономерности их формирования и пространственных изменений. Наиболее богатые группировки представлены на крупных древесных растениях: дубе (*Quercus robur*) и березах (*Betula* spp.) (по 68 видов жуков), осине (*Populus tremula*) – 54 вида, некоторых ивах (*Salix viminalis* и *S. caprea*) – соответственно 50 и 45 видов. Число видов жесткокрылых на небольших деревьях и кустарниках (многие виды ив, 2 вида ольхи, лещина) обычно колеблется от 50 до 30 (редко 20). На полукустарниках и крупных травах из родов *Artemisia* и *Centaurea* число видов жуков не превышает 30, а самые крупные консорции отдельных видов многолетних крестоцветных включают не более 25 видов жуков. Менее 10 видов отмечено в консорциях многих травянистых растений (в частности, на видах астрагалов и однолетних крестоцветных), а также на некоторых деревьях (*Tilia*, *Acer*), слабо заселяемых жуками (Дедюхин, 2016е).

На примере изученных консорций 13 видов ив (*Salix*), 10 видов полыней (*Artemisia*), 7 видов васильков (*Centaurea*), 21 вида астрагалов (*Astragalus*), а также в общей сложности 28 видов крестоцветных показано значительное своеобразие группировок жуков на отдельных видах растений (или группах близких видов) в крупных и экологически разнородных родах, которое может проявляться не только в наличии монофагов, но и в разном составе групп олигофагов и даже стенотопных полифагов. Это обусловлено различиями в биотопическом распределении видов одного рода растений, в их обилии, морфологии (общем габитусе и строении отдельных органов растений, с которыми связаны фитофаги) и, вероятно, метаболизме. Показаны региональные особенности группировок жуков на ряде видов растений. Установлено, что состав консорций растений (как древесных, так и травянистых) на границах ареалов, а также в нетипичных для них биотопах обычно существенно обеднен (Дедюхин, 2016е). Адвентивные и культивируемые растения часто не имеют специфических фитофагов, а основу их консорций составляют широкие олигофаги, переходящие с растений местной флоры.

Глава 9. Реликтовые элементы фауны жуков-фитофагов востока Русской равнины и основные этапы регионального фауногенеза

9.1. Понятие о реликтовых элементах фауны. Обсуждаются разные взгляды на проблему выделения реликтовых элементов фауны в конкретном регионе. Рассмотрены критерии реликтовости видов на региональном уровне: дизъюнктивный ареал и оторванность регионального фрагмента от основной его части; локальный характер популяций и тесная связь их с экстраazonальными (реже – интраazonальными) местообитаниями, древними формами рельефа и реликтовыми растительными сообществами; спорадичность встречаемости вида в населенных типах сообществ и на кормовых растениях, а для монофагов и узких олигофагов – специализация на

реликтовых в регионе видах растений. В зависимости от широты дизъюнкций и современного состояния популяций на ВРР установлены 3 группы реликтов (по Гроссгейму, 1939): *деграданты* (реликты с обширными дизъюнкциями, а также палеоэндемики Восточной Европы, в регионе встречающиеся в единичных реликтовых местообитаниях и проявляющие устойчивую тенденцию к сокращению распространения); *эуреликты* (тоже имеют значительные дизъюнкции от областей их широкого распространения, но представлены в регионе рядом стабильно существующих локальных популяций); *адаптанты* (имеют сравнительно небольшие отрывы от основных ареалов и довольно регулярно встречаются в локальных местообитаниях). В последнюю группу мы условно включаем и неэндемиков европейской лесостепи.

9.2. Реликтовые элементы фауны растительноядных жуков ВРР. Анализ фауны с применением описанных выше критериев позволил установить, что на ВРР реликтовые черты имеют 223 вида (около 18 % фауны). Из них критериям реликтовости наиболее полно соответствуют 105 видов (21 деградант и 84 эуреликта), остальные отнесены к реликтам-адаптантам. Еще у 98 видов обоснованно можно считать реликтовыми только некоторые региональные популяции, расположенные за пределами основных ареалов (для степных и неморальных форм – в подтайге и южной тайге, для арктобореальных и таёжных – в лесостепи). В зависимости от предполагаемых областей происхождения мы условно объединяем всех реликтов в 3 комплекса: восточный (североазиатский), южный (древнесредиземный) и западный (западнопалеарктический), в каждом выделив несколько групп (Дедюхин, 2016г).

1. Комплекс реликтов североазиатского генезиса (46 видов). Включает арктобореальные и таёжные реликты ангарского и берингийского происхождения, а также восточные степные формы.

А. Южносибирские и трансзиатские бореальные и бореомонтанные (10 видов): *Brachyta variabilis*, *Syneta betulae*, *Gonioctena sibirica*, *Euryommatus mariae*, *Ceutorhynchus robustus*, *Ranunculiphilus inclemens*, *Sirocalodes marshakovi*, *Miarus atricolor*. Виды этой группы сформировались в горных условиях Южной и Восточной Сибири. У многих из них имеются дизъюнкции ареалов в пределах Западносибирской равнины, при этом большинство отсутствует в Центральной Европе. На ВРР они связаны в основном с участками темнохвойных, липово-пихтово-еловых и сосновых лесов, а также с луговым высокотравьем в пределах лесных ландшафтов.

Б. Голарктические и евразийские арктобореальные (10 видов): *Plateumaris weisei*, *Chrysomela lapponica*, *Phyllotreta zimmermanni*, *Aphthona erichsoni*, *Chaetocnema sahlbergii*, *Lepyrus volgensis*, *Ceutorhynchus querceti*, *Dorytomus amplipennis*, *Otiorhynchus politus*. Эти виды – типичные представители приледниковой фауны, вероятно, обитавшие в тундроподобных сообществах плейстоцена. В настоящее время на ВРР они связаны с прибрежными и болотными местообитаниями.

