

УДК 595.768 (470.4/5)

**РАЗНООБРАЗИЕ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ ЖУКОВ  
(COLEOPTERA: CHRYSOMELOIDEA, CURCULIONOIDEA)  
В СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЛЕСОСТЕПИ  
ВЫСОКОГО ЗАВОЛЖЬЯ**

© С. В. Дедюхин

Удмуртский государственный университет  
ул. Университетская 1/1, 426034, Ижевск, Россия  
E-mail: Ded@udsu.ru  
Поступила 3.03.2014

В степных сообществах лесостепной зоны Высокого Заволжья зарегистрировано 551 вид из 10 семейств жуков-фитофагов надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea. 62 % видов относится к степному ландшафтно-географическому комплексу. Подавляющее большинство видов приходится на 3 семейства: Curculionidae (254 вида; 46 %), Chrysomelidae (186 видов; 34 %) и Arionidae (51 вид; 9 %). Ареологическая структура степной фауны региона характеризуется сочетанием в сообществах западноскифских и сарматских фаунистических элементов, а также реликтовых видов ангарского происхождения и некоторых восточноевропейских форм.

Максимальное разнообразие жуков-фитофагов наблюдается в зональных сообществах луговых степей (299 видов; 54 %). Наиболее специфичны петрофильно-степные комплексы, которые включают и наибольшее число реликтовых форм. Основными резерватами ксерофильных казахстано-туранских видов являются сообщества засоленных степей крайнего юга лесостепи. Высок уровень видового богатства и в открытых рудеральных сообществах (249 видов), основу которых составляют формы, характерные для пионерных стадий степных сукцессий.

Отдельные степные резерваты могут включать свыше половины видов растительноядных жуков региональной фауны. К северу лесостепи наблюдается снижение разнообразия в степных урочищах за счет последовательного уменьшения числа и доли видов скифской группы (с 55 % в центре лесостепи до 34 % вблизи ее северной границы). Видовое богатство степных склоновых сообществ лесостепи по меньшей мере не ниже, чем в степной зоне. Отмечено чрезвычайно высокое соотношение числа видов жуков-фитофагов и видового богатства растений. У надсем. Curculionoidea для эталонных степных урочищ лесостепи Высокого Заволжья их отношение составляет около 3 : 4, когда как в зональных сообществах степной зоны по литературным данным — не более 1 : 2.

Материалы, рассмотренные в данной статье, согласуются с представлением о значении лесостепной зоны как важнейшего центра биоразнообразия на Восточноевропейской равнине и резервата реликтов разного происхождения.

*Ключевые слова:* жуки-фитофаги, Chrysomeloidea, Curculionoidea, Высокое Заволжье, лесостепь, степные сообщества, разнообразие.

Лесостепь Высокого Заволжья — ландшафтная провинция, расположенная на востоке Русской равнины. На западе она ограничена Низменным Заволжьем, на востоке — долиной р. Белой и Южным Предуральем, на юге — долиной р. Самары (в нижнем течении) и северными отрогами Общего Сыр-

та (Ступишин, 1964; Атлас..., 1993). Центральной орографической структурой провинции является Бугульминско-Белебеевская возвышенность с максимальными абсолютными отметками выше 350—400 м. В геоморфологическом отношении Высокое Заволжье представляет собой волнистую возвышенную денудационную равнину, расчлененную глубокими, широкими и асимметричными речными долинами, часто с крутыми и обрывистыми южными склонами. Древний эрозионный и ярусный характер рельефа определяет преобладание на водоразделах сыртово-холмистого типа местности, местами напоминающего низкогорный ландшафт. Своеобразный элемент рельефа Высокого Заволжья составляют останцы верхнего плато (шиханы), имеющие обычно плоскую поверхность и крутые склоны и возвышающиеся над окружающей местностью на 60—80 м. Территорию провинции в основном слагают глинистые красноцветные породы верхней перми с прослоями пестрых мергелей, местами — серых известняков, доломитов и песчаников. Коренные породы на возвышенных участках почти выходят на поверхность, играя существенную роль в образовании рельефа и определяя твердый механический состав и карбонатность формирующихся на них почв, представленных под степями в основном маломощными черноземами (Карандеева, 1957; Ступишин, 1964).

Зональную степную растительность составляют луговые и разнотравно-ковыльные степи. Степные биоценозы часто контактируют с остепненными дубравами. Для шиханов и сыртов очень характерны петрофитные и петрофитно-кустарниковые степи, формирующиеся по их крутым склонам и «лбам». На юге лесостепи в пойменных понижениях местами формируются засоленные степи. Песчаные степи для провинции в целом не характерны и ярко выражены только на юге в долинах рек Самары и Боровки.

Детальных исследований разнообразия растительоядных жуков в степях на территории лесостепной зоны Высокого Заволжья до наших исследований не проводилось, отсутствуют и обобщающие публикации по данной проблеме. Лишь в недавнем сообщении автора отмечены особенности комплексов жуков-фитофагов каменистых степей Высокого Заволжья и Южного Предуралья (Дедюхин, 2013). Материалы по некоторым наиболее интересным находкам степных жуков-фитофагов в Лесостепном Заволжье приведены еще в нескольких работах (Дедюхин, 2011а, 2014б; Yunakov et al., 2012). Особо следует отметить, что сведения о разнообразии растительоядных жуков в конкретных степных сообществах в разных регионах Евразии очень неполны, а специальные работы подобного рода единичны, что и определяет актуальность проведенного исследования.

#### ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТ ИССЛЕДОВАНИЙ И МЕТОДИКА СБОРОВ

Материалом для статьи послужили оригинальные данные по двум крупнейшим трофически специализированным группам растительоядных жуков (надсемейства Chrysomeloidea и Curculionoidea), полученные автором в ходе экспедиционных исследований 2009—2014 гг. Работа проводилась в разные отрезки вегетационного периода с применением основных методов сборов насекомых-фитофагов: энтомологическим кошением с охватом сборами всех вариантов степной растительности, представленных в исследуемых урочищах, стряхиванием жуков в сачок с растений конкретных видов, ручным сбором с растений. Проводились также раскопки в основании растений, поиски под камнями, сбор поврежденных частей растений, содержащих личинок, с последующим выведением имаго в лабораторных условиях.

Сборы проводились преимущественно на ограниченных участках со степной растительностью в пределах хорошо обособленных в ландшафте



Места исследований жуков-фитофагов в лесостепи Высокого Заволжья.

