

УДК 595.768.2

С.В. Дедюхин**ТРОФИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ДОЛГОНОСИКООБРАЗНЫХ ЖУКОВ (COLEOPTERA, CURCULIONOIDEA) (НА ПРИМЕРЕ ФАУНЫ ВЯТСКО-КАМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ)**

Проведен разносторонний анализ трофической структуры фауны долгоносикообразных жуков (Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья. Показано преобладание в фауне трофически специализированных видов (узких и умеренных олигофагов, монофагов). Рассмотрены закономерности пищевой специализации долгоносиков к разным таксонам и жизненным формам кормовых растений.

Ключевые слова: долгоносикообразные жуки, Curculionoidea, трофическая специализация, кормовые растения.

Долгоносикообразные жуки (Curculionoidea) – самое разнообразное надсемейство растительноядных жесткокрылых, важнейшей биологической особенностью которого является высокий уровень пищевой специализации, сочетающийся в рамках надсемейства с исключительной широтой трофических связей с разными группами и жизненными формами растений. Развитие большинства видов происходит в живых растительных тканях, что определило тесные коэволюционные связи отдельных групп надсемейства с конкретными таксонами растений. При этом обычно наблюдается и выраженная локальная специализация к развитию личинок в определенных частях растений. Общий же спектр повреждаемых долгоносиками органов растений также очень широк (от корней до плодов и семян). Благодаря этому долгоносики могут служить одной из модельных групп для выявления закономерностей трофической специализации насекомых-фитофагов.

Изучение связей с кормовыми растениями является важнейшим моментом в эколого-фаунистических исследованиях Curculionoidea. В целом ряде работ [1–10] описаны особенности пищевой специализации долгоносиков и убедительно показано, что трофическая структура может служить важнейшей характеристикой региональных и зональных куркулиониоидофаун.

Фауна долгоносикообразных жуков Вятско-Камского междуречья (далее ВКМ), природного региона, расположенного на востоке Русской равнины, к настоящему времени изучена с высокой степенью полноты. В монографии автора данной статьи [11] приводятся сведения о 531 виде надсемейства¹, что составляет около 90–95 % от предполагаемого видового богатства². При этом для большинства видов установлен круг кормовых растений в регионе, что и определяет возможность проведения разностороннего анализа трофической структуры региональной фауны Curculionoidea.

Материалы и методика исследований

Методика сбора материала подробно описана в монографии автора [11], что позволяет здесь вкратце остановиться на основных методологических моментах. В основу данной работы положен фаунистический и экологический материал, собранный автором в течение многолетних (1990–2012 гг.) исследований, охвативших большую часть территории ВКМ. При изучении региональных трофических связей долгоносиков применялся подход «кормовое растение – фитофаг», который позволяет наиболее эффективно и достоверно выявить трофический спектр видов долгоносиков и установить группировки фитофагов, приуроченных к определенным видам растений в природе. Для уточнения и проверки возможности питания видов на растениях в ряде случаев ставились лабораторные эксперименты в садках. Установление общего спектра кормовых растений осуществлялось путем критического анализа литературных данных по трофическим связям видов в разных частях ареала с использованием наиболее крупных статей и монографий (более 30 работ) [11].

Результаты и их обсуждение

По особенностям пищевых режимов личинок среди долгоносиков резко преобладают *фитофаги* (около 95 % от общего числа видов ВКМ). Немногочисленны *сапро-ксило-мицетофаги* (14 видов), оби-

¹ После выхода книги в черте г. Ижевска зарегистрирован инвазионный вид – *Otiorhynchus smreczynskii* Smol.

² Относящееся к Curculionoidea семейство Scolytidae, представленное в местной фауне более 50 видами [12], развивающимися под корой и в древесине, в данной статье, как и в монографии [11], не рассматривается.

тающие в мертвой древесине, той или иной степени разложения, единичны *зоофаги* (2 вида р. *Anthrribus*) и *зоофитофаги* (3-4 вида инквилинов). Почвенные личинки некоторых видов Entiminae возможно являются *детритофагами* [2; 5]. К последним предположительно нами отнесено 6 видов. Ниже приводится анализ разных аспектов трофической специализации долгоносиков-фитофагов.

Теоретические подходы к оценке трофического спектра насекомых-фитофагов. Широта трофического спектра показывает степень пищевой специализации фитофагов к таксонам растений определенного ранга. Существует ряд классификаций растительноядных насекомых по данному критерию [5; 8; 9; 13-15] в разной степени детализированных. Однако, по нашему мнению, ни одна из них не отражает всей полноты связей долгоносикообразных жуков с таксономическими группами растений. Большинство авторов выделяют монофагов, олигофагов и полифагов, но понимание объема этих групп часто различно. Монофагами в работах по жукам-листоедам (*Chrysomelidae*) [14; 15] принято считать виды, связанные с растениями в пределах рода (вне зависимости от его объема и числа потребляемых видов растений). Напротив, все исследователи, изучающие долгоносикообразных жуков, под монофагами понимают формы, живущие на одном или близких видах растений. Это, по всей видимости, является объективным отражением более узкой кормовой специализации долгоносиков в сравнении с листоедами. Разделение олигофагов на узких, умеренных, широких и аномальных (в нашем понимании узкокодизьюнктивных) предложил А.И. Емельянов [13], однако последние три подгруппы при анализе им объединялись. В целом разное понимание объема даже основных трофических групп существенно затрудняет сравнение полученных результатов как между разными регионами, так и между различными группами фитофагов.

Существует ряд других проблем для объективной оценки широты трофической специализации насекомых-фитофагов. В связи с тем, что набор кормовых растений в целом по ареалу вида обычно выше, чем в отдельных его частях, возникает необходимость разграничения истинного (общего) и условного (регионального) трофических спектров [5; 8; 11]. Кормовая специализация является в первую очередь характеристикой вида в конкретном регионе (части ареала) [10; 15], поэтому мы считаем, что в региональных работах при отнесении вида к той или иной трофической группе необходимо в первую очередь оценивать его трофический спектр на исследуемой территории.

Изменения трофических связей и широты кормового спектра по ареалу насекомых-фитофагов обычно обусловлены выпадением ряда потенциальных кормовых растений [4; 5; 8]. Однако в ряде случаев наблюдается специализация одного вида в разных частях ареала на разных видах растений (иногда из разных родов) [1; 10]. Кроме того, нередки случаи, когда происходит сужение трофического спектра олигофагов, несмотря на присутствие в региональной флоре многих потенциальных кормовых растений. Обычно такие виды на изучаемой территории находятся на границе распространения и характеризуются узкой ландшафтно-биотопической приуроченностью в регионе. Чем более стенотопен вид, тем меньший круг потенциальных кормовых растений он может потреблять.

С другой стороны, региональный трофический спектр долгоносиков может и расширяться за счет интродукции или инвазии новых для региональной флоры видов растений, что особенно проявляется в местах массового скопления интродуцентов (в городах, ботанических садах, на садовгородных массивах и т.д.). При этом изредка долгоносики на завозных видах могут образовывать многовидовые консорции. Например, в Ботаническом саду УдГУ (Ижевск) комплекс из 9 видов долгоносиков р. *Scutorhynchus* был зарегистрирован на единственном экземпляре обильно цветущего и плодоносящего растения культурной формы бурачка скального (*Aurinia saxatilis*) [16], в естественных условиях распространенного в странах Юго-Восточной Европы. Интересно, что многие из этих видов в регионе проявляют выраженную трофическую приуроченность к растениям определенных родов крестоцветных: *C. sulcicollis* (Pk.) (на *Sisymbrium* spp.), *C. sophiae* (Gyll.) (на *Descurainia sophia*), *C. ignitus* Germ., *C. dubius* Bris. и *C. puncticollis* Boh. (на *Berteroa incana*), то есть в местной природе являются узкими олигофагами или даже монофагами. Хотя такие факты дают представления о потенциальном кормовом спектре местных популяций фитофагов, при определении регионального трофического спектра видов их учитывать не стоит, ограничиваясь данными по трофическим связям с аборигенными видами флоры, а также растениями давно и массово культивируемыми в регионе.

Основным и часто единственным учитываемым критерием при оценке степени пищевой специализации фитофага является число таксонов (видов, родов, семейств), с которыми трофически связан анализируемый вид. Но, во-первых, оно может изменяться по субъективным причинам (от дробности ботанической классификации, которой придерживается энтомолог). Во-вторых, как отмечает И.Н. Дмитриева [8], уровень биохимических и этологических барьеров для фитофагов между родами и

семействами древесно-кустарниковых, однодольных и двудольных травянистых растений существенно различается. В частности, он снижен для фитофагов деревьев и кустарников [5; 8], в связи с большим сходством веществ их вторичного обмена и меньшими изменениями пищевых стратегий видов. Поэтому важно учитывать не только ранг и количество, но и степень систематической, морфологической и биохимической близости видов растений, потребляемых фитофагом.

Таким образом, широту регионального трофического спектра растительноядных насекомых определяет комплекс причин, среди которых основными являются следующие: степень пищевой избирательности вида фитофага, заключающаяся в его способности обнаруживать и потреблять определенный круг растений (при этом он должен иметь возможность не только усваивать из них необходимое количество питательных веществ, но и обезвреживать весь набор токсинов, содержащихся в данных растениях); разнообразие потенциальных кормовых растений в местной флоре; ландшафтно-биотопическая приуроченность фитофага в регионе.