В. Голарктические и евразийские аркто-горностепные (3 вида): *Kytorhinus pectinicornis*, *Hypera ornata*, *Tychius tectus*. Все они имеют дизъюнктивные арктобореомонтанные ареалы и наиболее характерны для горностепных районов Восточной Сибири, а *K. pectinicornis* и *T. tectus* есть также в Северной Америке. В Арктике эти виды встречаются только в горных тундрах и на щебнистых склонах (Коротяев, 1990; Хрулёва, Коротяев, 1999). На равнинах Евразии они получали широкое распространение с ландшафтами холодной плейстоценовой лесостепи. В современной фауне *K. pectinicornis* и *H. ornata* на ВРР известны только в реликтовых сообществах Кунгурской островной лесостепи, но *H. ornata* обнаружен в позднеплейстоценовых отложениях Западной Сибири и Южного Урала (Zinovyev, 2008; Zinovyev et al., 2016; Legalov et al., 2016). *Tychius tectus*, считающийся

единственным видом долгоносиков, общим для степных сообществ Палеарктики (от Поволжья до Чукотки и Камчатки с разрывами в ареале) и Неарктики (Коротяев, 1990), на ВРР обитает в петрофитных степях на остролодочниках (*Oxytropis* spp.).

Г. Петрофильные палеоэндемики Восточной Европы (2 вида): *Chrysolina roddi* и *Ch. poretskyi*. Эти бескрылые виды листоедов имеют сибирское родство и могут быть наиболее древними реликтами в фауне жуков-фитофагов ВРР. Оба они описаны по единичным экземплярам из одного места на Южном Урале (с. Иргизлы, Буртрянский р-н Башкортостана). *Chrysolina roddi* достоверно известен (в том числе и по нашим сборам) в Жигулёвских горах, отсюда же приводится и *Ch. poretskyi* (Лопатин, 1979; Павлов, 2007), указанный также для лесостепи Предуралья (Уфимское плато) (Михайлов, 2008).

Д. Восточные степные (дауро-монгольские и алтае-джунгарские) (21 вид): *Chrysolina ordinata*, *Pallasiola absinthii*, *Aphthona tolli*, *Trigonorrhinus dolgovi*, *Temnocerus subglaber*, *Ceratapion secundum*, *Pseudocleonus dauricus*, *Scaphomorphus vibex*, *Labiaticola sibiricus*, *Ceutorhynchus potanini*, *C. unguicularis*, *C. tesquorum*, *C. kaszabi*, *C. weisei*, *C. kipchak*, *Oprohynchus jakovlevi*, *Tychius uralensis*, *T. alexii*, *Pachypera* sp. pr. *deportata*, *Parameira gebleri*, *Sphaeroptochus fascilatus*. Эти степные виды – характерные компоненты ландшафтов перигляциальных степей, хотя возраст их на ВРР может быть разным. Большинство из них тяготеет в распространении к горным районам Северной Азии (Южная и Восточная Сибирь, часто Восточный Казахстан и Монголия), где сохранились современные аналоги холодных степей, и имеют реликтовые, большей частью островные участки ареалов в Поволжье и/или Предуралье, хотя некоторые (*S. vibex*, *O. jakovlevi* и *T. uralensis*) довольно широко распространены в степях Восточной Европы. Этот комплекс на ВРР, вероятно, сформировался в результате нескольких наслоений в течение криоксерических стадий среднего и позднего плейстоцена, но на современном этапе их разделение на геохронологические группы затруднено.

2. Комплекс реликтов древнесредиземного генезиса (74 вида). Виды этого комплекса имеют центральнопалеарктические ареалы суббореального типа и не характерны для современного Средиземноморья.

А. Казахские (сарматские) южностепные (50 видов): *Dorcadion glycyrrhizae*, *Labidostomis lucida axillaris*, *L. beckeri*, *Cryptocephalus coronatus*, *C. bohemiensis*, *C. flexuosus*, *C. flavicollis*, *C. gamma*, *Chrysolina susterai*, *Sermylassa halensis*, *Phyllotreta* sp. pr. *pallidipennis*, *Cassida elongata*, *Kytorrhinus quadriplagiatus*, *Stephanocleonus ignobilis*, *Adosomus roridus*, *Baris sulcata*, *B. spitzyi*, *Aulacobaris violaceomicans*, *Ceutorhynchus scythae*, *C. arnoldii*, *C. psoropygus*, *Tychius karkaralensis*, *T. affinis*, *T. molestus*, *Hypera interruptovittata*, *Otiorhynchus concinnus*, *Nastus goryi sareptanus*, *Mesagroicus poriventris*, *Phyllobius cylindricollis* и др. Предположительно к этой группе отнесён также *Otiorhynchus unctuosus*, но не исключено, что этот вид южносибирского происхождения, так как он есть также на Алтае и южном макросклоне Западного Саяна.

Б. Ирано-туранские и северотуранские пустынно-степные (24 вида): *Chrysochares asiatica*, *Phyllotreta pallidipennis*, *Ph. weiseana*, *Ischyronota desertorum*, *Fremuthiella interruptostriata*, *Lixus linnei*, *Larinus idoneus*, *Conorhynchus nigrivittis*, *Rhabdorrhynchus karelinii*, *Bothynoderes declivis*, *Maximus strabus*, *Asproparthenis obsoletefascita*, *A. carinata*, *A. vexata*, *Ceutorhynchus viator*, *C. languidus*, *Sibinia beckeri*, *Megamecus argentatus* и др.