*Большими квадратами обозначены основные места исследований (нумерация соответствует описанию мест в тексте), маленькими — места маршрутных сборов. Пунктирной линией обозначена южная граница лесостепи (Ступишин, 1964; Атлас ..., 1993).*

природных объектов (урочищ), представляющих собой выраженные орографические структуры (склоны или останцы). Многие из них в настоящее время являются комплексными, ландшафтными или ботаническими особо охраняемыми природными территориями (ООПТ разного уровня). Ниже приведено описание основных мест исследований (нумерация соответствует цифрам на рисунке и в табл. 1).

#### Республика Татарстан (Бугульминская возвышенность)

1. Лесостепной склон коренного берега р. Зай близ с. Борок (Нижнекамский р-н). Северные уступы Бугульминской возвышенности, прилегающие к Низменному Закамью. Представлены кустарниковые, разнотравные и разнотравно-ковыльные степи с небольшими вкраплениями петрофитной растительности, перемежающиеся с редкостойной дубравой.

2. Государственный природный заказник «Склоны Коржинского» (Новошешминский р-н, 1.5 км В пос. Красный Октябрь). Склоны на водораздельном уступе, разграничивающем Низменное и Высокое Заволжье, покрытые разнообразной степной растительностью с большим числом реликтовых популяций растений. Самый северный участок, где представлены типичные каменистые степи, имеющий эталонное значение (Государственный..., 2007).

3. Памятник природы (далее ПП) «Карабашская гора» (Бугульминский р-н, 6.3 км С пос. Карабаш). На горе представлены каменистые, луговые и кустарниковые степи, на вершине и северном склоне — широколиственный лес. Всего здесь обнаружено 170 видов растений, из них 60 включены в Красную книгу РТ (Государственный..., 2007).

Таблица 1

Распределение жуков-фитофагов степного комплекса по административным регионам и локальным фаунам лесостепи  
Высокого Заволжья

Таксоны	Регионы	Локальные фауны																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
<b>Надсем. CHRYSOMELOIDEA</b>																		
Сем. <b>Cerambycidae</b>																		
<i>Vadonia unipunctata</i> (F.)*	Б О																	+
<i>Plagionotus floralis</i> (Pall.)	Т Б С О	+				+												+
<i>Dorcasion carinatum</i> (Pall.)*	С О																	
<i>D. glycyrrhizae</i> (Pall.)*	С О					+												
<i>Phytoecia scutellata</i> (F.)*	Т																	
<i>Ph. virgula</i> (Charp.)*	С																	
<i>Ph. pustulata</i> (Schrnk.)	С О																	
<i>Ph. caerulea</i> (Scop.)*	С О																	
<i>Ph. coerulea</i> (Scop.)	Т Б С О		+			+												+
<i>Theophilea subcylindricollis</i> Hladil	С О																	+
<i>Agapanthia leucaspis</i> Stev.*	С О																	+
<i>A. dahli</i> Richt.	Т Б О		+			+												+
Сем. <b>Chrysomelidae</b>																		
<i>Labidostomis beckeri</i> Wse.*	С																	
<i>L. lucida axillaris</i> (Lac.)*	Т Б С О		+			+												+
<i>Coptocephala chalybaea apicalis</i> (Lac.)*	Б О																	
<i>C. chalybaea chalybaea</i> (Germ.)*	Т																	
<i>C. rubicinda</i> rossica L. Medv.	О																	
<i>Cheilotoma musciformis</i> (Gz.)*	Т																	
<i>Ch. erythrostoma</i> Fald.*	С																	
<i>Cryptoccephalus coronatus</i> Sffr.*	О																	
<i>C. apicalis</i> Gebl.	Т Б																	
<i>C. quatuordecemmaculatus</i> Schneid.*	Т О	+																+
<i>C. gamma</i> H.-S.*	О																	
<i>C. flexuosus</i> Kryn.*	О																	
<i>C. laevicollis</i> Gebl.*	Т С	+				+												+

Таблица 1 (продолжение)

Таксоны	Регионы	Локальные фауны															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
<i>C. violaceus</i> Laich.*	Т БО		+			+											
<i>C. virens</i> Sffr.*	Т С		+														
<i>C. eleongatus</i> Germ.*	Т БО			+		+									+		+
<i>C. elegantulus</i> Grav.*	Т БО С		+	+													+
<i>C. planifrons</i> Wse.*	Т БО		+	+			+										
<i>Pachybrachis tessellatus</i> (Ol.)*	Т О																
<i>P. fimbriolatus</i> (Sffr.)	Т БО С		+	+		+											+
<i>Eumolpus asclepiadeus</i> (Pall.)*	Т БО		+	+		+											
<i>Pachnephorus cylindricus</i> Luc.*	С																
<i>Chrysolina limbata russiella</i> Bienk. et Orlova-Bienk.	Т О			+													+
<i>Ch. gypsophilae</i> (Kust.)*	С																
<i>Ch. besseri</i> (Kryn.) [= <i>Ch. cinctipennis</i> (Har.)]*	С																
<i>Ch. carnifex</i> (F.)*	С О																
<i>Ch. pseudolurida</i> (Roub.)*	Т																
<i>Ch. susterai</i> Bech.*	Т Б																
<i>Ch. cerealis</i> (L.)*	Т Б С																
<i>Ch. asclepiadis bohémica</i> (J. Müll.)*	Т Б																
<i>Galeruca jucunda</i> Fald.	Б О																
<i>Sermylassa halensis</i> (L.)*	Т																
<i>Phyllotreta praticola</i> Wse.	Т БО																
<i>Ph. procera</i> (L. Redt.)*	Т Б																
<i>Ph. nodicornis</i> (Marsh.)*	Т БО																
<i>Ph. sp. pr. pallidipennis</i> Rtt.*	О																
<i>Aphthona kuntzei</i> Roub.*	Т Б																
<i>A. franzi</i> (Hktg.)*	Б С О																
<i>A. placida</i> Kutsch.*	Т Б																
<i>A. nigricutis</i> Foudr.	Т Б С О																













Таблица 1 (продолжение)