По значимости для фитофага кормовые растения обычно делят на три группы: *основные*, на которых идет развитие личинок, *дополнительные*, на которых имаго регулярно проходят дополнительное питание, и *случайные*, на которых зарегистрированы эпизодические случаи пробного или даже массового питания (обычно в экстремальных условиях, например, при засухе). При этом смешивать данные об основных, дополнительных и случайных кормовых растениях недопустимо. Поэтому предложение по использованию ранжированного подхода с выделением основных, дополнительных и случайных трофических спектров [8] вполне обосновано. Важнейшим для существования вида является круг растений, на которых есть возможность его развития, и именно на них в первую очередь и направлена специализация фитофага. Например, многие виды рода *Protapion* являются узкоспециализированными фитофагами клеверов, часто отдавая явное предпочтение тем или иным видам. Однако имаго, способные питаться на основных растениях, регулярно мигрируют в ближайшие леса на древесно-кустарниковый ярус, где проходят дополнительное питание на большом круге видов лиственных деревьев и кустарников, не проявляя выраженной избирательности. Можно предположить, что такое поведение связано со снижением пресса массовых фитофагов на основные кормовые растения, в головках которых происходит развитие личинок.

Однако часто долгоносики имеют и *резервные (замещающие)* виды кормовых растений. На этих растениях вид может проходить весь жизненный цикл, но встречается на них гораздо реже и в меньшей численности, чем на основных. Обычно на резервных растениях также наблюдается снижение выживаемости личинок. Однако при резком уменьшении численности или даже отсутствии в региональной флоре основного кормового растения вид может переключаться на замещающие (по-видимому, это одна из причин смены кормовых растений в разных частях ареала). То есть резервные кормовые растения также имеют большое значение для стабильного обитания популяций фитофага в определенных частях ареала и, по нашему мнению, должны в той или иной степени учитываться при оценке основного трофического спектра.

В ряде случаев растения, на которых идет развитие, в регионе достоверно установить не удастся, а для многих короткохоботных долгоносиков (*Entiminae*), имеющих почвенных личинок, образ жизни преимагинальных стадий не изучен [10]. Тогда пищевая специализация определяется по взрослой стадии. При этом к основным здесь резонно относить только предпочитаемые растения, на которых жуки встречаются в большем количестве и на которых регулярно отмечаются факты питания.

С учетом вышеперечисленного, автором статьи предлагается следующая классификация групп насекомых-фитофагов, направленная на оценку широты регионального основного трофического спектра.

1. *Монофаги* – виды, в регионе трофически тесно связанные с одним или немногими (2–3) близкими видами растений. Разделяются на две подгруппы.

1.1. *Настоящие (истинные) монофаги*. По всему ареалу развиваются на одном или двух очень близких видах политипического рода. Изредка некоторые из них могут обнаруживаться и на других растениях, что обычно связано с дополнительным питанием имаго.

1.2. *Условные монофаги*. В регионе трофически связаны в основном с одним видом растений, но потенциальный кормовой спектр их более широк. В зависимости от причин, вызывающих условную монофагию, можно выделить ряд подчиненных группировок.

1.2.1. *Вынужденные монофаги*. Живут на единственном в региональной флоре виде из группы растений, к питанию которой специализирован фитофаг. В других частях ареала они могут обитать и на других видах рода или семейства (т.е. потенциально являются олигофагами). Таким образом, в регионе они становятся монофагами не за счет сужения своей пищевой специализации, а в результате

отсутствия разнообразия кормовых растений. В пределах этой подгруппы можно выделить также *монотипических монофагов*, специализированных к питанию на виде растения монотипического рода или даже семейства растений. Как правило, в других работах они относятся к истинным монофагам, но у этих видов не ясна широта потенциальной трофической специализации в пределах рода. Близки к ним по данному критерию виды фитофагов, на большей части ареала тесно связанные с единственным широко распространенным видом политипического рода. Примерами последних могут быть *Squamapion origani* (Plan.) (на *Origanum vulgare*), *Diplapion stolidum* (Germ.), *Microplonthus campestris* (Gyll.) (на *Leucanthemum vulgare*), *Ceutorhynchus puncticolis* (Boh.), *C. dubius* Bris., *C. canaliculatus* Bris., *C. hampei* Bris. (на *Berteroa incana*), *Microplontus millefolii* (Schze.) (на *Tanacetum vulgare*), *Rhinoncus smreczynskii* Wagn. (на *Bistorta major*) и др. При этом возможность их развития на узкоареальных видах рода (например, горных) часто не изучена. С другой стороны, иногда виды, живущие на единственном в регионе виде рода растений, могут проявлять себя и как истинные монофаги в целом по ареалу. Например, *Kalcapion pallipes* (Kby.) тесно связан с пролесником европейским (*Mercurialis perennis*) как в ВКМ, так и в Средней Европе, где произрастают несколько видов этого рода. Причем на пролеснике однолетнем (*M. annua*) специализирован другой вид – *K. semivittatum* (Gyll.) [17].

1.2.2. *Суженные монофаги*. В регионе выборочно живут на одном виде растения, хотя в других частях ареала (как правило, в другой зоне) могут жить на более широком круге растений, иногда из других родов, представленных в региональной флоре. Так, *Rhinocyllus conicus* (Flöl.) и *Lixus filiformis* (F.) на юге ВКМ встречаются только на *Carduus thoeimeri*, хотя в лесостепной и степной зонах являются умеренными олигофагами на разных видах бодяков (*Cirsium* spp.) и чертополохов (*Carduus* spp.).

1.2.3. *Преимущественные монофаги*. В регионе имеют одно основное и несколько резервных кормовых растений, относящихся к другим родам или к тому же роду. Обычно данный тип трофической специализации связан с реальным предпочтением фитофагом одного из нескольких потенциальных кормовых растений, реже – с неравномерным распространением в регионе основных кормовых растений фитофага. Например, все находки *Rutidosoma globulus* (Hbst.) нами сделаны на молодых порослевых побегах осины, но, по литературным данным [1; 18], этот вид может жить и на белом тополе (*Populus alba*), распространенном только на крайнем юге ВКМ.

Выделение преимущественных монофагов несколько не вписывается в данную классификацию, так как эти виды в зависимости от таксономического ранга резервных кормовых растений могут быть также отнесены к монофагам из других групп или к олигофагам. Если же учитывается только основное кормовое растение, большинство из них должны быть отнесены к истинным монофагам, что также не будет отражать реальную степень их пищевой специализации. Кроме того, не всегда возможно провести четкую границу между предпочитаемыми и резервными кормовыми растениями. Тем не менее, типичные случаи достаточно часты. Например, *Ceutorhynchus roberti* Gyll. регулярно и в большом количестве встречается на *Alliaria petiolata*, но в ВКМ жуки неоднократно отмечены также на культурных и сорных крестоцветных (*Thlaspi arvense* и *Armoracia rusticana*), даже в тех местах, где чесночница отсутствует.

1.2.4. *Широкие (секционные) монофаги* выборочно обитают на двух–трех систематически и морфологически близких видах одного рода (в обширных родах в пределах подсекции или секции).

Таким образом, суженные, а также многие вынужденные и преимущественные монофаги являются таковыми лишь в определенной части ареала, то есть относятся к региональным монофагам. При этом все группировки монофагов (за исключением истинных) имеют выраженные черты олигофагии, что и позволяет их объединить в подгруппу условных монофагов. Поэтому понятия «региональная монофагия» и «условная монофагия» должны рассматриваться как близкие, но не совсем равнозначные (последнее, по нашему мнению, более широкое).

2. *Олигофаги* – виды, трофически специализированные на четко ограниченном круге растений.

2.1. *Узкие олигофаги*. Группа видов, развитие которых происходит на многих видах одного рода или на двух близких родах растений. Кроме того, нередки случаи явного предпочтения фитофагом развития на нескольких, но не на всех видах рода. Такие формы мы относим к *выборочным узким олигофагам*. Например, *Lachnaeus crinitus* (Boh.) обитает как в ВКМ, так и в лесостепи Среднего Поволжья [19] на *Inula britannica* и на *I. hellenium*. При этом ни разу не найден на обычном и часто массовом виде – *I. salicina*. Наличие среди долгоносиков широких монофагов и выборочных узких олигофагов подчеркивает условность границы между моно- и олигофагией.

2.2. *Умеренные олигофаги*. Трофически тесно связаны с растениями разных родов одной трибы или подсемейства крупного семейства травянистых растений или одного небольшого семейства древесных или водных растений.

2.3. *Широкие олигофаги*. Виды, развивающиеся на растениях большинства родов одного достаточно крупного семейства или двух близких (систематически и экологически) семейств, особенно древесных или водных растений.

При отнесении олигофагов к той или иной подгруппе следует учитывать не только число таксонов, на которых способен развиваться вид, но и степень биохимических и морфологических отличий между его кормовыми растениями. Например, фитофаг, живущий на большинстве родов чрезвычайно разнообразного семейства Asteraceae, по степени пищевой специализации не равнозначен фитофагу, обитающему на большинстве видов растений семейства Salicaceae (представленного в региональной флоре двумя родами) и тем более семейства Violaceae (включающем в ВКМ несколько видов одного рода). По нашему мнению, в первом случае вид должен быть отнесен к широким олигофагам, во втором – к умеренным, в третьем – к узким. Подтверждением этого является то, что среди трофически специализированных видов долгоносиков формы, живущие одновременно на видах разных подсемейств Asteraceae отсутствуют (во всяком случае, в нашем регионе), но наблюдаются многочисленные случаи специализации на растениях одного вида (монофаги), рода (узкие олигофаги), трибы (умеренные олигофаги) и, как исключение, подсемейства (широкие олигофаги). С другой стороны, виды долгоносиков, обитающие одновременно на различных ивах и тополях, являются довольно многочисленными, очень много долгоносиков, связанных со многими видами ив (настоящие узкие олигофаги), единичны случаи внутривидовой специализации преимущественно к узколиственным или широколиственным видам ив (выборочные узкие олигофаги), тогда как настоящие монофаги отсутствуют. Более того, нередко примеры обитания долгоносиков, как на ивовых, так и на березовых (семействах, относящихся к разным, хотя и близким порядкам). С нашей точки зрения, последний случай ближе к широкой олигофагии, чем к узкой полифагии.