Виды этих групп связаны с ксеротермными местообитаниями (каменистыми, меловыми, псаммофитными и, особенно, засоленными степями). Вхождение их в состав фауны происходило неоднократно, однако существование в перигляциальных условиях, а также в плювиальные периоды плейстоцена представляется

маловероятным. В лесостепи ВРР они наиболее обоснованно интерпретируются как ксеротермические реликты голоцена.

3. Комплекс реликтов западнопалеарктического генезиса (104 вида).

А. Средиземноморские и восточносредиземноморские ксерофильные (44 вида): *Clytra atraphaxidis*, *Coptocephala chalybaea chalybaea*, *C. chalybaea apicalis*, *Cryptocephalus pygmaeus*, *C. connexus*, *Pachnophorus cylindricus*, *Chrysochus asclepiadeus*, *Timarcha tenebricosa*, *Chrysolina asclepiadis bohemica*, *Galeruca melanocephala*, *Omphalapion buddebergi*, *Aphthona placida*, *Longitarsus echii*, *L. brisouti*, *L. nanus*, *Leucophyes pedestris*, *Cyphocleonus achates*, *Aulacobaris picicornis*, *Baris nesapia*, *Ceutorhynchus subpilosus*, *Gymnetron rostellum*, *Mogulones geographicus*, *Smicronyx syriacus*, *S. reichii*, *Tychius polylineatus*, *Sibinia variata*, *S. phalerata*, *Pachytychius transcaucasicus*, *Psallidium maxillosum*, *Charagmus griseus*.

Б. Паннонско-понтические и причерноморские степные (29 видов): *Dorcadion equestre*, *Phytoecia argus*, *Bruchidius myobromae*, *Ceratapion perlongum*, *Diplapion sareptanum*, *Lixus canescens*, *Labiaticola melas*, *Ceutorhynchus lothari*, *Prisistus suturalba*, *Phrydiuchus augusti*, *Gymnetron sauramatum*, *Bagous aliciae*, *Attactogenus albinus* и др.

Средиземноморские и западноскифские реликты в основном связаны с петрофитными (особенно на известняках) и псаммофитными степями. Вероятное время первоначального вхождения в фауну – поздний плейстоцен, вторичного – суббореальная стадия среднего голоцена.

В. Европейские и средиземноморские неморальные (21 вид): *Protapion ononidis*, *Coeliodes rana*, *Anthonomus spilotus*, *Bradybatus kellneri*, *Curculio pellitus*, *Orchestes betuleti*, *O. pilosus*, *O. subfasciatus*, *Bagous petro*, *B. rotundicollis*, *Otiorrhynchus pilosus*, *O. scopularis*, *Urometopus nemorum*, *Exomias lebedevi*. Эту группу реликтовых элементов мы расцениваем как одну из самых молодых. Наиболее вероятным периодом последнего (но не первичного) вхождения многих из них в фауну ВРР (из рефугиумов Европы и Кавказа) является климатический оптимум среднего голоцена. Ближайшие к эндемикам дубрав Русской равнины (*Urometopus nemorum* и *Exomias lebedevi*) формы обитают в широколиственных лесах Кавказа. Наличие неэндемичных форм доказывает существование в лесостепи Восточной Европы межледниковых рефугиумов неморальной биоты (вероятно, сильно обеднённых).

Г. Европейские бореальные и бореомонтанные (10 видов): *Lochmaea suturalis*, *Altica longicollis*, *Oreina coerulea*, *Micrelus ericae*, *Rhinoncus smreczynskii*, *Scleropterus serratus*, *Phyllobius dahli*, *Thamnurgus petzi* и др. Небольшая, но неоднородная группа. При этом *Rh. smreczynskii* и *Ph. dahli*, имея восточноевропейские ареалы, возможно, сформировались в перигляциальных условиях на Русской равнине. *Oreina coerulea* и *Thamnurgus petzi* – виды горного альпо-карпатского генезиса («сниженные альпийцы»), в холодные и влажные периоды плейстоцена распространившиеся в Восточную Европу (вплоть до Южного Урала).

Весь разнородный состав реликтов на ВРР мог быть сформирован в течение позднего плейстоцена и голоцена. Это не исключает непрерывного обитания некоторых видов, вошедших в фауну в более ранние эпохи (начиная с конца третичного периода), а также неоднократное распространение на ВРР (с последующим исчезновением) других реликтов вследствие миграционных потоков при циклических сменах зонально-ландшафтных условий в плейстоцене.

9.3. Пространственное распределение реликтовых элементов фауны и их природные резерваты на ВРР. Максимальное число реликтовых элементов фауны зарегистрировано в лесостепной зоне (221 вид), гораздо меньше их в подтайге (123 вида) и, особенно, в тайге (52 вида) (с учётом форм, проявляющих реликтовые черты только на части территории ВРР). Объяснить это лишь общей тенденцией увеличения

разнообразия жуков-фитофагов в южном направлении нельзя. Если видовое богатство фауны в лесостепи превышает таковое в подтайге в 1,4 раза, то истинных реликтов (деградантов и эуреликтов) в лесостепи почти в 3 раза больше, чем в подтайге, и в 6 раз больше, чем в таёжной зоне. Это отражает роль лесостепи как основного резервата реликтов на Русской равнине и одновременно может служить свидетельством её древнего (доголоценового) возраста (Дедюхин, 2016г).