Таксоны	Регионы	Локальные фауны																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
<i>Rhamphus oxyacanthae</i> (Marsh.)*	Т						+											
<i>Mecinus collaris</i> Germ.*	О						+											
<i>M. plantaginis</i> (Eppelsh.)*	Т БО						+											
<i>Gymnectron saurodatum</i> Arzanov*	Т		+															
<i>Rhinusa asellus</i> (Grav.)	Т Б																	
<i>Smicronyx nebulosus</i> Tourn.*	О						+											+
<i>S. brevicornis</i> Sol.*	О																	+
<i>Tychius karkalensis</i> Bajtenov*	Т О		+															+
<i>T. uralensis</i> Pic*	Т БО		+															+
<i>T. tridentines</i> Pencke*	Т БО		+															+
<i>T. longulus</i> Desbr.*	Т БО О		+															+
<i>T. subsulcatus</i> Tourn.*	Т БО		+															+
<i>T. tectus</i> LeConte*	Т БО О	+	+															+
<i>T. affinis</i> Becker*	С																	+
<i>T. astragali</i> Becker*	Т БО О		+															+
<i>T. molestus</i> Fst.*	Т БО																	+
<i>T. alexii</i> (Korotyaev)*	Т БО О																	+
<i>Sibinia subelliptica</i> (Desbr.)*	Т	+	+															+
<i>S. phalerata</i> (Gyll.)*	Т БО		+															+
<i>S. unicolor</i> (Fähr.)*	Т БО О	+	+															+
<i>S. vittata</i> Germ.*	Т С		+															+
<i>S. vittata</i> Germ.*	Т БО		+															+
<i>S. femoralis</i> Germ.*	С О																	+
<i>S. beckeri</i> Tourn.*	О																	+
<i>Pachytychius sparsutus</i> (Ol.)	Т	+																+
<i>P. transcaucasicus</i> Pic*	О																	+
<i>Paraphilernus bilunulatus</i> Desbr.*	О																	+
<i>Bagous aliciae</i> Cmol.*	Т	+	+															+
<i>Metadonus anceps</i> (Boh.)	Б С																	+



4. ПП «Урдалы-Тау» (Ютазинский р-н, 2.5 км З с. Акбаш) и прилегающий участок склона близ дер. Крым-Сарай (Бугульминский р-н). Двухъярусный склон р. Крымки со щебнистой карбонатной почвой. Представлены разнотравные, ковыльные и песчано-каменистые степи, сформировавшиеся на месте нагорного соснового бора, сведенного в начале XX в. (Государственный реестр, 2007).

5. Восточные окраины города Бавлы. По высоким и крутым склонам р. Бавлинки, в зависимости от их экспозиции, распространены растительные группировки петрофитных (на глинистом и песчаном основании), ковыльных и луговых степей, перемежающиеся с остепненными дубравами и березняками.

6. ПП «Салиховская гора» (Бавлинский р-н, 4 км СВ дер. Салихово). Гряда холмов протяженностью 3 км, протянувшаяся вдоль левого берега высыхающего летом притока р. Кандыз, с известняково-щебнистыми и песчаниковыми, местами осыпающимися склонами южной экспозиции, изрезанными поперечными балками. По склонам распространены растительные группировки каменистых, кустарниковых и луговых степей; на вершине есть участки ковыльной степи. Здесь обнаружено более 225 видов высших сосудистых растений, из них 72 включены в Красную книгу Республики Татарстан (Государственный..., 2007). Лесная растительность на склоне практически отсутствует. К ПП с обеих сторон прилегают поля, а снизу также старая лесопосадка из сосны и осокоря.

#### **Республика Башкортостан (Белебеевская возвышенность)**

7. Окрестности с. Чирша-Тартыш (Кушнаренковский р-н). Степной склон долины р. Сарыш с участками разнотравно-ковыльной, каменистой и кустарниковой степей. Местами в верхней части склона имеются старые сосновые лесопосадки.

8. Природный парк «Озеро Аслыкуль» (Давлекановский р-н). Разнообразные природные комплексы с высоким ландшафтным и биологическим разнообразием. Эрозионные склоны останцов высокого плато (урочища «Гора Уртатау», «Гора Балкантау», «Гора Ташлытау» и др.) с участками разнотравных, кустарниковых, ковыльных и каменистых степей на карбонатных глинах и песчаниках.

9. ПП «Гора Сатыртау» (Альшеевский р-н, 2 км СВ с. Кипчак-Аскарво). Прилегающий к долине р. Дёма останец высокого плато, покрытый разнотравно-ковыльной и каменистой степью на известняково-глинистом и щебнистом субстрате. Лесов на горе нет, но на близлежащих склонах развиты остепненные дубравы и березняки.

10. Окрестности с. Нижний Кальчир (Аургазинский р-н). Коренной склон р. Аургаза с выраженным гипсовым карстом и выходами гипса. Представлены ковыльные, луговые и петрофитные степи, а также остепненные дубравы и березняки.

#### **Самарская обл. (юго-запад Бугульминской возвышенности)**

11. ПП «Серноводский шихан» (Сергиевский р-н). Геологический останец, прилегающий к поймам рек Шунгут и Сургут. Южные склоны покрыты разнотравно-ковыльной и каменистой степью на известняково-глинистом субстрате с большим количеством реликтовых видов растений. Северный и восточный склоны заняты широколиственным лесом.

12. Окрестности с. Борское (Борский р-н). Песчаные степи и остепненные опушки сосняков на дюнах на территории Национального парка «Бузулукский бор» и вблизи нее.

#### Оренбургская обл. (юг Бугульминской возвышенности)

13. ПП «Малокинельские яры» у с. Пилюгино (Бугуруслановский р-н). Степные глинисто-мергелистые склоны коренного берега р. Малый Кинель с разнообразными вариантами степей. В пойме у основания склона значительные площади занимают солонцы.

14. ПП «Гора Белая» у с. Ефремово-Зыково (Пономаревский р-н). Степные глинистые и известняковые двухъярусные склоны коренного берега р. Садак с ярко выраженными петрофитными вариантами степей.

15. ПП «Ратчинские горы» у сёл Ратчино и Луна (Шарлыкский р-н). Ступенчатые склоны долины р. Дёма, в верхней части которых представлены каменистые, ковыльные и отчасти кустарниковые степи на красноцветных глинах, в средней — петрофитные сообщества на меловидных известняках.