Помимо рассмотренных, можно согласиться с необходимостью выделения и подгрупп «дизъюнктивных» (аномальных) олигофагов [4; 5; 13], но с некоторыми уточнениями.

2.4. *Узкодизъюнктивные олигофаги*. Избирательно развиваются на некоторых видах растений из нескольких родов одного семейства³. Пищевая избирательность их обычно связана с выбором растений в пределах семейства, подходящих по размеру, либо занимаемым биотопам. Например, ряд долгоносиков, живущих на крупных щавелях (*Rumex confertus*, *R. crispus* и др.), не встречаются на *Rumex acetosella* и *R. crispus*, но часто могут повреждать и культивируемые виды ревеней (*Rheum* spp.). В некоторых подобных случаях, возможно, имеют место начальные этапы формообразования. Например, *Symphocleonis trisulcatus* (Hbst.) обычно считается монофагом на нивянике (*Leucanthemum vulgare*). Однако в ВКМ более крупная форма этого вида обнаружена на полыни высокой (*Artemisia abrotanum*). На горце змеином (*Bistorta major*) обитает, по-видимому, особая трофическая форма *Hypera rumicis* (L.) – вида, обычно живущего на щавелях, а в культуре – на ревене [11].

2.5. *Широкодизъюнктивные олигофаги*. Виды, живущие на некоторых родах растений из 2–3 систематически не близких семейств, часто относящихся к разным жизненным формам, в большинстве случаев являются «биотопическими олигофагами», а потенциально – узкими или умеренными полифагами. С другой стороны, в литературе имеются примеры питания на неродственных растениях трофически специализированных видов долгоносиков [1; 4; 10], что объясняется способностью образовывать этими растениями одни и те же вторичные метаболиты, являющиеся аттрактантами для фитофага. Но в основном такие переходы возможны лишь при дополнительном питании имаго.

3. *Полифаги* – виды, питающиеся на широком круге неродственных растений.

3.1. *Узкие полифаги*. Трофически связаны со многими видами растений из 3–4 систематически близких семейств.

3.2. *Умеренные полифаги*. Питаются на растениях из большого числа семейств (4–6), относящихся к одной или близким жизненным формам. Трофическая приуроченность видов ограничена в основном занимаемым растительным ярусом в биоценозе. В сходном понимании И.Н. Дмитриевой [8] выделялись «полифаги экологических групп».

3.3. *Широкие полифаги*. Виды, трофически связанные с широким спектром растений из разных жизненных форм (деревья и травы), часто из разных классов (однодольные и двудольные) или даже

³ Понимание этой категории у А.Ю. Исаева [4; 5] было несколько шире. Сюда он относил виды, развивающиеся на 2–3 родах одного семейства, то есть и часть умеренных олигофагов, однако последние проявляют ярко выраженную приуроченность к определенным систематическим группам в пределах семейства (обычно трибам) и, следовательно, не являются «дизъюнктивными».

отделов (покрытосеменные и хвойные). Хотя обычно считается, что широкие полифаги не проявляют выраженной избирательности в выборе кормовых растений, однако и у них круг кормовых растений, несомненно, ограничен.

Таким образом, предлагаемая классификация отличается от предыдущих, в первую очередь, более детальным рассмотрением 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 других работ относимых к группе широких олигофагов, связана со многими случаями трофической специализации видов долгоносиков на таксонах растений, имеющих ранг между родом и семейством (триба, подсемейство). Разделение полифагов на узких, умеренных и широких определяется наблюдаемыми в природе ограничениями в потребляемых пищевых ресурсах у многоядных форм. Данную классификацию можно использовать и для оценки общего трофического спектра видов, но без выделения суженных монофагов.

Анализ широты трофического спектра. В рамках предложенной классификации нами был проведен анализ фауны Curculionoidea ВКМ по широте регионального трофического спектра с учетом основных и отчасти резервных кормовых растений. Для сравнения проведен анализ и по общему трофическому спектру с использованием литературных данных о кормовых растениях видов из разных частей ареалов (табл. 1).

Таблица 1

Соотношение групп растительноядных долгоносикообразных жуков по широте трофического спектра в фауне ВКМ

Трофическая группа и подгруппа	Число видов и доля в фауне, %	
	по региональному трофическому спектру в ВКМ	по общему трофическому спектру
1. Монофаги	203 (41,5%)	75 (14,5%)
1.1. <i>Истинные монофаги</i>	46 (9,5%)	46 (9%)
1.2. <i>Вынужденные монофаги</i>	68 (14%)	8 (1,5%)
1.3. <i>Суженные монофаги</i>	24 (5%)	-
1.4. <i>Преимущественные монофаги</i>	51 (10,5%)	8 (1,5%)
1.5. <i>Широкие монофаги</i>	12 (2,5%)	13 (2,5%)
2. Олигофаги	243 (49,5%)	368 (73,5%)
2.1а. <i>Выборочные узкие олигофаги</i>	39 (8%)	32 (6%)
2.1б. <i>Истинные узкие олигофаги</i>	59 (12,5%)	134 (27%)
2.3. <i>Узкодизъюнктивные олигофаги</i>	29 (6%)	18 (3,5%)
2.4. <i>Умеренные олигофаги</i>	74 (15%)	133 (26%)
2.5. <i>Широкие олигофаги</i>	29 (6%)	42 (8%)
2.6. <i>Широкодизъюнктивные олигофаги</i>	15 (3%)	9 (2%)
3. Полифаги	43 (9%)	58 (12%)
3.1. <i>Узкие полифаги</i>	14 (2,5%)	22 (4,5%)
3.2. <i>Умеренные полифаги</i>	22 (5%)	20 (4%)
3.3. <i>Широкие полифаги</i>	7 (1,5%)	16 (3%)
Всего видов	489 (100%)	501 (100%)

Как следует из табл. 1, по региональному трофическому спектру в фауне резко преобладают специализированные виды (олиго- и монофаги) (91 %). При этом на долю узкоспециализированных форм, приуроченных к одному или двум близким родам растений, приходится 62 % видов. Значительную долю в фауне составляют также умеренные олигофаги (74 видов; 15 %), что является следствием специализации многих долгоносиков на группах систематически близких родов растений в пределах семейства. Доля широких олигофагов и полифагов низка (по 9 %).

По общему трофическому спектру в фауне подавляющее большинство видов относится к олигофагам. При этом в сравнении с региональным спектром почти в два с половиной раза снижена доля монофагов. Это связано с тем, что условная монофагия в большинстве случаев является лишь региональ-

ным отражением узкой или реже умеренной олигофагии вида. Среди олигофагов доминируют подгруппы узких олигофагов (33 %) и умеренных олигофагов (29,5 %), что подтверждает мнение Б.А. Коротяева [10] о преобладании среди долгоносикообразных жуков узкой олигофагии, то есть приуроченности к разным видам одного рода или немногих близких родов растений. Напротив, процент полифагов увеличивается очень незначительно (менее 12 %).

Трофические связи долгоносикообразных жуков с крупными таксонами растений. Долгоносикообразные жуки в подавляющем большинстве обитают на семенных растениях. При этом основная масса видов живет на цветковых, особенно из класса двудольные. С голосеменными растениями в ВКМ тесно связаны около 20 видов. Из них большинство развиваются в стволах (*Magdalis*, *Pissodes*), 3 – в генеративных органах: мужских (*Cimberis attelaboides* (F.), *Anthonomus phyllocola* (Hbst.)) и женских (*Pissodes validirostris* Sahlb.) стробилах, и лишь один – в хвоинках (*Brachonyx pineti* (Рк.)). Хвоей могут питаться во взрослом состоянии и некоторые трофически неспециализированные виды (7 видов из подсемейства Entiminae), однако в целом потребление долгоносиками фотосинтезирующих частей хвойных ничтожно. С растениями из других отделов связаны лишь два вида (*Grypus equiseti* (F.), *Bagous lutulentus* (Gyll.)), развивающиеся на околородных хвощах. Водный долгоносик *Tanysphyrus ater* Blat. на Украине указан как монофаг на водном листостебельном мхе – *Ricciolepis natans* [20], произрастающем и в региональной флоре ВКМ. На водорослях, папоротниках и плаунах трофически тесно связанных с ними видов в региональной фауне нет (хотя пробное питание возможно).

В целом видовое богатство долгоносикообразных жуков фауны ВКМ лишь в 4 раза меньше общего числа видов региональной флоры сосудистых растений (около 2 тыс. видов) и чуть более чем в 2 раза меньше числа видов аборигенной фракции (около 1200 видов).

Распределение по семействам растений. Всего на территории ВКМ удалось выявить кормовые связи долгоносикообразных жуков с растениями из 56 семейств, из них 55 представлены в аборигенной флоре [21]. Это составляет примерно 52 % от числа семейств растений ВКМ, входящих в аборигенную фракцию (105), и 44 % с учетом адвентивных форм (125 семейств). Таким образом, долгоносики трофически связаны с половиной семейств региональной флоры. В том числе со всеми 10 ведущими по количеству видов семействами растений и с абсолютным большинством семейств, входящих в первые 20 (за исключением Orchidaceae). Из других довольно представительных семейств виды местной фауны совершенно отсутствуют лишь на мареновых (Rubiaceae), истодовых (Polygonaceae), грушанковых (Rubiaceae), горечавковых (Gentianaceae) и пасленовых (Solanaceae).