Распределение реликтовых форм по лесостепным провинциям очень неравномерно. Наибольшее их число сосредоточено на расчлененных возвышенностях южной лесостепи. Только на Приволжской возвышенности, где представлен ландшафт «денудационных гор», отмечено 127 видов, а в лесостепи Приволжья в целом (включая Самарскую Луку) реликтовые черты имеют 152 вида (из них деграданты и эуреликты – 61). В лесостепи Высокого Заволжья к реликтовым мы относим 105 видов жуков. В Предуралье очень богаты и своеобразны петрофильные комплексы реликтов на Стерлитамакских шиханах (50 видов). Минимальное число реликтов (20 видов) обнаружено на выровненном и сравнительно молодом рельефе Низменного Заволжья. На севере бореального экотона ВРР важнейшим резерватом реликтовых элементов выступает Кунгурская островная лесостепь (36 видов). При этом на гипсово-известняковых склонах долины р. Сылвы есть не только степные реликты среднеголоценового возраста, но и перигляциальные реликты плейстоцена (*Kytorhinus pectinicornis*, *Ceutorhynchus kipchak*, *Oprohinus jakovlevi*, *Hypera ornata*).

Анализ распределения реликтов лесостепи по разным формам рельефа предсказуемо показал, что большинство из них (138 видов; 65 %), в том числе и подавляющее большинство деградантов и эуреликтов (71 из 95 видов; 75 %), концентрируется на древних ландшафтных образованиях (останцы и куэстовые склоны), а 118 видов известно только в склоновых или останцовых резерватах, где многие из них встречаются только на привершинных (наиболее сухих и теплых) участках склонов. Эти факты отражают ведущее значение рельефа в сохранении реликтовых форм. Не менее показательна связь реликтов с определёнными типами растительности. Больше всего их (60 % реликтовых видов лесостепи ВРР) в каменистых степях – одной из самых древних групп в регионе растительных формаций, формирование которой началось в плиоцене и продолжалось в плейстоцене и голоцене (Крашенинников, 1939; Горчаковский, 1997). Свыше половины реликтовых видов данного комплекса (59 из 111) на ВРР связаны только с петрофитностепными местообитаниями, а ряд форм известен из единичных или немногих резерватов (*Coptocephala chalybaea chalybaea*, *Chrysolina roddi*, *Phyllotreta* sp. gr. *balcanica*, *Cassida elongata*, *Diplapion sareptanum*, *Lixus canescens*, *Stephanocleonus ignobilis*, *Leucophyes pedestris*, *Conorhynchus nigrivittis*, *Cyphocleonus achates*, *Pseudocleonus dauricus*, *Ceutorhynchus kaszabi*, *C. subpilosus*, *C. unguicularis*, *C. tesquorum*, *C. weisei*, *Prisistus suturalba*, *P. caucasicus bohemani*, *Pachytychius transcaucasicus*, *Pachypera* sp., *Sphaerotochus fascilatus*). Важнейшая особенность сообществ каменистых степей – совместное обитание в них восточноскифских, казахстано-туранских и паннонско-причерноморских степных, а также средиземноморских реликтов. В криоксерические стадии, начиная с конца третичного периода, широкое распространение в Евразии получали степные мигранты из Алтае-Ангарского горностепного центра. В межледниковья степные сообщества сибирского типа на ВРР могли отчасти сохраняться лишь на крутых щебнистых или меловых склонах эрозионных останцов. В термоаридные фазы преобладали группировки казахстано-туранского и средиземноморского генезиса. Многократные наслоения видов из разных центров привели к гетерогенности географической структуры этих сообществ. Последняя волна восточноскифских видов, вероятно, пришлась на конец плейстоцена (что и определяет

их истинно реликтовую природу в современных условиях), а распространение южностепных форм происходило и в ксеротермические фазы голоцена (поэтому они и выступают в качестве одного из основных компонентов региональных петрофитностепных сообществ в настоящее время) (Дедюхин, 2013а, 2015а, 2016г).

9.4. Важнейшие моменты истории биоты ВРР и реконструкция основных этапов становления фауны жуков-фитофагов. Исходя из результатов фауногенетического анализа (раздел 4.4) и обзора реликтовых группировок, а также опираясь на работы по истории климата, рельефа, ландшафтов, растительного покрова, флоры и фауны Русской равнины, Урала и Евразии в целом, в данном разделе предпринята попытка реконструкции основных этапов формирования современной фауны растительоядных жуков ВРР. В конце третичного периода в Восточную Европу распространились пребореальные лесные и прастепные сообщества, включавшие в том числе и многие современные виды растений и насекомых (Синицын, 1965; Жерихин, 1978; Попов, 1983; Бидашко, 1994; Камелин, 1998). В эоплейстоцене и плейстоцене в результате циклического чередования перигляциальных условий стадиялов и теплых межстадиялов в регион неоднократно проникали фаунистические комплексы из разных центров видообразования, что сопровождалось частичным или практически полным вытеснением предыдущей фауны. Основа современной фауны растительоядных жуков ВРР сложилась к концу плейстоцена. В разные фазы голоцена происходили как перегруппировка переживших здесь последнее оледенение комплексов, так и восстановление в климатические оптимумы путем миграций из ближайших и отдалённых рефугиумов (горы Европы, Кавказ, Казахстан, Южный Урал) сформированного ранее ядра неморальных и южностепных видов. В это же время ряд дубравных и лесостепных форм распространились по ландшафтным коридорам в северную половину бореального экотона.