Кроме того, в Татарстане экспедиционные исследования проводились в Государственном природном заказнике «Владимировский склон», Природном парке «Чатыртау» (Азнакаевский р-н), в окр. дер. Мелля-Тамак (Муслимовский р-н), дер. Кзыл-Чишма (Бугульминский р-н), с. Старая Письмянка (Лениногорский р-н); в Башкортостане — в Природном парке «Озеро Кандрыкуль» (Туймазинский р-н), ПП «Гора Сусактау» (Альшеевский р-н), на склонах к р. Белой у с. Кушнареново (Кушнареновский р-н); в Самарской области — на ПП «Гора Высокая» (Иса克林ский р-н), ПП «Чувовская степь» (Кинельский р-н), а также в долине р. Самара (засоленные степи в окрестностях с. Красносамарское); в Оренбургской обл. — в имеющих статус памятников природы урочищах «Полибинские горы» у с. Полибино, «Красные камни» у с. Завьяловка, «Урочище Наяновка» близ с. Козловка (Бугуруслановский р-н), «Атаманова гора» у г. Бузулук, «Дементьевская Острая Шишка» у с. Шахматовка и в Национальном парке «Бузулукский бор» (Бузулукский р-н).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в степных и остепненных сообществах лесостепной зоны Высокого Заволжья (включая остепненные луга, осыпи с разреженной ксерофитной растительностью, а также рудеральные биотопы в степных ландшафтах) с учетом наших данных, а также немногочисленных литературных сведений (Беньковский, 2011; Шаповалов, 2012), зарегистрирован 551 вид растительных жуков из 10 семейств Chrysomeloidea и Curculionoidea, что составляет не менее 80 % от предполагаемого видового богатства этих надсемейств в степных экосистемах региона и немногим менее половины от общего состава их региональной фауны (исключая ксилофильные формы). По видовому разнообразию преобладают 3 семейства: Curculionidae (254 вида; 46 %), Chrysomelidae (186 видов; 34 %) и Apionidae (51 вид; 9 %) (табл. 2). В целом видовое богатство долгоносикообразных жуков в степях региона в 1.5 раза выше, чем листоедов, усачей и зерновок вместе взятых.

Примечательно, что абсолютное большинство жуков-фитофагов (506 видов; 92 %) обнаружено в разных вариантах естественных и слабонарушенных степей. При этом в ксеротермных антропогенных биотопах, сформированных на месте степных участков (пастбища, поля, залежи, обочины и т. д.), видовое богатство этих групп снижается более чем в 2 раза, однако также остается довольно высоким (в сумме 249 видов; 46 %). Данный факт объясняется связью значительной части жуков-фитофагов с сорной или культурной растительностью. В природе эти виды заселяют растения пионерных стадий степных и луговых сукцессий.

Таблица 2

Видовое богатство жуков-фитофагов в степях лесостепной зоны  
Высокого Заволжья

Таксоны	Число видов		
	в степных сообществах	степного комплекса	индикаторов естественных степей
<b>Chrysomeloidea</b>	227	134	94
Cerambycidae	26	19	16
Chrysomelidae	186	105	70
Bruchidae	15	10	8
<b>Curculionoidea</b>	324	205	116
Nemonychidae	1	1	0
Anthribidae (включая Urodontidae)	5	5	1
Rhynchitidae	10	4	2
Apionidae	51	31	17
Nanophyidae	2	2	1
Curculionidae	254	163	94
Scolytidae	1	1	1
Всего	551	339	210

Своеобразие группировок жуков-фитофагов степей в сравнении с другими типами открытых местообитаний состоит в принадлежности более чем половины входящих в них видов (62 %) к степному ландшафтно-географическому комплексу (табл. 2). 240 наиболее характерных степных видов (за исключением обычных степных эврибионтов), в том числе все редкие и реликтовые, отмеченные в лесостепи Высокого Заволжья, приведены в табл. 1. Более половины из этих видов (166) встречается только в степях или явно тяготеет к ним (в таблице эти виды отмечены *звездочкой*), другие в пределах степных ландшафтов населяют также луговые, опушечные и/или антропогенные биоценозы. Наличие большой группы индикаторных видов позволяет использовать жуков-фитофагов в качестве модельных объектов при оценке состояния степных экосистем, степени своеобразия и природоохранного значения конкретных степных урочищ. Среди стенобионтных степных форм много монофагов и узких олигофагов, связанных со степными видами растений.

Степные сообщества Высокого Заволжья (как и других возвышенных территорий лесостепи Европейской России) характеризуются сложной зоогеографической структурой. На фоне преобладания трансзонально-степных (широкоскифских) видов в них присутствует значительное число средиземноморских и западноскифских элементов (*Chrysolina asclepiadis bohémica*, *Phyllotreta nodicornis*, *Aphthona placida*, *Longitarsus brisouti*, *Bruchidius seminarius*, *Ceratapion basicorne*, *C. transsylvanicum*, *Lixus canescens*, *Leucophyes pedestris*, *Aulacobaris picicornis*, *Ceutorhynchus sulcatus*, *Glocianus pilosellus*, *Pachytychius transcaucasicus*, *Anthonomus germanicus* и др.), которые в регионе обитают близ северо-восточных границ своих ареалов.

С другой стороны, здесь распространены виды, имеющие преимущественно казахстанские (сарматские) (*Cryptocephalus gamma*, *C. flexuosus*, *Chrysolina besseri*, *Psylliodes saulcyi*, *Cassida elongata*, *C. sareptana*, *Kytorhinus quadriplagiatus*, *Tychius karkaralensis*, *Tychius molestus*, *Otiorychus unctuosus*) и восточноскифские (*Aphthona tolli*, *Ceutorhynchus potanini*, *C. tes-*

*quorum*, *Oprohinus jakovlevi*, *Tychius longulus*, *T. uralensis*, *T. alexii*) типы ареалов. Виды из последней группы, основные участки ареалов которых охватывают территории Южной Сибири, Восточного Казахстана и/или Монголии, в Заволжье выступают как наиболее древние степные реликты, которые были широко распространены на равнинах Евразии в периоды господства холодных перигляциальных степей и тундростепных ландшафтов верхнего плиоцена и плейстоцена. Перигляциальным степным реликтом, имеющим дизъюнктивный поволжско-сибирско-североамериканский ареал, является и *Tychius tectus*, обычный в степях Заволжья на нескольких видах остролодочников.

Немногочисленные в степной фауне региона ксерофильные древнесредиземные (казахстано-туранские) виды в типичной лесостепи встречаются в каменистых степях и на склоновых обнажениях (*Fremuthiella interruptostriata*, *Rhabdorhynchus karelini*, *Conorhynchus nigrivittis*, *Pleurocleonus quadrivittatus*), а в южной лесостепи — также на засоленных участках степей (*Cryptocephalus coronatus*, *Pachnephorus cylindricus*, *Maximus strabus*). Некоторые представители этого комплекса зарегистрированы в основном в ксеротермных антропогенных биотопах (*Lixus incanescens*, *L. cardui*, *L. subtilis*). В целом обедненность элементами туранского происхождения, столь характерными для ковыльно-полынных и засоленных степей, можно рассматривать как основную отрицательную черту зональных степных сообществ лесостепной зоны.