Таблица 2

Распределение долгоносикообразных жуков по семействам растений в ВКМ

Семейство	Об	Сп	М	Оу	Ош	П	Семейство	Об	Сп	М	Оу	Ош	П
1. Fabaceae	99	85	38	23	24	14	12. Cyperaceae	13	7	0	6	1	6
2. Asteraceae	72	48	27	4	17	24	13. Boraginaceae	12	9	7	1	2	3
3. Salicaceae	62	38	8	20	10	24	14. Caryophyllaceae	10	9	3	2	4	1
4. Cruciferae	45	45	23	8	14	0	15. Scrophulaceae	10	8	3	3	2	2
5. Rosaceae	42	16	2	3	11	26	16. Poaceae	10	3	0	1	2	7
6. Polygonaceae	39	30	17	10	3	9	17. Urticaceae	9	3	3	0	0	6
7. Betulaceae	38	15	6	7	2	23	18. Lythraceae	8	7	4	1	2	1
8. Pinaceae	28	20	11	0	9	8	19. Campanulaceae	8	7	2	5	0	1
9. Fagaceae	27	10	9	0	0	17	20. Ranunculaceae	7	6	3	3	0	1
10. Plantaginaceae	19	18	14	3	1	1	21. Chenopodiaceae	7	4	1	3	0	3
11. Lamiaceae	17	13	12	0	2	4	Остальные (35)	66	43	19	10	9	25

Примечание. Об – общее количество видов; Сп – число видов, специализированных на одном семействе растений; М – монофаги; Оу – узкие олигофаги; Ош – виды, живущие на разных родах одного семейства (умеренные, широкие и узкодизъюнктивные олигофаги); П – виды, трофически связанные с растениями двух и более семейств (в основном полифаги).

При этом разнообразие долгоносикообразных жуков на определенных семействах растений часто не пропорционально видовому богатству этих семейств. Если в местной флоре ВКМ по доле видов преобладают семейства Asteraceae (11 %), Poaceae (8), Rosaceae (7), Cyperaceae (7), Caryophyllaceae (5)

[21]; то наибольшее число видов долгоносиков зарегистрировано на бобовых (Fabaceae) (99 видов), занимающих лишь 7-е место (около 4 %) по видовому богатству, далее идут Asteraceae (72 вида), Salicaceae (62), Brassicaceae (45) и Rosaceae (42) (табл. 2).

Максимальное разнообразие Curculionoidea на первых четырех семействах, по-видимому, определяется как широким спектром заселяемых видов растений, так и тем, что личинками долгоносиков освоены все их органы. При этом у растений из семейств Fabaceae и Asteraceae есть специфические структуры (соответственно корневые клубеньки и антодии), в которых проходят развитие значительное число специализированных видов Curculionoidea. Кроме того, плоды бобовых с крупными, богатыми питательными веществами семенами являются наиболее привлекательными для обширной группы семяеядов (Arioninae и Tychiini). Гораздо слабее заселяются однодольные (около 10 % от общего числа видов). В частности, осоковые по числу видов долгоносиков занимают лишь 12-е место (13 видов), а злаки – 16-е место (10 видов). На обоих семействах личинки долгоносиков встречаются лишь в стеблях и на корнях, при этом отсутствуют формы, проходящие развитие в генеративных органах и листьях.

На 10 ведущих семействах растений ВКМ в сумме отмечено 320 видов Curculionoidea (64%), но лишь 4 из них входят в первую десятку по числу видов долгоносикообразных жуков. Еще 150 видов (30%) питаются на ивовых, березовых, сосновых и буковых – семействах растений, характеризующихся средним или низким видовым богатством, но в которые входят важнейшие древесно-кустарниковые породы региона. Показательно, что практически такое же соотношение (65% на 10 ведущих семействах и 30% на ивовых, березовых и сосновых), но при общем более низком разнообразии, наблюдается и в куркулионидофауне юго-востока Западной Сибири [3], что, по-видимому, не случайно, так как этот регион (как и ВКМ) также расположен на стыке таежных и лесостепных ландшафтов. При этом распределение долгоносиков по отдельным семействам растений в двух региональных фаунах имеет существенные различия. В частности, в Западной Сибири по числу видов долгоносиков лидируют лишь два семейства (бобовые и ивовые) [3]. Преобладание же долгоносиков на бобовых, сложноцветных и крестоцветных характерно как для ВКМ, так и для лесостепи Среднего Поволжья [4; 5] и степей Северного Кавказа [6]. С другой стороны, наблюдаемое в ВКМ высокое видовое богатство долгоносикообразных жуков на ивовых (62 вида; 12%), а также на сосновых (28 видов; 5,5%) типично для бореальных фаун. Например, по данным Б.А. Коротяева [10], на севере таежной зоны европейской части России (Архангельская область) доля настоящих долгоносиков (Curculionidae) на ивовых составляет около 20%, а в степной зоне (Таманский полуостров) снижается до 5%. На юго-востоке Западной Сибири с ивовыми связано около 16% [3]; а в ВКМ – чуть менее 14% видов семейства.

Еще более наглядно распределение по семействам растений трофически специализированных видов долгоносикообразных жуков, связанных в регионе лишь с одним семейством растений. Общая доля их в фауне составляет 88%, что является наглядным отражением высокой степени трофической специализации надсемейства в целом. По числу таких форм лидируют со значительным отрывом Fabaceae (85 видов), далее идут Asteraceae (48), Brassicaceae (45), Salicaceae (38), Polygonaceae (30) и Pinaceae (20). Если резкое преобладание специализированных видов на первых трех семействах типично для фаун степей [2; 6], то высокое разнообразие монофагов и олигофагов на трех последующих – характерно для лесных фаун. В целом по особенностям трофической структуры куркулионидофауны ВКМ характеризуется как переходная от таежных к лесостепным, что соответствует нашим выводам, основанным на ареалогическом анализе фауны [11].

Уровень своеобразия комплексов фитофагов на семействах растений наглядно можно показать отношением числа трофически специализированных форм к общему количеству зарегистрированных на семействе видов⁴. Если этот коэффициент более 80%, то можно говорить о высокой степени специфичности к семейству группировок фитофагов, если коэффициент в пределах 60–80%, то комплексы характеризуются средней специфичностью, если менее 60% – то слабо специфичны. Данный индекс тем более значим, чем большее число видов входит в комплекс фитофагов одного семейства. Из первых 10 по видовому богатству консорциев на уровне семейств растений, самой высокой степенью специфичности отличаются куркулионидокомплексы крестоцветных (все 45 видов обитают только на Stuciferae; индекс специфичности равен 100%)⁵, подорожниковых (18 специфичных видов из 19;

⁴ А.Ю. Исаев [5] для оценки защищенности растений определенного семейства от трофически неспециализированных видов предложил сходный по смыслу индекс – отношение числа олигофагов к числу полифагов.

⁵Здесь оценивается только основной кормовой спектр, наблюдаемый в регионе. При учете дополнительных кормовых растений или использовании данных о трофической приуроченности видов в целом по ареалу степень специфичности комплексов будет ниже.

95%) и бобовых (85 из 99 видов; 85%), в меньшей степени – гречишных (30 из 39 видов; 77%), губоцветных (13 из 17 видов; 76%), сосновых (20 из 27 видов; 74%), ивовых (42 из 61 вида, 69%) и сложноцветных (47 из 71 вида; 66%). Из семейств, характеризующихся средними показателями видового богатства долгоносиков, наиболее специфичными группировками обладают гвоздичные (9 из 10 видов; 90%), дербенниковые и колокольчиковые (по 7 из 8 видов; 88%), лютиковые (6 из 7 видов; 86%), мальвовые (5 из 6 видов; 83 %) и норичниковые (8 из 10 видов; 80%). Все эти семейства растений имеют эффективные средства защиты от многоядных фитофагов (специфичный для каждой группы комплекс токсичных вторичных метаболитов). Например, у крестоцветных – это цианогеновые серо-содержащие гликозиды, у бобовых – другие группы цианогеновых гликозидов и алкалоиды, у гвоздичных – сапонины, у гречишных – флавоноиды и производные хинонов; у сосновых – эфирные масла и смолы и т.д. [22]. Напротив, низкая доля трофически специализированных форм (и соответственно высокий процент полифагов) наблюдается в группировках долгоносиков на розоцветных (16 из 42 видов; 38%), буковых (10 из 36 видов; 38%), березовых (15 из 36 видов; 39%), а также на злаках (3 из 10 видов; 30%) и осоковых (7 из 13 видов; 54%), что подтверждает сниженность биохимических барьеров в этих группах растений для многоядных видов.

Показательным является и анализ трофических связей полифагов. Во-первых, неожиданно низким оказывается число семейств растений (36), на которых отмечено питание многоядных форм. Хотя при более детальном исследовании круга кормовых растений полифагов в ВКМ можно ожидать некоторое увеличение их количества, но вряд ли оно будет значительным. Для сравнения: монофаги отмечены на 35 семействах растений, олигофаги – на 37. При этом списки 10 наиболее заселяемых семейств моно-, олиго- и полифагами очень сходны, меняются лишь позиции семейств. Наибольшее число видов долгоносиков, связанных с двумя и более семействами растений, обнаружено на розоцветных (26 видов), сложноцветных (24), ивовых (24), березовых (23), буковых (17), бобовых (14), гречишных (9), сосновых (8), злаках (7) и осоковых (6). Все они содержат группировки специализированных форм. И только на 6 семействах растений, на которых отмечены единичные виды полифагов, отсутствуют олиго- или монофаги. Таким образом, при расширении трофического спектра многоядные долгоносики проявляют выраженную ограниченность и консерватизм в пределах групп растений, заселяемых долгоносикообразными жуками в целом (отсутствуя на некоторых семействах, содержащих высокотоксичные метаболиты). При этом часты случаи, когда полифаги питаются на 3–4 близких семействах и даже широкие полифаги обычно отдают предпочтение при выборе для питания растениям из 5–6 семейств.

Трофическая специализация в пределах семейств растений. Фитофаги, приуроченные к крупным семействам, обычно специализированы на потреблении не всех и даже не большинства, входящих в них родов растений. Поэтому представляется важным дифференцированно рассмотреть особенности трофической специализации долгоносикообразных жуков на некоторых из них.