Из реликтовых элементов к самым древним на ВРР, вероятно, относятся ряд восточных по происхождению горностепных и арктобореальных видов (а также *Chrysolina roddi* и *Ch. poretzkyi*), наиболее обоснованно интерпретируемых в качестве реликтов перигляциальных лесостепей и степей криоксерических стадий плейстоцена. Европейский (неморальный и бореальный), средиземноморский и казахстанотуранский (южностепной и пустынно-степной) комплексы в течение благоприятных периодов плиоцена и плейстоцена также неоднократно распространялись на ВРР, но по времени непрерывного существования на этой территории должны считаться более молодыми (позднеплейстоценовыми и/или голоценовыми) (Дедюхин, 2016г). Так, хотя неморальная растительность Русской равнины приобрела облик близкий к современному (европейскому) типу уже в микулинское межледниковье начала позднего плейстоцена (Гричук, 1989), в последующие валдайские оледенения отчасти сохраняясь в рефугиумах Приволжской возвышенности, Общего Сырта или Южного Урала (Крашенинников, 1939; Клепов, 1990), но поскольку специализированные виды фитофагов при наступлении неблагоприятных условий обычно исчезают раньше своих кормовых растений (Емельянов, 1964, 1972), можно предполагать, что в это время даже в убежищах происходило еще более резкое обеднение неморального комплекса жуков-фитофагов. Показательно, что среди немногочисленных неморальных неэндемиков Восточной Европы нет монофагов и олигофагов.

По нашему мнению, между реликтовостью и продолжительностью существования вида в регионе нет прямой связи. Исходя из принципа актуализма, наибольшие шансы переживания на определённой территории при неоднократном изменении зональных условий имеют экологически пластичные виды (эврибионты, а также лугово-опушечные, мелколиственнолесные и околородные), высоко толерантные к температурным изменениям, с обширными ареалами (трансевразийскими или евро-сибирскими

полизональными либо температурными) и без реликтовых черт. Вероятно, значительная часть их входила в состав сообществ перигляциальной плейстоценовой лесостепи (Дедюхин, 2016г).

Антропогенная трансформация ландшафтов существенного влияния на состав фауны ВРР не оказала. Рудеральные и сегетальные биоценозы заселяют в основном местные виды, входящие в пионерные стадии сукцессий травянистых биоценозов. Хозяйственная деятельность привела к сокращению региональных ареалов ряда стенотопных, в том числе реликтовых видов, тесно связанных с естественными типами биоценозов. Фактов исчезновения из фауны ВРР видов пока нет, что связано с высокой степенью толерантности растительноядных жуков к умеренным антропогенным изменениям, а также со сравнительно хорошей сохранностью реликтовых резерватов, расположенных в местах, неудобных для хозяйственного освоения. Тем не менее, 30 видов, в первую очередь из группы деградантов, в разных регионах ВРР нуждаются в принятии особых мер охраны. Мероприятия по охране жуков-фитофагов (как и других групп насекомых) должны быть направлены на сохранение местообитаний в естественной системе ландшафтов и на мониторинг состояния их популяций. Часть этих видов уже включена в региональные Красные книги, и многие охраняются на существующих ООПТ.

ВЫВОДЫ

1. В пределах востока Русской равнины (ВРР) от юга средней тайги до южной лесостепи включительно зарегистрировано 1260 видов из 3 семейств Chrysomeloidea и 10 семейств Curculionoidea (не менее 90 % от реального числа видов), сведения по которым представлены в аннотированном каталоге. Видовое богатство региональной фауны расценивается как высокое для фаун равнинных территорий умеренного надпояса. Она включает около 60 % видов фауны Русской равнины в целом и более чем в 1,5 раза богаче фауны Западно-Сибирской равнины. Наибольшим числом видов представлены семейства Curculionidae (585 видов; 46,5 % фауны), Chrysomelidae (438 видов; 35 %) и Arionidae (102 вида; 8 %).

2. Фауна ВРР имеет сложную зоогеографическую структуру, что свойственно переходным биогеографическим регионам. На фоне преобладания западно-центральнопалеарктических и транспалеарктических видов в ней существенна доля, с одной стороны, западнопалеарктических и европейских форм (24 %), с другой, – видов, ареалы которых тяготеют к центральному сектору Палеарктики (Сибири, Казахстану и Средней Азии) (около 13,5 %). Основу фауны составляют 4 фауногенетических комплекса: скифский (31 %), североазиатский (25 %), средиземноморский (23 %) и европейский (19 %), с небольшим участием ирано-туранских видов (2 %). Каждый из комплексов неоднороден и включает несколько фаунистических групп. В целом на долю видов западнопалеарктического генезиса приходится около 60 % фауны, азиатского – около 40 %.

3. По широтной географической структуре фауна ВРР является переходной между фаунами бореального и суббореального типов, но ближе к последнему: на суббореальные и южнотемператные формы приходится 58 %, на бореальные – менее 10 % видов. Большинство видов жуков-фитофагов (61 %) связано с травянистыми местообитаниями (степями, лугами, пионерными биоценозами), лесные формы составляют лишь 21 %, водные и околородные – 18 %.

4. Региональные фауны семейств Chrysomelidae и Curculionidae четко различаются по хронологической структуре. В фауне долгоносиков значительно больше доля западнопалеарктического (25 % против 19 % у листоедов) и центральнопалеарктического (17 % против 9 %) комплексов, а также суббореальных

видов (44 % и 34 %); в фауне листоедов, напротив, больше доля видов с очень широкими палеарктическими ареалами (68,5 % против 52 % у долгоносиков), полизональных (37 % и 31 %) и бореальных (12 % и 7 %) форм.

5. На ВРР резко выражена пространственная дифференциация фауны, что подчеркивается большой долей видов (свыше 60 %), у которых в регионе проходят границы ареалов. На зональном трансекте бореального экотона центром разнообразия жуков-фитофагов выступает лесостепная зона (свыше 95 % видов фауны ВРР в целом). От средней тайги до южной лесостепи видовое богатство возрастает в 2,2 раза, а состав фауны изменяется более чем на 65 %, что сопровождается коренной перестройкой её структуры (таксономической, зоогеографической и экологической). При этом фауна Curculionidae южной лесостепи в 2,5 раза богаче фауны средней тайги (коэффициент Жаккара – 0,32), тогда как фауна Chrysomelidae – лишь в 1,8 раза (коэффициент Жаккара – 0,42).