Кроме того, необходимо отметить небольшую группу видов (*Phyllotreta* sp. pr. *pallidipennis*, *Bruchidius myobromae*, *Ceratapion perlongum*, *Melanobaris nigratarsis*, *Gymnetron saurodatum*), ареалы которых ограничены в основном степями Восточноевропейской равнины.

Лесостепь Высокого Заволжья представляет собой важный зонально-ландшафтный рубеж для степных форм. Региональные отрезки северных границ ареалов здесь проходят более чем у половины видов степного комплекса (187), а распространение на север еще 25 видов ограничено лесостепными ландшафтами правобережья Нижней Камы. Гораздо меньшая группа (127 видов) доходит до зоны смешанных лесов (а некоторые — до южной тайги), где они обитают в долинах крупных рек, на остепненных склонах, борových песчаных массивах (Дедюхин, 2011б, 2012а, б). Популяции многих из них здесь имеют реликтовый характер. Так, 15 видов в подтаежной полосе найдено лишь в реликтовых степных сообществах Кунгурской островной лесостепи (Дедюхин, 2011б, 2014а). С другой стороны, распространение некоторых степных видов, особенно связанных с бурьянной растительностью, в лесных ландшафтах ограничено антропогенными местообитаниями.

Заметно различаются степные сообщества северной и южной лесостепи. Если в первых преобладают мезофильные элементы, характерные для луговых степей (многие из которых встречаются также по опушкам широколиственных лесов и на остепненных пойменных лугах, в том числе и на юге лесной зоны), то во вторых заметно возрастает роль казахстанских и туранских ксерофилов, однако и здесь они не составляют основного ядра. При этом около 60 степных видов отмечено только на юге лесостепной зоны (в основном в засоленных, петрофитных или песчаных степях), например *Dorcadion glycyrrhizae*, *Phytoecia caerulea*, *Cryptocephalus coronatus*, *C. gamma*, *Temnocerus subglaber*, *Pachnephorus cylindricus*, *Phyllotreta* sp. pr. *pallidipennis*, *Longitarsus brisouti*, *Cassida parvula*, *Larinus idoneus*, *Lixus linnei*, *Bothynoderes declivis*, *Sibinia femoralis*, *S. beckeri*, *Ceutorhynchus languidus*, *C. scytha*, *C. psoropygus*, *C. arnoldii*, *Pachytychius transcaucasicus*, *Paraphilerus bilunulatus*, *Phyllobius cylindricollis*, *Ptochus porcellus*.

Напротив, значительных изменений степного комплекса в долготном направлении на востоке Русской равнины не наблюдается. В частности, обра-



Таблица 3

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

Типы степей	Общее число видов	Число характерных видов	Число специфических видов
Разнотравные степи и остепненные луга	299	136	22
Кустарниковые степи	166	42	14
Каменистые степи и осыпи	289	109	44
Песчаные степи	153	37	11
Засоленные степи	145	39	10
Нарушенные степи и рудеральные местообитания	249	91	16

щает на себя внимание большое сходство по набору степных (как западно-скифских, так и восточных) видов лесостепных фаун Предуралья, Высокого Заволжья и Приволжской возвышенности. В частности, из 339 видов степного комплекса, отмеченных в Высоком Заволжье, лишь 20 не указаны для Среднего Поволжья. С другой стороны, для Приволжской возвышенности приведено около 30 степных видов (Исаев, 1994а, 1996, 2000, 2005, 2007; Исаев, Зотов, 2003; Исаев и др., 2004), пока не зарегистрированных в лесостепи Высокого Заволжья. Однако большинство из них, по нашим и литературным данным (Немков, 2011; Шаповалов, 2012), известно из степной зоны Оренбуржья, а многие распространены также на Южном Урале и в Сибири. Поэтому можно с высокой долей вероятности предполагать обнаружение их в дальнейшем и в Лесостепном Заволжье (особенно в южной его части). Только в результате наших исследований впервые удалось зарегистрировать около 50 степных видов, восточные границы ареалов которых до последнего времени проводились к западу от Волги. В целом прохождение меридиональных рубежей ареалов по долине Волги можно предполагать лишь для очень немногих степных видов растительоядных жуков.

Таким образом, имеющиеся факты позволяют говорить о единой поволжско-приуральской лесостепной фауне и, как следствие, об отсутствии на Средней Волге меридионального зоогеографического рубежа высокого ранга, во всяком случае для степных форм. Это связано как со значительным сходством в ландшафтных условиях Приволжской и Бугульминско-Белебеевской возвышенностей, так и с тем, что они не полностью разделены Низменным Заволжьем, соединяясь выступом Самарской Луки и Сокольими горами Заволжья. Именно здесь, по нашему мнению, начиная с конца третичного периода, когда впервые в Заволжье и Предуралье появилась древнестепная биота (Камелин, 1998), сохранялся основной миграционный коридор долготной направленности для реликтовых степных форм (как западного, так и восточного происхождения), распространение которых в регионе в настоящее время ограничено почти исключительно карбонатными возвышенностями. Волга же сама по себе не может служить серьезным зоогеографическим барьером даже для многих бескрылых форм насекомых.

Особый интерес представляет рассмотрение закономерностей распределения растительоядных жуков в регионе по разным вариантам степей. Как следует из табл. 3, наибольшее видовое богатство жуков-фитофагов наблюдается в зональных (разнотравных и разнотравно-ковыльных) степях, характеризующихся максимальным для степных формаций флористическим разнообразием и обилием фитомассы. В этих степях сосредоточено

больше половины видов (54 %), отмеченных в степных экосистемах региона, в том числе 128 видов Chrysomeloidea (из них 106 видов Chrysomelidae) и 172 вида Curculionoidea (из них 40 видов Arionidae и 125 видов Curculionidae).

Лишь немного меньше видовое богатство жуков-фитофагов в сообществах петрофитных степей, где зарегистрировано 125 видов Chrysomeloidea (из них 109 видов Chrysomelidae) и 164 вида Curculionoidea (из них 22 вида Arionidae и 140 видов Curculionidae). Это, по-видимому, связано с разнообразием петрофитных местообитаний, (часто в пределах одного урочища), характеризующихся пестротой состава почвообразующих пород (мергелистые, щебнистые, песчаниково-каменистые и глинисто-каменистые склоны) и широким варьированием степени проективного покрытия (от обнажений до склоновых биотопов с относительно высокой степенью задернения). Кроме того, немалое значение имеет также разреженность травянистого покрова (на фоне относительно высокого флористического разнообразия), создающая благоприятные условия для обитания здесь большой группы фитофагов, характерных для пионерных местообитаний (многие из них освоили и антропогенные биоценозы). По нашим наблюдениям, разнообразие группировок фитофагов и их обилие на кормовых видах растений часто существенно выше в биотопах с несомкнутым растительным покровом, чем в местообитаниях с густым травостоем. Этой закономерности соответствует и высокое видовое богатство растительноядных жуков в открытых рудеральных и сегетальных местообитаниях.