Так из 47 специализированных видов Curculionoidea, тесно связанных с семейством Asteraceae, многие развиваются лишь на растениях одного рода (21 вид; 45%), остальные 26 видов (55%) трофически ограничены трибой или подсемейством. Из них подавляющее большинство обитает на растениях подсемейства Asteroideae и только 4 вида рода *Glocianus* – на некоторых родах Cichorioideae. В подсемействе астровых трибой Anthemideae ограничен 21 вид (из них олигофагов, живущих на различных родах трибы, лишь 8–9 видов). С трибой Cardueae (=Cynaraeae) тесно связаны 20 видов (среди них умеренных олигофагов 10 видов). К трибе Inuleae приурочен всего один вид – *Lachnaeus crinitus* (Boh.). На трибах Heliantheae, Senecioneae, Eupatoreae специализированные виды долгоносиков в местной фауне отсутствуют (хотя некоторые полифаги могут встречаться). Показательно, что собственно широких олигофагов, приуроченных к семейству сложноцветных в целом, выделить не удастся. Более того, в фауне ВКМ практически отсутствуют виды, живущие на растениях из разных триб подсемейства астровых (за исключением *Otiorrhynchus politus* Gyll. и, возможно, *Cyphocleonus dealbatus* (Gmel.)). Даже полифаги, встречающиеся на Asteraceae, обычно могут потреблять лишь растения из немногих родов семейства. Трофическая специализация к трибам Asteraceae ярко выражена и на уровне многих родов долгоносиков. Например, *Ceratapion* (4 вида) и *Larinus* (9 видов) ограничены трибой Cardueae (причем ларинусы представлены на всех местных родах трибы); *Omphalapion* (3 вида), *Diplapion* (3 вида) и *Micropylontus* (5 видов) – разными родами трибы Anthemideae.

Узкую специализацию долгоносиков в пределах семейства Asteraceae, мы связываем с тем, что надродовые группы сложноцветных характеризуются чрезвычайным разнообразием и богатством специфическими продуктами вторичного метаболизма. У растений подсемейства цикориевых присутству-

ет млечный сок, содержащий латекс, и, напротив, отсутствие такового в подсемействе астровых, сочетается с богатством разными эфирными маслами у ряда триб и т.д. [22]. Помимо этого, группы Asteraceae имеют также сильные различия в морфологии, в том числе отдельных органов, в частности антодиев, и в механической структуре покровов и тканей. В связи с этим можно предположить, что существенное влияние на широту трофического спектра фитофагов, помимо биохимического состава, оказывают системы механической защиты растений.

Среди специализированных потребителей бобовых также наблюдается ярко выраженная тенденция к развитию на растениях в пределах определенных триб. Наиболее крупные группировки наблюдаются на двух крупных трибах: Trifoleae (35 видов) и Fabeae (20 видов). Кроме того, 7 видов тесно связаны с кустарниковыми бобовыми из трибы Genisteae, представленной в ВКМ двумя видами из двух родов; 5 видов приурочены к трибе Galegeae, имеющей в региональной флоре лишь один род *Astragalus*; по 3 и 2 вида – к единственным местным видам растений из триб Loteae и Coronilleae. Таким образом, из 85 видов долгоносиков, специализированных фитофагов бобовых, конкретными трибами ограничены кормовые связи у 72 (85 %). Большинство оставшихся видов трофически связаны с растениями из двух близких триб: 7 видов живут на Fabeae и Trifoleae и 1 вид обитает на Coronilleae и Loteae. Еще 3 вида долгоносиков отмечены на трех трибах бобовых, а 2 вида р. *Sitona* живут на растениях пяти и более триб (т.е. являются собственно широкими олигофагами). По-видимому, возможности широкой олигофагии долгоносиков на бобовых определяются меньшими биохимическими различиями разных групп (по сравнению с Asteraceae) и невысокой механической защищенностью растений большинства триб этого семейства.

С другой стороны, узкая трофическая специализация долгоносиков на бобовых обычно ограничивается даже не трибами, а отдельными родами (реже видами) кормовых растений, доказательством чего является преобладание среди них узких олигофагов и монофагов (особенно условных) (52 вида). Например, абсолютное большинство видов, приуроченных к растениям из триб Trifoleae и Fabeae, живут на одном или на нескольких близких родах растений, и только 8 видов умеренных олигофагов способны развиваться на растениях большинства родов одной из триб. Специализация же на уровне триб Fabaceae гораздо ярче выражена в родах Curculionoidea. Так все местные представители рода *Protapion* (9 видов) и большинство видов рода *Tychius* (11 из 16 видов) живут на разных родах растений трибы Trifoleae. Роды *Cyanapion* (7 видов), *Eutrichapion* (5 видов) и *Oxystoma* (4 вида) трофически ограничены разными родами трибы Fabeae. Род *Exapion* (3 вида) специализирован на трибе Genisteae. На всех родах бобовых встречаются лишь виды из рода *Sitona*.

Очень интересно распределение долгоносиков на растениях семейства подорожниковые (Plantaginaceae), куда в настоящее время, помимо рода *Plantago*, часто относят также роды *Linaria* и *Veronica*, ранее включаемые в семейство норичниковых (Scrophulariaceae). Косвенным подтверждением правомерности отнесения этих растений к одному семейству является то, что почти все специализированные на них долгоносики относятся к одной трибе (Mecini). При этом на каждом из них специализирован определенный род Curculionidae: на *Plantago* – *Mecinus* (3 вида), на *Linaria* – *Rhinusa* (5 видов) (а также 2 вида *Mecinus*), на *Veronica* – *Gymnetron* (6 видов). Многие из этих видов являются монофагами или выборочными узкими олигофагами. Напротив, виды рода *Cionus* (триба Cionini) живут исключительно на норичниковых, в основном из родов *Verbascum* и *Scrophularia*. Однако есть и исключения. Так *Rhinusa tetra* (F.) трофически связана с коровьяками, а *Rh. evermanni* (Rosen.) может встречаться как на льнянке, так, по литературным данным, и на коровьяках. Возможности обитания видов долгоносиков из одного трофически специализированного рода как на Scrophulariaceae, так и на Plantaginaceae, несомненно, являются отражением систематической близости этих семейств.

Иная картина наблюдается в семействе Rosaceae, характеризующемся низкой специфичностью комплексов Curculionoidea. Из 16 видов, являющихся специализированными фитофагами розоцветных, 6 тесно связаны с растениями из подсемейства розанные (Rosoideae) (в традиционном понимании). Причем 3 из них (*Neocoenorrhinus germanicus* (Hbst.), *Compsapoderus erythropterus* (Gmel.), *Anthonomus rubi* (Hbst.)) обитают на растениях из разных триб подсемейства, остальные – узкие олигофаги. По 3 вида обитают на разных родах яблоневых (Maloideae) и сливовых (Prunoideae). Еще 3 вида могут развиваться на деревьях и кустарниках обоих подсемейств, а один отмечен на трех подсемействах. На спирейных (в том числе интродуцированных) виды долгоносиков и трубновертов в ВКМ не отмечены. Таким образом, даже у трофически специализированных к розоцветным форм обычно кормовые спектры ограничены целыми подсемействами, а не трибами и родами растений.

Узкая специализация на родах и видах растений. Вкратце необходимо остановиться на закономерностях узкой специализации долгоносиков на уровне родов и видов растений. В ВКМ по меньшей мере 103 рода растений содержат специфичные виды долгоносиков. Наиболее богатые группировки таких видов наблюдаются на многих важнейших древесных и кустарниковых породах: *Salix* (18 видов), *Pinus* (10), *Quercus* (9), *Betula* (8) и *Populus* (7). С другой стороны, на ряде других родов (*Abies*, *Ulmus*, *Corylus*, *Padus*, *Lonicera*) присутствуют лишь 1–2 узких олигофага или монофага, а на *Picea*, *Tilia*, *Acer*, *Rhamnus*, *Eunomus* таковые в фауне ВКМ не отмечены. На *Rosa*, *Rubus*, *Sorbus*, *Cotoneaster* есть ряд умеренных олигофагов розоцветных, но формы, трофически ограниченные лишь данными родами, также отсутствуют. Наиболее крупные группировки долгоносиков, специализированных к определенным родам травянистых растений, содержат *Rumex* (12 видов), *Lathyrus* (11), *Vicia* (9), *Medicago* (9), *Linaria* (7), *Campanula* (6). По 5 видов монофагов и узких олигофагов включают *Berteroa*, *Astragalus*, *Melilotus*, *Lythrum*, *Verbascum*, *Veronica*, *Persicaria*, по 3–4 вида – еще 8 родов. Обширная группа из 15 видов *Circulionioidea* специфична для клеверов, в настоящее время разделенных на несколько родов. При этом показательно, что все узкие олигофаги (8 видов) встречаются как на *Trifolium*, так и на *Amorpha*, а виды, специфичные для каждого из этих родов (не считая 5 монофагов), отсутствуют. Еще 2 вида отмечены сразу на 4 родах клеверов (*Trifolium*, *Amorpha*, *Chrysopsis* и *Lupinaster*).

Монофаги зарегистрированы на 111 видах из 35 семейств растений, из них истинные монофаги обнаружены на 27 видах растений. К таковым относятся, например, *Ceratopion austriacum* (Wag.) и *Pseudorchestes ermischii* (Dk.) (на *Centaurea scabiosa*), *Pseudorchestes pratensis* (Germ.) (на *Centaurea jacea*), *Bruchela orientalis* (Strej.), *Melanobaris hochhuthi* (Fst.) и *Ceutorhynchus sisymbrii* (F.) (на *Sisymbrium loeselii*), *Protapion interjectum* (Desb.) и *Tychius sharpi* Tourn. (на *Amorpha montana*), *Mecinus pascuorum* (Gyll.) и *M. labilis* (Hbst.) (на *Plantago lanceolata*). Максимальное количество монофагов в основном наблюдается на семействах растений, содержащих наибольшее число видов долгоносиков в целом: *Fabaceae* (38 видов монофагов, из них 9 истинные), *Asteraceae* (27/7), *Cruciferae* (23/5), *Polygonaceae* (17/7), *Pinaceae* (11/5), *Plantaginaceae* (11/3), *Lamiaceae* (11/3). Исключение составляют *Salicaceae* (8 монофагов из 62 видов), *Betulaceae* (5 монофагов из 38 видов) и, особенно, *Rosaceae* (всего 2 монофага из 42 видов).