6. На подзональном профиле от средней тайги до северной степи выделены 3 широтные группы фаун: северная (фауны средней тайги, южной тайги и северной подтайги) – обеднённая и мало своеобразная; южная (фауны южной лесостепи и северной степи) – чрезвычайно разнообразная и специфичная; центральная (фауны южной подтайги и северной лесостепи) – переходная между ними и наименее однородная пространственно.

7. Парциальные фауны травянистых склонов отличаются высоким разнообразием жуков-фитофагов и могут включать до 30 % видов подзональных фаун ВРР (и свыше 50 % хортофильных форм), при этом от таёжной до лесостепной зоны происходит резкое (в 2–3 раза) увеличение их видового богатства (в основном за счет обширной группы степных форм). В южном направлении на изученном широтном профиле в парциальных фаунах изменяется соотношение числа видов семейств Curculionidae и Chrysomelidae от 1 : 1 (в таёжной зоне) до 1,5 : 1 (в южной лесостепи и северной степи).

8. В степных сообществах лесостепи (от Приволжья до Предуралья) в общей сложности зарегистрировано почти 700 видов жуков-фитофагов, что составляет свыше половины фауны лесостепной зоны ВРР в целом. Самое большое разнообразие растительоядных жуков наблюдается в луговых и каменистых степях, а наибольшим своеобразием отличаются петрофитностепные сообщества.

9. Жуки-фитофаги из надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea, как правило, характеризуются высоким уровнем трофической специализации к определённым таксонам растений. При этом ведущие семейства долгоносиков (Curculionidae и Arionidae) в целом более специализированы, чем листоеды (Chrysomelidae), что отражается в преобладании в фауне ВРР среди первых узких олигофагов и региональных монофагов, а среди вторых – широких олигофагов.

10. Консорции видов (или групп близких видов) растений из крупных и экологически разнообразных родов (*Salix*, *Artemisia*, *Centaurea*, *Astragalus*, *Rorippa*, *Sisymbrium*, *Alyssum* и др.), как правило, отличаются заметным своеобразием. Самые богатые группировки жуков (до 70 видов) связаны с некоторыми древесными растениями, а из травянистых – с полукустарниками и крупными многолетними травами (до 30 видов). На деревьях и кустарниках высока доля полифагов (до 60–70 %). На большинстве трав, особенно однолетних и/или имеющих эффективные биохимические механизмы защиты от фитофагов (астрагалы, крестоцветные), резко преобладают специализированные формы, а полифаги малочисленны или отсутствуют.

11. Состав комплексов жуков, связанных с отдельными видами растений, подвержен пространственным изменениям. Он обычно существенно обеднён вблизи границ ареалов растений, а также на интродуцентах. От лесостепи до южной тайги резко уменьшается разнообразие консорций дуба, вяза, полыней и астрагалов;

напротив, от южной лесостепи до подтайги наблюдается некоторое увеличение видового богатства жуков на ивах.

12. Фауна ВРР характеризуется большим числом (223 вида) и высокой долей (около 18 % фауны) реликтовых элементов разного возраста и происхождения, что отражает длительность и многоэтапность её исторического развития. К истинным реликтам (деградантам и эуреликтам) относятся 105 видов. Самые древние из них – петрофильные палеоэндемики Восточной Европы, а также горностепные и некоторые арктобореомонтанные формы североазиатского генезиса, вероятно, вошедшие в фауну в составе перигляциальных ландшафтов плейстоцена. Длительный период непрерывного существования в регионе (по меньшей мере с позднего плейстоцена) можно обоснованно предполагать и для многих широко распространённых, экологически пластичных видов, так как они имеют наибольшие шансы переживания на месте контрастных климатических смен.

13. Основными резерватами реликтов (и главными центрами регионального разнообразия) служат возвышенные территории юга лесостепной зоны, имеющие древний и развитый рельеф: меловые останцы Приволжской возвышенности, Жигулёвские горы, увалы Бугульминско-Белебеевской возвышенности и известняково-гипсовые шиханы Южного Предуралья. В северной части бореального экотона уникальным районом высокой концентрации реликтовых форм является Кунгурская островная лесостепь. Среди растительных формаций наибольшим числом реликтовых видов жуков отличаются каменистые степи.

14. По всей видимости, основа современной фауны ВРР сложилась к концу плейстоцена. В течение голоцена происходили пространственная перегруппировка сформированного ранее ядра фауны, а также её обогащение из ближайших и более отдалённых рефугиумов (горы Европы, Кавказ, Южный Урал, Казахстан) неморальными и южностепными формами.

15. К особо охраняемым на региональном уровне должны быть отнесены 30 видов жуков-фитофагов, локально распространённых в антропогенно уязвимых экосистемах и имеющих на востоке Русской равнины в основном реликтовую природу.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Дедюхин, С. В. Систематический список жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) Удмуртии / С.В. Дедюхин, Н.Б. Никитский, В.Б. Семёнов // Евразийский энтомологический журнал. – 2005. – Т. 4, вып. 4. – С. 293–315.

2. Дедюхин, С. В. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Ботанического сада Удмуртского университета и его окрестностей: видовой состав, биотопическое распределение, трофические связи / С.В. Дедюхин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2010. – Вып. 2. – С. 55–63.