Для оценки своеобразия степных комплексов на основе анализа биотопического распределения фитофагов в каждом типе степной растительности были выделены *группа специфичных видов*, в регионе населяющих почти исключительно один вариант степей, и *группа характерных видов*, встречающихся в нескольких типах местообитаний, но тяготеющих не более чем к двум из них (табл. 3).

Наибольшим числом качественных индикаторов сообществ обладают группировки петрофитных степей (44 вида; 15 % от видового богатства); в зональных луговых и разнотравно-ковыльных степях таких форм в 2 раза меньше (22 вида; 7.5 %), при этом большинство из них встречается также на остепненных лугах. Однако по количеству характерных видов (136) разнотравные степи намного превосходят все остальные типы степных сообществ.

Высокая степень своеобразия комплексов обитателей каменистых степей, по нашему мнению, определяется, во-первых, специфическими микроклиматическими и эдафическими условиями и, как следствие, флористическими комплексами в данных местообитаниях, и во-вторых, важнейшей ролью каменистых степей как убежищ для реликтовых степных элементов в равнинных условиях. При этом подавляющее большинство видов (37), распространение которых в лесостепи Высокого Заволжья ограничено петрофитными степями, находится здесь у северных пределов распространения, что подчеркивает экстразональный характер данных местообитаний. По меньшей мере половина облигатных петробиионтов в пределах лесостепи Заволжья проявляет ярко выраженные черты реликтовости (спорадичная встречаемость при узколокальном характере распространения в регионе, тесная связь с древними формами рельефа, отсутствие в зональных типах сообществ, часто островной характер региональный участка ареала), причем многие из них — специализированные фитофаги редких и реликтовых видов растений. Ниже приводится список этих фитофагов с указанием кормовых растений у монофагов и олигофагов: *Eumolpus asclepiadeus* [на *Vincetoxicum albowanum* (Kusn.) Pobed.], *Phyllotreta* sp. pr. *pallidipennis* (на *Matthiola fragrans* Bunge), *Aphthona placida* (на *Linum flavum* L.), *Cassida*

*elongata* (на *Centaurea ruthenica* Lam.), *Bruchidius myobromae* и *Tychius karkaralensis* (на *Astragalus wolgensis* Bunge), *Ceratapion perlongum* (на *Echinops ruthenicus* M. Bieb.), *Lixus canescens* и *Ceutorhynchus arator* (на *Crambe tataria* Sebeok), *Conorhynchus nigrivittis* [на *Kochia prostrata* (L.) Schrad.], *Longitarsus* sp., *L. violentus* и *Rhabdorrhynchus karelini* (на *Onosma simplicissima* L. s. l.), *Leucophyes pedestris* (на *Artemisia* sp.?), *Aulacobaris violaceomicans* [на некоторых крестоцветных, в том числе на *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Trotzk., *C. agideliensis* Кнжз., *Erysimum canescens* Roth], *Melanobaris nigritarsis* [регулярно встречается на *Erucastrum armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet, а также на *Matthiola fragrans* Bunge и *Crambe tataria* Sebeok], *Ceutorhynchus viator*, *C. potanini*, *C. tesquorum* (на *Alyssum* spp.), *Tychius molestus* (на *Astragalus testiculatus* Pall. и *A. rupifragus* Pall.), *T. alexii* (на *Hedysarum grandiflorum* Pall., *H. gmelinii* Ledeb., *H. rasoumowianum* Fisch. et Helm ex DC.), *Coptocephala chalybaea chalybaea*, *C. chalybaea apicalis*, *Cheilotoma musciformis*, *Ch. erythrostoma*, *Pachytychius transcaucasicus*.

Напротив, небольшое число видов, специфичных для луговых степей, можно объяснить тем, что представители лугостепного комплекса в лесостепи находятся в оптимумах их зональных ареалов и способны заселять здесь относительно широкий спектр травянистых местообитаний мезофильного ряда, а местами вслед за кормовыми растениями проникать даже на изолированные участки с петрофильной растительностью. Этому способствует то обстоятельство, что петрофитные и разнотравно-ковыльные ассоциации в изученных урочищах часто располагаются рядом, а границы между ними обычно не очень отчетливы.

Высокой степенью своеобразия при относительно низком видовом богатстве отличаются сообщества жуков-фитофагов песчаных и засоленных степей, однако в отличие от петрофильных комплексов для них не характерны описанные выше группировки степных реликтов восточного генезиса. На солонцах встречается максимальное количество казахстано-туранских видов тетийского комплекса. Специфичны для засоленных степей *Labidostomis beckeri*, *Cryptocephalus gamma*, *Pachnephorus cylindricus* (все три вида связаны с *Artemisia nitrosa* Weber, а *C. gamma* является фоновым видом полынных солонцов), *Cryptocephalus coronatus* [на *Kochia prostrata* L. и *Bassia sedoides* (Pall.) Asch.], *Sibinia beckeri* [на *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze], *Ceutorhynchus languidus* (на *Lepidium ruderales* L.), *C. scytha*, *Paraphilernus bilunulatus*, *Hypera interruptovittata*, *Phyllobius cylindricollis*. Фактически ксеротермные галофитные участки на юге лесостепи являются анклавами сообществ, характерных для степной зоны.

Своеобразие комплексов песчаных степей определяют *Phytoecia virgula*, *Chrysolina besseri* и *Ch. carnifex* (в основном на *Artemisia campestris* L. s. l.), *Tychius affinis* (на *Astragalus varius* Gmel.), *Scaphomorphus vibex*, *Lixus linnei*, *Ceutorhynchus psoropygus* [все три вида собраны на *Syrenia cana* (Pill. et Mitt.) Neirl.], *Larinus idoneus* [на *Jurinea cyanoidea* (L.) Rchb.], *Bothynoderes declivis* [на *Kochia laniflora* (Gmel.) и некоторых других маревых], *Sibinia tibialis* [на *Otites borysthenica* (Gruner) Walters и близких видах], *Pelletierius albosignata*. Многие из них характерны и для остепненных окраин дюнных сосняков, при этом только на песчаных опушках Бузулукского бора с доминированием *Hylotelephium maximum* (L.) Hoffm. найден реликтовый вид *Pericartiellus telephii*. Некоторые из псаммофилов, например *Chrysolina carnifex* и *Larinus idoneus*, помимо песчаных степей на дюнах и террасах встречаются в песчано-каменистых стациях на склонах останцов.