Наиболее разнообразные группировки монофагов представлены на следующих видах растений: *Pinus sylvestris* (10 видов), *Quercus robur* (9), *Linaria vulgaris* (7), *Rumex acetosella* и *Medicago falcata* (по 6), *Berteroa incana* (5), *Lythrum salicaria*, *Sisymbrium loeselii*, *Lathyrus sylvestris* и *Populus tremula* (по 4). Еще 11 видов растений содержат по 3 вида монофагов. Среди них много видов из монотипических в регионе родов растений, но есть также растения из некоторых родов, представленных в ВКМ несколькими видами. Причем на *Medicago falcata*, *Lathyrus sylvestris*, *Populus tremula* преобладают условные монофаги, иногда встречающиеся и на некоторых других видах растений из этих родов. Показательно, что все растения, содержащие крупные группировки монофагов (от 3 до 10 видов), входят в число самых обычных и часто доминирующих в конкретных фитоценозах (особенно в рудеральных и околородных). Данная закономерность проявляется и в крупных группировках узких олигофагов, которые приурочены к родам растений, богатым в видовом отношении и/или имеющим в биоценозах высокое обилие и фитомассу. Мы считаем, что это не случайно, так как при узкой кормовой специализации основным лимитирующим фактором фитофагов является потенциальная ограниченность кормовых ресурсов.

Таким образом, предположение о том, что трофически специализированные виды насекомых предпочитают доминирующие или среднеобильные виды растений [13], для долгоносикообразных жуков в целом справедливо. Однако утверждение о высоком разнообразии насекомых-фитофагов на эдификаторах ландшафта [13] на *Circulionioidea* подтверждается лишь отчасти. Например, очень мало видов долгоносиков на елях, пихтах и липах – основных лесообразующих породах зональных биоценозов, бедны куркулионидокомплексы злаков и осок, являющихся эдификаторами луговых, околородных и болотных местообитаний. С другой стороны, богатые видами консорции складываются на растениях-ценофагах, в частности из семейства крестоцветных [1; 6; 10], что имеет место и на территории ВКМ.

В целом, можно говорить, что у трофически специализированных видов долгоносиков обычно наблюдается приуроченность к таксонам кормовых растений на уровне рода или вида и реже – трибы. Широкая олигофагия на уровне семейств типична лишь для фитофагов деревьев и кустарников.

Приуроченность к жизненным формам растений. Помимо специализации на потреблении растений конкретных таксономических групп, у насекомых-фитофагов часто проявляется приуроченность к обитанию на определенных типах растительных жизненных форм. При этом некоторые крупные группы Curculionoidea специализированы не столько к таксонам, сколько к определенным типам жизненных форм. В основном с древесными растениями из разных семейств связаны трубковеры (Rhynchitidae и Attelabidae) и долгоносики Molytinae. Причем представители данного подсемейства встречаются как на хвойных (14 видов, 63%), так и на ряде семейств лиственных деревьев (8 видов; 35%). Лишь один вид местной фауны проходит развитие в корнях травянистого растения из семейства Lythraceae. Долгоносики подсемейства Eirrhiniinae развиваются на широком спектре семейств околородных однодольных. Предпочтение определенных типов жизненных форм растений наблюдается и в трофически специализированных группах. Так подавляющее большинство видов из таких крупнейших подсемейств как Arioninae, Ceutorhynchinae и Lixinae развиваются на травянистых растениях. Связь с жизненными формами характерна также для многоядных видов Entiminae, многие из которых являются преимущественными потребителями либо древесно-кустарниковой, либо наземной травянистой растительности.

В целом фитобионтная структура куркулионоидофауны ВКМ по основному трофическому спектру может быть представлена следующим образом.

I. *Группа видов, связанных с древесно-кустарниковой растительностью* (112 видов; 22%). Из них дендробионтами являются 54 вида; дендро-тамнобионтами – 49 видов; тамнобионтами – 7 видов; хамебионтом – 1 вид (*Micrelus ericae* (Gyll.)), живущий на вереске (*Calluna vulgaris*).

II. *Группа видов, связанных с травянистой наземной растительностью* (327 видов; 65%). Из них большинство развивается исключительно на многолетних травах (или полукустарниках) (212 видов); на двулетниках – 22 вида; на однолетниках – 26 видов; на однолетниках и двулетниках – 11 видов. В целом с монокарпиками тесно связаны лишь 59 видов (18 % хортобионтов и 11 % от всей фауны). По А.Ф. Емельянову [13], однолетние растения представляют собой самую неустойчивую кормовую базу фитофагов, характеризуясь часто мелкими размерами, коротким периодом вегетации и резкими колебаниями численности. Между тем незначительная доля долгоносиков на однолетниках может быть отчасти связана и с общим низким видовым богатством их в региональной флоре (около 13%). Среди них резко преобладают длительно вегетирующие растения; эфемеры представлены единичными видами [21; 23]. Из специализированных фитофагов эфемеров, содержащих довольно обширную группу долгоносиков в степях и пустынях [10], в ВКМ отмечен лишь *Ceutorhynchus kipchak* Ког., в регионе развивающийся на крупке дубравной (*Draba nemorosa*). Среди обитателей однолетних и даже двулетних трав обращает на себя внимание малочисленность ризофагов (всего 6 видов), что связано с ограниченностью корневой массы у монокарпиков, и практическое отсутствие полифагов. С другой стороны, значительное число видов олигофагов (49) могут развиваться как на поликарпических, так и на длительно вегетирующих монокарпических травах. Возможно, объясняется это тем, что активное питание и рост личинок большинства видов долгоносиков-хортобионтов происходит в течение ограниченного времени одного вегетационного сезона (обычно в рамках месяца), а стадии куколки, а также молодых имаго в состоянии диапаузы часто проходят уже в почве.

III. *Группа видов, связанных преимущественно с высшей водной и околородной растительностью* (34 вида; 7%). Среди них можно выделить *гидатобионтов* (12 видов из родов *Tanysphyrus*, *Phytoibius*, *Poophagus*, *Vagous*) – узкоспециализированных обитателей водных растений, и *гидатохортобионтов* (22 вида), способных обитать как на растениях, находящихся в воде (обычно на надводных частях), так и произрастающих в околородных и заболоченных местообитаниях.

IV. *Группы видов, связанных как с древесно-кустарниковой, так и с травянистой растительностью* (32 вида; 6,5 %). Из них к тамно-хортобионтам относятся 13 видов (менее 2%), к дендро-(тамно)-хортобионтам – 18 видов (3,5%). Среди них преобладают полифаги и широкодизъюнктивные олигофаги.

Таким образом, большинство долгоносиков приурочены к одному или двум близким типам жизненных форм растений (деревьям и кустарникам либо травам и полукустарникам), которые требуют выработку сходных жизненных стратегий фитофагов для их освоения. Общее видовое богатство и соотношение основных фитобионтных групп в фауне также может служить показателем зональных и, особенно, ландшафтных условий региона. Так, резкое преобладание хортобионтов при значительном числе видов, связанных с древесно-кустарниковой растительностью, наблюдаемое в фауне ВКМ, по-видимому, характерно для ландшафтов бореального экотона.

Трофическая специализация к органам растений. Локализация личинок и имаго чаще всего различна, тем более, что личинки в основном развиваются внутри тканей растений, а имаго – исключительно эктофаги. Приуроченность личинок к развитию в конкретных органах, в отличие от набора потребляемых растений, обычно постоянна в разных частях ареала. Поэтому в данной работе мы использовали при анализе как наши материалы по ВКМ, так и данные из литературных источников по другим регионам. По связям личинок долгоносикообразных жуков с определенными органами растений можно выделить следующие экологические группы.

I группа. Личинки развиваются в генеративных органах (157 видов; 33,5 %).

1.1. *Стробилофаги*. Развиваются в стробилах (мужских или женских) хвойных (3 вида).

1.2. *Антофаги* – виды, развивающиеся в отдельных бутонах и цветах (23 вида). Помимо настоящих цветоедов, повреждающих завязи раскрывшихся цветков, здесь можно выделить *бутонофагов* (род *Anthonomus*), живущих в цветочных бутонах, которые в результате не раскрываются и засыхают.

1.3. *Инфлоресцентофаги* – виды, развивающиеся в компактных соцветиях (61 вид). Ранее данная группа, насколько нам известно, специально не выделялась. В предыдущих работах эти виды обычно относили к антокарпофагам [24] или к сборной группе антофагов [9], что в обоих случаях не совсем точно. Личинки инфлоресцентофагов обычно живут в цветоложе и поедают цветы, формирующиеся семена и окружающие ткани, поэтому фактически они связаны с компактными соцветиями, а не с отдельными цветами и плодами. При этом в ходе развития личинка обычно повреждает завязи несколько цветков. В свою очередь обитателей плотных соцветий, в зависимости от их типа, целесообразно разделять на следующие подгруппы: *аментумофаги* – развиваются в простых и сложных сережковидных соцветиях ивовых и березовых (26 видов из родов *Dorytomus*, *Ellescus*, *Acalyptus*); *спикофаги* – виды, развивающиеся в колосьях подорожников (2 вида *Gymnetron*), *капитуляфаги* (11 видов) и *антодиофаги* (22 вида). К *капитуляфагам* относятся, например, виды рода *Protapion*, повреждающие головчатые соцветия клеверов, а также *Auletobius sanguisorbae* (Schrnk.), проходящий развитие в головках *Sanguisorba officinalis*. *Антодиофаги* – довольно обширная группа видов, личинки которых живут в корзиночных соцветиях сложноцветных (антодиях), обычно имеющих мясистое цветоложе. В этом случае все части соцветия используются как единый пищевой ресурс [24], что в значительной мере справедливо для всех групп инфлоресцентофагов. Специализированными антодиофагами являются все местные представители родов *Larinus*, *Glocianus*, *Omphalapion*, а также *Pseudostyphlus pillumus* (Gyll.) и *Diplapion detritum* (Muls. & Rey).