3. Дедюхин, С. В. Долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionoidea) Ботанического сада Удмуртского университета и его окрестностей: видовой состав, биотопическое распределение, трофические связи / С.В. Дедюхин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2010. – Вып. 4. – С. 42–55.

4. Дедюхин, С. В. Особенности фауны жуков-фитофагов (Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) северной части островной Кунгурской лесостепи / С.В. Дедюхин // Бюллетень МОИП. – 2011. – Вып. 2. – С. 20–28.

5. Дедюхин, С. В. Материалы по интересным находкам жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea) на востоке Русской равнины / С.В. Дедюхин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2011. – Вып. 2. – С. 90–104.

6. Дедюхин, С. В. Трофическая специализация долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) (на примере фауны Вятско-Камского междуречья) / С.В. Дедюхин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2013. – Вып. 1. – С. 68–84.
7. Дедюхин, С. В. Новые данные по фауне и экологии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского региона и Среднего Предуралья / С.В. Дедюхин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2014. – Вып. 1. – С. 73–84.
8. Дедюхин, С. В. К фауне и экологии жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) Заволжья и Предуралья / С.В. Дедюхин // Энтومол. обзор. – 2014. – Т. 93, вып. 3. – С. 568–593.
9. Дедюхин, С. В. *Vagous rotundicollis* Boheman, 1845 (Coleoptera, Curculionidae) – новый вид жуков-долгоносиков в фауне России / С.В. Дедюхин, И.А. Каргапольцева // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2014. – Вып. 1. – С. 138–139.
10. Дедюхин, С. В. Интересные находки пауков и растительноядных жуков в лесостепи востока Русской равнины / С.В. Дедюхин, А.Н. Созонтов, С.Л. Есюнин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2015. – Вып. 1. – С. 66–77.
11. Дедюхин, С. В. Разнообразие растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в степных сообществах лесостепи Высокого Заволжья / С.В. Дедюхин // Энтومол. обзор. – 2015. – Т. 94, вып. 3. – С. 626–650.
12. Дедюхин, С. В. Таксономический и хорологический анализ фауны растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) востока Русской равнины / С.В. Дедюхин // Евразийский энтومол. журн. – 2016. – Т. 15, вып. 1. – С. 1–11.
13. Дедюхин, С. В. Трофические связи и кормовая специализация растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionidae) на востоке Русской равнины / С.В. Дедюхин // Энтومол. обзор. – 2016. – Т. 95, вып. 2. – С. 309–329.
14. Дедюхин, С. В. Видовое богатство и зональные особенности парциальных фаун жуков-фитофагов (Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) травянистых склонов на востоке Русской равнины и в Предуралье / С.В. Дедюхин // Зоол. журн. – 2016. – Т. 95, № 9. – С. 1053–1065.
15. Дедюхин, С. В. Реликтовые элементы фауны жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) востока Русской равнины и их природные резерваты / С.В. Дедюхин // Вестник Перм. ун-та. Сер. Биология. – 2016. – Вып. 2. – С. 124–143.
16. Дедюхин, С. В. Зональная дифференциация фауны растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) на востоке Русской равнины / С.В. Дедюхин // Евразийский энтومол. журн. – 2016. – Т. 15, вып. 2. – С. 164–182.
17. Дедюхин, С. В. Консортивные связи жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) с растениями на востоке Русской равнины / С.В. Дедюхин // Энтومол. обзор. – 2016. – Т. 95, вып. 3. – С. 515–542.

Монография

18. Дедюхин, С. В. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология / С.В. Дедюхин. – Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2012. – 340 с.

Статьи, опубликованные в других изданиях

19. Дедюхин, С. В. Особенности фауны и сообществ жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртии / С.В. Дедюхин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. – 2003. – С. 93–104.
20. Дедюхин, С. В. Жуки-усачи (Coleoptera, Cerambycidae) национального парка «Нечкинский» (с обзором фауны этого семейства Удмуртии) / С.В. Дедюхин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. – 2005. – С. 81–96.
21. Дедюхин, С. В. Особенности фауны и ландшафтных комплексов жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) национального парка «Нечкинский» / С.В. Дедюхин // Научные труды национального парка «Нечкинский». – Ижевск: Парадигма, 2006. – Вып. 1. – С. 23–31.

22. Дедюхин, С. В. Материалы по «краснокнижным» и рекомендуемым к охране видам жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) Удмуртской Республики / С.В. Дедюхин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. – 2006. – №10. – С. 129–140.

23. Дедюхин, С. В. Интересные находки жесткокрылых насекомых (Hexapoda: Coleoptera) в островной Кунгурской лесостепи Пермского края / С.В. Дедюхин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. – 2007. – № 10. – С. 71–75.

24. Дедюхин, С. В. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) национального парка «Нечкинский» / С.В. Дедюхин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2009. – Вып. 1. – С. 101–116.

25. Дедюхин, С. В. Материалы к фауне долгоносикообразных жесткокрылых (Coleoptera, Curculionoidea) национального парка «Нечкинский» / С.В. Дедюхин // Вестник Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2009. – Вып. 2. – С. 34–48.

26. Yunakov, N. N. Towards the survey of Entiminae weevils (Coleoptera, Curculionidae) of Russia: species occurring in the Volga and Ural Regions / N.N. Yunakov, S.V. Dedyukhin, R.V. Filimonov // Russian entomol. Journ. – 2012. – Vol. 21, № 1. – P. 57–72.

27. Дедюхин, С. В. Материалы по фауне и экологии долгоносикообразных жесткокрылых (Coleoptera, Curculionoidea) заповедника «Нургуш» / С.В. Дедюхин, Л.Г. Целищева // Труды государственного природного заповедника «Нургуш». Т. 1. – Киров: ООО «Типография “Старая Вятка”», 2011. – С. 19–31.