Относительно небольшое число жуков-фитофагов, узко специфичных для песчаных или засоленных степей (при высокой доле в этих комплексах характерных форм), объясняется тем, что многие виды, не встречающиеся в

зональных лесостепных сообществах, концентрируются в нескольких типах ксеротермных азональных и экстразональных местообитаний с разреженной растительностью, а также в антропогенно нарушенных местообитаниях. Ряд видов жуков обитает как в песчаных, так и в каменистых степях, часто на разных видах растений, например *Fremuthiella interruptostriata* (на *Astragalus varius* Gmel., *A. cornutus* Pall. и *A. zingeri* Korsh.), *Sibinia unicolor* (на *Gypsophila paniculata* L. и *G. altissima* L.), *S. hopffgarteni* [на *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn. и *E. biebersteinii* (Schltld.) Houb]. Однако обычно виды жуков тяготеют либо к петрофитным, либо к псаммофитным станциям. Так, песчаные местообитания предпочитают *Cassida lineola* (на *Artemisia campestris*), *Larinus ruber* [на *Centaurea sumensis* Kalen. и *C. ?marschalliana* Spreng.], *Sibinia femoralis* (на видах рода *Otites*). С другой стороны, характерный для каменистых склонов *Sibinia vittata* (на *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb.) лишь однажды отмечен в песчаной степи (где живет, по-видимому, на другом виде гвоздики).

Из форм, встречающихся как в засоленных, так и в каменистых степях, можно отметить *Cryptocephalus flexuosus*, *Baris sulcata*, *Metadonus anceps*, *Psallidium maxillosum*. Всего в петрофитных, псаммофитных и галофитных сообществах в регионе зарегистрировано около 370 видов жуков-фитофагов (67 % фауны степей), из них более 100 видов встречается исключительно в не зональных, большей частью ксеротермных степных биотопах.

Специфичными чертами характеризуются и сообщества жуков-фитофагов кустарниковых степей, формирующиеся в наиболее увлажненных участках степных склонов и по опушкам лесов. В биотопы с более или менее разреженной кустарниковой растительностью проникает ряд хортобионтов, характерных для луговых степей, но черты своеобразия данных сообществ определяются в основном видами, экологически связанными со степными кустарниками. Типичны для кустарниковых степей *Pachybrachis tessellatus* (в основном на *Rhamnus cathartica* L.), *Temnocerus subglaber*, *Neocoenorrhinus aeneovirens* (на *Spiraea* sp.), *Neocoenorrhinidius pauxillus* (на *Cerasus fruticosa* Pall.), *Anthonomus rufus* и *Rhamphus oxyacanthae* (на *Amygdalus nana* L.), *Kytorhinus quadriplagiatus*, *Opanthribus tessellatus* и *Tychius uralensis* [на *Caragana frutex* (L.) K. Koch], *Exapion difficile* (на *Genista tinctoria* L.), *Exapion corniculatum* и *E. elongatulum* [на *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Vorosch.) Klask.]. Из них *E. corniculatum* многочислен на ракитнике в степных ландшафтах Заволжья и очень редок в зоне смешанных лесов, а *E. elongatulum*, напротив, в степях редок и спорадичен, но является массовым видом в сосновых борах и на остепненных склонах в лесных ландшафтах вплоть до зоны средней тайги (Дедюхин, 2012a). Как на ракитнике, так и на дроке может развиваться *Pachytychius sparsutus*. По-видимому, на кустарниковых бобовых трибы Genisteeae питается *Cryptocephalus quatuordecimmaculatus*. Дважды в кустарниковых степях отмечена и гороховая зерновка (*Bruchus pisorum*). По Исаеву (2007), этот вид в естественных условиях лесостепи связан с ракитником (что требует подтверждения). Кроме того, для кустарниковых степей характерны некоторые узкие полифаги: *Cryptocephalus laevicollis*, *C. schaefferi*, *C. elongatus*, *Otiorhynchus conspersus*, *O. concinnus*.

В отличие от других степных группировок здесь встречаются и преимущественно лесные формы. Например, ряд видов, живущих в лесах на черемухе и рябине [*Gonioctena quinquepunctata* (F.), *Tatianaerhynchites aequatus* (L.), *Epirhynchites auratus* (Scop.), *Magdalis ruficornis* (L.), *Anthonomus humeralis* (Pz.)], в степных биотопах развивается на миндале и/или вишне. На рябичке (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) в кустарниковых степях нередко встречается *Lilioceris lili* (Scop.) (в лесных ландшафтах этот вид живет на *Lilium martagon* L., в населенных пунктах местами повреждает культивируе-

мые лилии и рябчики). В локальном понижении, окруженном кустарниково-степью, впервые в Заволжье обнаружен *Thamnurgus petzi* (серия экземпляров этого травяного короеда собрана с *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC.).

Как уже отмечалось, значительное число жуков-фитофагов связано с открытыми рудеральными биотопами. Большинство из них не характерно для сформированной степной растительности. Однако лишь 16 из 249 видов, зарегистрированных в данных типах местообитаний, известно в регионе исключительно из антропогенных биотопов (табл. 3). Остальные встречаются также на естественных обнажениях с редкотравными растительными группировками (каменистые и известняково-глинистые склоны, сурчины и т. д.), являющимися их природными резерватами. Это говорит о том, что рудеральный комплекс фитофагов региона в своей основе сформировался как составная часть пионерных стадий сукцессий степных экосистем. Многие из данных видов трофически связаны с крупностебельными сложноцветными трибы Cardueae или маревыми. В настоящее время в результате антропогенной аридизации ландшафтов значительная часть из них с рудеральными и сеgetальными группировками растительности распространена далеко на север (до зоны смешанных лесов или даже южной тайги) (Дедюхин, 2012a). Зональную специфику рудеральным сообществам Высокого Заволжья придает лишь небольшая группа видов, находящихся здесь на северных границах ареалов (*Malvapion malvae*, *Ceratopion basicorne*, *Lixus incanescens*, *L. cardui*, *L. fasciculatus*, *Ceutorhynchus turbatus* и некоторые другие.).