1.4. *Карпофаги* – виды, развивающиеся внутри плодов (67 видов). В абсолютном большинстве случаев карпофаги потребляют незрелые плоды и семена. Их предлагается разделить на две подгруппы: *настоящие карпофаги* (37 видов) (развиваются в отдельных плодах и питаются как мякотью плода, так и семенами) и *семенофаги* (30 видов) (личинка питается исключительно семенами и не потребляет ткани плода). Некоторые из них выедают отдельные крупные семена (например, *Epirhynchites auratus* (Scop.) и *Furcipes rectirostris* (L.) внутри косточек розоцветных, виды *Exapion* в бобах дроковых – Genistae), другие – большое число мелких семян (личинки р. *Sibinia* в коробочках гвоздичных).

1.5. *Анто-карпофаги* – виды, способные к развитию как в цветах, так и в плодах (3 вида).

II группа. Личинки питаются надземными вегетативными органами (176 видов; 37,5%).

2.1. *Геммофаги* (2 вида). Личинки живут в набухших почках (зачатках побегов) (2 вида).

2.2. *Филлофаги* (67 видов) – виды, питающиеся листьями. Большинство из них минирует листья, потребляя мезофилл, другие открыто питаются листовой пластинкой. Личинки некоторых из них живут в центральной жилке листа; виды р. *Oprohinus* развиваются на внутренней поверхности трубчатых листьев лука [3]; а *Rhinoncus bosnicus* Schze. проходит развитие в пазухах листьев щавелей [1].

2.3. *Каулофаги* (92 вида) – виды, развивающиеся в стеблях трав (иногда включая черешки листьев) и в скелетных органах древесных растений. Разделяются на *стеблеедов* (развиваются в стеблях и черешках травянистых растений, иногда образуя галлы) (71 вид); *веткорезов* (развиваются в молодых, часто недревесневших побегах деревьев) (14 видов) и *стволоедов* (развиваются под корой и в древесине стволов живых деревьев) (7 видов).

2.4. *Кауло-коллюмофаги* (11 видов). Развиваются в основной части стебля и корневой шейке.

2.5. *Филло-каулофаги* (5 видов). Личинки развиваются вначале в жилках листа, а затем по черешку проникают в стебель.

III группа. Личинки трофически связаны с подземными органами растений (112 видов; 23,5%).

3.1. *Ризофаги*. Личинки питаются корнями (или также корневыми клубеньками) (104 вида).

3.2. *Коллюмофаги*. Личинки локализуются преимущественно в корневой шейке, иногда также в прилегающих частях стебля и корня (8 видов).

Интересно, что при обилии стебле- и корнеедов, развитие в подземных побегах для долгоносикообразных жуков не характерно. Из местных видов, по-видимому, лишь *Notaris acridulus* (L.) может развиваться как в стеблях, так и в корневищах околородных злаков.

IV группа. Личинки способны развиваться в разных органах растений (22 вида; 4,5 %). Большинство из них в ходе питания мигрируют из одной части растения в другую. Среди них имеются *кауло-ризофаги* – как правило, начинают развитие в нижней части стебля, а окукливаются в корне (12 видов); *кауло-анто-карпофаги* – развиваются в стеблях, черешках и плодах (или цветах) (2 вида); *анто-кауло-филлофаги* – эктофаги, способные повреждать все надземные части растения (7 видов рода *Cionus*).

Таким образом, у долгоносикообразных жуков наблюдается узкая локальная специализация личинок, однако в сумме они используют в пищу почти равномерно весь набор органов растений. Это является отражением локальной трофической дивергенции [25], снижающей конкуренцию между личинками разных видов, что служит одной из причин возможности образования многовидовых консорциев долгоносиков на конкретных видах растений.

Выделение в данной классификации *цицидофагов* (развивающихся в галлах различного происхождения и расположения) [9], а также *инквилинов* и *экзобионтов* [3] нам кажется не совсем корректным, так как основано на ином принципе (по особенностям питания личинок и оставляемым ими типам повреждений). По данному аспекту фауна долгоносикообразных жуков ВКМ имеет следующую структуру.

I. *Эндофаги* (392 вида; 77%). 1.1. *Минеры* (в широком смысле) – выедают ткани изнутри, прокладывая ходы, что иногда приводит к незначительной трансформации органов растений (341 вид; 67%). 1.2. *Галлообразователи* – вызывают ограниченное и локальное разрастание ткани растения в месте развития фитофага за счет механических стимулов или выделения специальных биохимических веществ (46 видов; 9%). Из них 22 вида образуют галлы в стеблях, 10 видов – в генеративных органах (завязях и незрелых плодах); 8 – в корнях. Еще по два вида могут формировать галлы либо в листьях и стеблях, либо в основании стебля и в корневой шейке. 1.3. *Инквилины* – используют для своего развития галлы других насекомых, при этом личинка долгоносика часто съедает первичного хозяина, а затем начинает питаться тканями галла (5 видов; 1%). Местные виды развиваются в листовых галлах личинок орехотворок (*Curculio villosus* F., *Archarius pyrrhoceras* (Marsh.)) или пилильщиков (*Melanapion minimum* (Hbst.), *Archarius crux* (F.), *A. salicivorus* (Pk.)).

II. *Эктофаги* (90 видов; 18 %). Среди них 35 видов развиваются на надземных частях растений, скелетируя или обгрызая листовую пластинку, а иногда также цветы и стебель; 55 видов живут в почве в пределах ризосферы, повреждая корни снаружи.

III. *Эндо-эктофаги* (18 видов р. *Sitona*; 3,5%). Личинки первого возраста питаются исключительно в клубеньках бобовых, а затем переходят в почву для питания корнями.

IV. *Трубноверты* (6 видов из семейств Attelabidae и Rhynchitidae; 1 %). Личинка развивается в листовой трубке, свернутой перед откладкой яиц самкой.

Резкое преобладание эндофагов среди личинок долгоносиков является, по-видимому, следствием первичности внутритканевого питания. Переходы к эктофагии наблюдаются либо при почвенном образе жизни и уходе от узкой трофической специализации (Entiminae), либо, напротив, в связи с адаптациями относительно крупных личинок к более полному потреблению надземных частей растений, в первую очередь листьев (трибы Phytobiini и Cionini и подсемейство Hyperinae).

Особенности трофической специализации подсемейств долгоносикообразных жуков. В связи с чрезвычайно высоким разнообразием надсемейства Curculionioidea представляет интерес сравнительный анализ трофической специализации важнейших групп долгоносикообразных жуков, особенно трех ведущих в региональной фауне подсемейств: Arioninae, Ceutorhynchinae, Curculioninae. В данных группах обращает на себя внимание высокий уровень пищевой специализации видов, заключающийся в отсутствии среди них широких и в очень малой доле узких полифагов (единичные виды Ceutorhynchinae). Во всех подсемействах по региональному трофическому спектру преобладают условные монофаги, по общему – узкие олигофаги. Наиболее широкий круг заселяемых семейств растений имеют Ceutorhynchinae (22), в меньшей степени Curculioninae (13) и Arioninae

(11). В каждой группе выделяется предпочитаемое семейство растений: для Arioninae – бобовые (42 вида; 54%); для Ceutorhynchinae – крестоцветные (37 видов; 34 %); для Curculioninae – ивовые (26 видов; 24%). При этом на крестоцветных нет ни одного вида Curculioninae и Arioninae; на ивовых как Ceutorhynchinae, так и Arioninae представлены единичными видами, на бобовых – нет ни одного вида Ceutorhynchinae, но имеется значительное число Curculioninae (17 видов в основном из рода *Tychius*; 16%). Для Curculioninae характерны также специфические группировки на подорожниковых (17 видов), норичниковых (8 видов) и колокольчиковых (7 видов); для Arioninae – на мальвовых (5 видов); для Ceutorhynchinae – на бурачниковых (9 видов). Таким образом, налицо явление трофической дивергенции [23] между крупными систематическими группами долгоносикообразных жуков.

С другой стороны, некоторые семейства растений могут иметь комплексы долгоносиков из разных подсемейств. Например, на гречишных и губоцветных есть специализированные группировки как Ceutorhynchinae (19 видов на Polygonaceae и 10 видов на Lamiaceae), так и Arioninae (10 и 4 вида соответственно). На единственном местном виде буковых (*Quercus robur*) обитают 5 видов Curculioninae и 3 вида Ceutorhynchinae. Все три подсемейства представлены на сложноцветных: Ceutorhynchinae (12 видов), Arioninae (9), Curculioninae (4) и на березовых: Curculioninae (7), Ceutorhynchinae (2) и Arioninae (1). Однако перекрывание их спектров на уровне видов и даже родов кормовых растений наблюдается гораздо реже. Например, на гречишных Arioninae связаны в основном со щавелями (*Rumex*) и практически отсутствуют на горцах. Напротив, Ceutorhynchinae широко представлены на горцах (*Polygonum*, *Persicaria*, *Bistorta*) и в меньшей степени на щавелях. При этом если виды из разных подсемейств обитают на одном виде растения, то, как правило, развиваются на разных его органах. Правда, имеются и примеры прямой конкуренции. Например, в головках одних и тех же видов клеверов и в одних биотопах развиваются несколько видов р. *Protapion* (Arioninae) и 2–3 вида р. *Tychius* (Curculioninae). Скорее всего, такие случаи возможны, когда общий пищевой ресурс находится в избытке (при высоком обилии кормовых растений).