28. Дедюхин, С. В. Лжерадужница Вейзе – *Plateumaris weisei* (Duvivier, 1885) / С.В. Дедюхин // Красная книга Удмуртской Республики. Изд. 2-е. – Чебоксары: «Перфектум», 2012. – С. 46.

29. Дедюхин, С. В. Сибирская гониоктена – *Gonioctena sibirica* (Weise, 1893) / С.В. Дедюхин // Там же, с. 47.

30. Дедюхин, С. В. Цветная экзозома – *Exosoma collare* (Hummel, 1825) / С.В. Дедюхин // Там же, с. 48.

31. Дедюхин, С. В. Чернолапый аргопус – *Argopus nigritarsis* (Gebler, 1823) / С.В. Дедюхин // Там же, с. 49.

32. Дедюхин, С. В. Материалы по фауне и экологии жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) участка «Нургуш» заповедника «Нургуш» / С.В. Дедюхин, Л.Г. Целищева // Труды государственного природного заповедника «Нургуш». Т. 2. – Киров: ООО «Типография “Старая Вятка”», 2013. – С. 28–43.

Работы, опубликованные в материалах конференций

33. Дедюхин, С. В. Жесткокрылые насекомые (Coleoptera) как показатели антропоической трансформации биоты Удмуртии / С.В. Дедюхин // Современные проблемы аграрной науки и пути их решения. Материалы Всерос. научн.-практ. конф. Т. 2. – Ижевск, 2005. – С. 144–148.

34. Дедюхин, С. В. Редкие виды жесткокрылых (Coleoptera) степного фаунистического комплекса на территории Удмуртии / С.В. Дедюхин // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Материалы III Междунар. научн. конф. – Оренбург: Принт-сервис, 2006. – С. 175–177.

35. Дедюхин, С. В. Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) сибирского фаунистического комплекса на территории Удмуртии / С.В. Дедюхин // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы «Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых» в рамках Сибирской зоол. конф. – 2006. – С. 58–61.

36. Дедюхин, С. В. Закономерности трансформации фауны и природных комплексов жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera) в городской среде (на примере города Ижевска) / С.В. Дедюхин // Научное обоснование реализации

Национальных проектов в Сельском хозяйстве. Материалы Всерос. научн.-практ. конф. Т. I. – Ижевск: Ижевская ГСХА, 2006. – С. 351–358.

37. **Дедюхин, С. В.** Места концентрации редких и особо охраняемых видов жесткокрылых на территории Удмуртии в свете проблемы создания региональной комплексной сети ООПТ / **С.В. Дедюхин** // Организация и функционирование региональных и локальных систем особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Материалы регион. научн.-практ. конф. – Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2006. – С. 17–20.

38. **Дедюхин, С. В.** О некоторых интересных находках жесткокрылых (Coleoptera) в Вятско-Камском междуречье и на прилегающих территориях / **С.В. Дедюхин** // Природа Европейской России: исследования молодых ученых. Материалы Всерос. научн.-практ. конф. – Чебоксары, 2007. – С. 58–60.

39. **Дедюхин, С. В.** Рекомендуемые принципы составления видовых списков насекомых для Красных книг регионов Российской Федерации / **С.В. Дедюхин** // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Материалы Междунар. научн. конф. Ч. 2. – Пенза, 2008. – С. 237–238.

40. **Дедюхин, С. В.** Жесткокрылые-фитофаги (Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) степного фаунистического комплекса на территории островной Кунгурской лесостепи / **С.В. Дедюхин** // Зоологические исследования в регионах России и на сопредельных территориях: Материалы Междунар. научн. конф. – Саранск: Прогресс, 2010. – С. 49–51.

41. **Дедюхин, С. В.** Ранневесенний аспект фауны жесткокрылых-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) известняковых рифовых шиханов близ г. Стерлитамак / **С.В. Дедюхин** // Проблемы и перспективы изучения естественных и антропогенных экосистем Урала и прилегающих регионов. Материалы Всерос. конф. – Стерлитамак, 2010. – С. 63–68.

42. **Дедюхин, С. В.** Итоги и перспективы изучения жесткокрылых надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea на равнинной территории востока европейской части России / **С.В. Дедюхин** // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VIII «Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых» в рамках Сибирской зоол. конф. – Новосибирск, 2010. – С. 69–71.

43. **Дедюхин, С. В.** Таксономические и зоогеографические особенности фауны долгоносикообразных жесткокрылых (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья / **С.В. Дедюхин** // Материалы XIV съезда Русского энтомологического общества. – СПб.: Галаника, 2012. – С. 129.

44. **Дедюхин, С. В.** Эколого-географические рубежи как пределы распространения насекомых в Вятско-Камском междуречье (на примере жуков-фитофагов: Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) / **С.В. Дедюхин** // Проблемы прикладной и региональной географии. Материалы Всерос. научн.-практ. конф. с междунар. участием. – Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2012. – С. 224–230.

45. **Дедюхин, С. В.** Особенности комплексов жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) каменистых склонов лесостепи Заволжья и Предуралья / **С.В. Дедюхин** // Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика охрана. Сборник статей Междунар. научн. конф. – Пенза: Изд-во ПГУ, 2013. – С. 289–291.

46. **Дедюхин, С. В.** Разнообразие жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в степных резерватах Высокого Заволжья и Предуралья / **С.В. Дедюхин** // Степи Северной Евразии. Материалы VII Междунар. симпозиума. – Оренбург: ИС УрО РАН, Печатный дом «Димур», 2015. – С. 291–293.