Интересная картина распределения видов по кормовым растениям наблюдается в региональной фауне подсемейства Lixinae, большинство представителей в которой связано со сложноцветными (16 видов). Единичные виды зарегистрированы на маревых и зонтичных (по 3 вида). Однако в данном подсемействе, наибольшего разнообразия достигающем в аридных степных и пустынных ландшафтах, в целом преобладают специализированные олигофаги Chenopodiaceae [26]. Но уже в лесостепной зоне, при значительном проценте форм, обитающих на маревых, число видов ликсин, связанных со сложноцветными, выше [19]. Эту закономерность можно связать с уменьшением доли Chenopodiaceae в лесных ландшафтах. Между тем снижение числа видов Lixinae к северу идет гораздо более резко, чем их потенциальных кормовых растений. Так, в Удмуртии отмечено 18 видов дикорастущих маревых и еще несколько адвентивных и культивируемых видов [23]. Причем представители этого семейства в рудеральных и, в меньшей степени, в прибрежных местообитаниях часто доминируют. Тогда как из 3 отмеченных здесь видов ликсин, являющихся специализированными фитофагами данного семейства, в регионе широко распространен лишь один, а два встречаются только на юге ВКМ, где очень редки.

Преимущественная специализация к определенным группам кормовых растений прослеживается и в некоторых менее многочисленных подсемействах Curculionoidea. Так, половина местных видов Nureginae развивается на Fabaceae. При этом в связи с эктофагией личинок на листьях, они не являются прямыми конкурентами видов Arioninae и Curculioninae, развивающихся внутри генеративных органов и в меньшей степени в стеблях, а также с представителями многочисленного рода *Sitona* (18 видов) из подсемейства Entiminae, проходящих развитие в подземных органах (корнях и корневых клубеньках) бобовых. Исключительно с Lythraceae тесно связаны все 6 зарегистрированных в ВКМ видов подсемейства Nanophyinae. Показательна трофическая приуроченность представителя монотипического в фауне Палеарктики подсемейства Orobittidae (*Orobittis cyanea* (L.)) [10], являющегося единственным видом из всех групп растительноядных жуков фауны России, трофически специализированным на растениях семейства Violaceae.

С другой стороны, противоположная тенденция к расширению трофической специализации наблюдается в подсемействе Entiminae, занимающем 4-е место по числу видов в местной фауне и 1-е – в мировой. Все представители этой группы развиваются в почве, питаются корнями растений или детритом. Имаго же обычно являются неспециализированными многоядными филофагами. Так, из 70 местных растительноядных видов Entiminae 44 (63 %) являются полифагами либо широкодиэ-

юнктивными олигофагами, 15 (21 %) – широкими или умеренными олигофагами и лишь 11 (16 %) – узкими олигофагами, или условными монофагами. В первую очередь, это некоторые виды клубеньковых долгоносиков (*Sitona*). Считается, что узкая трофическая специализация для других короткохоботных долгоносиков не характерна, хотя выраженную тенденцию к олигофагии проявляют отдельные представители и из других родов. Например, *Otiorhynchus politus* Gyll. в ВКМ встречается лишь на некоторых родах сложноцветных (*Artemisia*, *Ptarmica*, *Inula*). *Polydrusus confluens* Steph. тесно связан с бобовыми из трибы Genisteae (в местной флоре – это дрок и ракичник). Инвазионный вид *Otiorhynchus smreczynskii* Smol. в Ижевске избирательно питается на сиренях, особенно на *Syringa vulgaris*, хотя отмечены повреждения им листьев снежноягодника (*Symphoricarpos albus*), растущего рядом с сиренями.

Таким образом, крупные таксоны долгоносиков обычно проявляют приуроченность к разным семействам растений, что является следствием их длительной коэволюции. Наблюдаемые тенденции трофической дивергенции между разными группами Curculionoidea обеспечили широкий спектр потребляемых долгоносиками растительных ресурсов и привели к очень высокому видовому разнообразию в целом (и в региональной фауне ВКМ, в частности), обусловив тем самым процветание в настоящее время данного надсемейства жуков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Коротяев Б.А., Чолокава А.О. Обзор жуков-долгоносиков подсем. Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны Грузии // Энтомол. обозр. 1989. Т. 68, № 1. С. 154-175.
2. Арзанов Ю.Г. Кормовые связи долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Ростовской области и Калмыкской АССР // Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые: материалы X съезда Всесоюзн. энтомол. общ. Л., 1990. С. 9-11.
3. Кривец С.А. Основные черты экологии долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) на юго-востоке Западной Сибири // Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые: Материалы X съезда Всесоюзн. энтомол. общ. Л., 1990. С. 77-79.
4. Исаев А.Ю. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera: Apionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) центральной части Среднего Поволжья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1994. 35 с.
5. Исаев А.Ю. Пищевая специализация насекомых-фитофагов на примере долгоносикообразных жуков // Любимцевские чтения. Ульяновск, 1994. С. 46-49.
6. Коротяев Б.А. О необычно высоком разнообразии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) в степных сообществах Северного Кавказа // Зоол. журн. 2000. Т. 79, №2. С. 242-246.
7. Легалов А.А. Особенности фауны жуков-долгоносиков (Coleoptera: Brentidae, Curculionidae) лесостепи Западно-Сибирской равнины // Евразийский энтомол. журн. 2006. Т. 5, вып. 3. С. 203–205.
8. Дмитриева И.Н. Структура биоразнообразия долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) севера лесостепи Приволжской возвышенности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2006. 24 с.
9. Хрисанова М.А. Биоразнообразие долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Мещерской низменности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2006. 24 с.
10. Коротяев Б.А. Жуки-долгоносики подсемейства Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран: систематика, морфология, образ жизни, распространение: дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2012. 47 с.
11. Дедюхин С.В. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология: монография. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2012. 340 с.
12. Дедюхин С.В. Систематический список жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртской Республики. 2011. URL: http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/Rus/udm_list.htm
13. Емельянов А.Ф. Некоторые особенности распределения насекомых-фитофагов по кормовым растениям // Чтения памяти А. Холодовского. Л.: Наука, 1966. С. 28-65.
14. Медведев Л.Н., Рогинская Е.Я. Каталог кормовых растений листоедов СССР. М., 1988. 192 с.
15. Беньковский А.О. Жуки-листоеды европейской части России. (По материалам докторской диссертации, защищенной в 2011 г. в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва). Lambert Academic Publishing, 2011. 535 с. URL: <http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/bienkows.htm>
16. Дедюхин С.В. Долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionoidea) Ботанического сада Удмуртского университета и его окрестностей: видовой состав, биотопическое распределение, трофические связи // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 4. С. 42-55.
17. Dieckmann L. Beitrage zur Insectenfauna der DDR: Coleoptera – Curculionidae: Apioninae // Beitr. Ent., 1977. Bd. 27, h.1. S. 7-143.

18. Кривец С.А. Обзор жуков долгоносиков фауны Томской области // Труды РЭО. Санкт-Петербург, 2007. Т. 78, вып. 1. С. 48-83
19. Исаев А.Ю., Зотов А.А. Находка в Ульяновской области *Adosomus roridus* Pall. (Coleoptera, Curculionidae) и дополнительные данные по фауне и экологии долгоносиков-клеонин юго-востока лесостепи Среднего Поволжья // Природа Симбирского Поволжья. 2003. Вып. 4. С. 72–89.
20. Mazur M. The distribution et ecology of weevils (Coleoptera, Nemonychidae, Attelabidae, Apionidae, Curculionidae) in western Ukraine // Acta zoologica cracoviensia. Krakow, 2005. Vol. 45, №3. P. 213-244.
21. Баранова О.Г. Флора Вятско-Камского междуречья и ее история: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб, 2000. 34 с.
22. Яковлев Г.П., Челомбитько В.А. Ботаника: учебник для фармац. ин-тов и фармац. фак-тов мед. вузов. М.: Высш. шк., 1990. 367 с.
23. Баранова О.Г. Местная флора Удмуртии: анализ, конспект, охрана. Ижевск, 2002. 199 с.
24. Воловник С.В. О связях долгоносиков-ликсин с различными органами растений (Coleoptera, Curculionidae, Lixinae) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2008. Т. 4, вып.1. С. 87-91.
25. Исаев А.Ю. Три случая трофической дивергенции фитофагов на примере долгоносикообразных жуков скрытохоботников (Ceutorhynchinae) и семяедов (Apionidae) (Coleoptera, Curculionoidea) лесостепи Среднего Поволжья // Труды Рус. энтомол. общ. Т. 74. СПб., 2003. С. 51-54.
26. Тер-Минасян М.Е. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae фауна СССР (цветожилы и стеблееды). Триба Lixini. Л.: Наука, 1967. 142 с.

Поступила в редакцию 26.11.12

S.V. Dedyukhin

Trophic specialization of rhynchophorous beetles (Coleoptera, Curculionoidea) (an example of the fauna Vyatka-Kama interfluve)

The diverse analysis of the trophic structure of rhynchophorous beetles (Curculionoidea) fauna of the Vyatka-Kama interfluve has been carried out. The analysis has shown that in the fauna under study trophically specialized species (narrow and moderate oligophages, monophages) dominate. We have considered the regularities of trophic specialization of weevils to different taxes and life forms of host plants.

Keywords: Rhynchophorous beetles, Curculionoidea, trophic specialization, host plants.

Дедюхин Сергей Викторович,
кандидат биологических наук, доцент

ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет»
426034, Россия, г. Ижевск, ул. Университетская, 1 (корп.1)
E-mail: Ded@udsu.ru

Dedyukhin S.V.,
candidate of biology, associate professor

Udmurt Sate University
426034, Russia, Izhevsk, Universitetskaya st., 1/1
E-mail: Ded@udsu.ru