Распространение другой группы видов, свойственной степным ландшафтам, но не характерной для типичных степных биоценозов, ограничено остепненными пойменными лугами и берегами степных водоемов: *Oberea euphorbiae* (Germ.) (на *Euphorbia palustris* L.), *Podagrica menestriesii* (Fald.) (на *Althaea officinalis* L.), *Protapion ononidis* (Gyll.) (на *Ononis arvensis* L.), *Dieckmanniellus gracilis* (Redt.) (на *Lythrum* sp.), *Sphenophorus striatopunctatus* (Gz.) (на околородных злаках), *Cyphocleonus adumbratus* (Geb.) (на *Artemisia abrotanum* L.), *Lixus myagri* Ol. (на *Rorippa* spp. и *Barbarea* spp.), *Mononychus punctumalbum* (Hbst.) (на *Iris sibirica* L. и *I. pseudacorus* L.). Большинство других видов, встречающихся на пойменных лугах, населяет и луговые степи.

Таким образом, наблюдается довольно четкая дифференциация населения жуков-фитофагов по основным вариантам степных и остепненных экосистем региона. При этом только около 190 видов (35 % от фауны степей) не проявляет более или менее узкой биотопической специализации. Но даже степные эврибионты часто характерны не для всего спектра степных биоценозов, предпочитая либо различные группировки ксерофитного ряда (как естественные, так и рудерально-сеgetальные), либо, напротив, мезофитные формации: разнотравные и кустарниковые степи, а также остепненные луга и опушки лесов.

Помимо общей характеристики степной фауны региона представляется важным рассмотрение разнообразия жуков-фитофагов в отдельных степных урочищах. Число населяющих их видов существенно варьирует, но анализ наиболее полно исследованных парциальных фаун показывает, что они могут быть очень богатыми (табл. 4).

Например, на ПП «Салиховская гора» за 5 экспедиций, охвативших разные части вегетационного сезона, на склоне горы и прилегающих к нему плакорных степных участках удалось выявить 283 вида жуков-фитофагов<sup>1</sup> (в том числе в большое число редких и реликтовых форм), что составляет

<sup>1</sup> Еще 67 видов отмечено в прилегающих к склону опушечных, прибрежных, сеgetальных и рудеральных биоценозах. Часть из них может быть встречена в дальнейшем и на степных участках Салиховской горы.

Таблица 4

Видовое разнообразие жуков-фитофагов в степных резерватах лесостепной зоны Высокого Заволжья

Параметр	Урочище			
	Склон близ с. Борок	Склоны Коржинского	Карабашская гора	Салиховская гора
Всего видов	241	244	256	283
Число видов степного комплекса	81	106	140	159
Доля степных элементов, %	33.6	43.4	54.7	56

53.5 % от всего известного разнообразия данных групп жуков в степях Высокого Заволжья. Это урочище, расположенное в центральной части лесостепи, характеризуется чрезвычайно высоким флористическим разнообразием и наличием всех естественных вариантов степей региона. Показательно, что отмеченное на степных участках Салиховской горы видовое богатство надсем. Curculionoidea (171 вид) даже несколько выше, чем в степном урочище в равнинной части Северного Кавказа, где при проведении специальных исследований удалось зарегистрировать 152 вида долгоносикообразных жуков (Коротяев, 2000).

Число видов растительноядных жуков на степных участках ПП «Карабашская гора», расположенного в 60 км севернее, оказалось несколько меньшим (256; из них 150 видов Curculionoidea), но и на них обитает чуть менее половины (46.5 %) от общего состава фауны степей региона. Здесь также зарегистрирован целый ряд редких (в том числе и реликтовых) видов жуков-фитофагов, в том числе *Coptocephala chalybaea chalybaea*, *Tychius karkaralensis*, *Gymnetron sauromatum*, *Ceutorhynchus viator*, *Bagous aliciae*.

Следует подчеркнуть, что хотя в обоих урочищах выявлено не все видовое богатство жуков-фитофагов (но не менее 85—90 % видов), даже число зарегистрированных форм почти на треть превышает флористическое богатство урочищ. По нашему мнению, это обусловлено как очень широким кругом кормовых растений представителей Chrysomeloidea и Curculionoidea (при лишь частичном перекрывании кормовых спектров двух надсемейств), так и формированием многовидовых группировок фитофагов на заселяемых видах растений (за счет локальной, биотопической и временной дифференциации консорциев) с участием видов с разной степенью трофической специализации (от монофагии до полифагии) при преобладании олигофагов.

Чрезвычайно высоко 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 не более 1 : 2 (Коротяев, 2000, 2012; Konstantinov et al., 2009). Эти факты показывают, что видовое богатство растительноядных жуков на степных участках лесостепи по крайней мере не ниже, а доля видов растений, заселяемых жуками-фитофагами, возможно, даже выше, чем в сообществах степной зоны.

Очень высокий уровень видового богатства степных сообществ жуков-фитофагов в южной лесостепи наблюдается и в соседних природных регионах (на Приволжской возвышенности и в Предуралье). Например, на 3 известняковых рифовых останцах (шиханах), расположенных в окрестностях г. Стерлитамак в лесостепи Южного Предуралья (вблизи его границы с Высоким Заволжьем), за 6 экспедиций на степных участках отмечено 303 вида жуков-фитофагов (из них 161 вид степного комплекса). Только на

склонах и у подножия шихана Тратау обнаружено 280 видов (115 видов Chrysomeloidea и 165 видов Curculionoidea), из них 148 степных и лесостепных форм (53 %).

Степные группировки жуков из разных урочищ часто существенно различаются, что связано как с широтным расположением урочищ (в южной или северной лесостепи), так и с их индивидуальными орографическими, петрографическими и флористическими особенностями. При этом проявляется тенденция к снижению с продвижением к северу видового разнообразия и особенно специфичности фаун степных резерватов. Так, на «Склонах Коржинского», где развиты самые северные участки типичной степной растительности (в том числе и петрофильной), зарегистрировано 244 вида жуков-фитофагов (на 39 видов меньше, чем в степях Салиховской горы). Из них к настоящим степным формам можно отнести 106 видов (на Салиховской горе таковых 159, на Карабашской горе — 140). Сходным уровнем разнообразия (241 вид) характеризуются сообщества жуков-фитофагов остепненного склона в нижнем течении р. Зай (с. Борок), расположенного вблизи северной границы лесостепи, однако здесь зарегистрирован лишь 81 вид степной группы.

Таким образом, если в степных урочищах южной и центральной лесостепи доля видов скифского (степного в широком понимании) комплекса составляет около 55 %, то севернее она снижается более чем на 20 % (табл. 4). Из этого можно заключить, что обеднение видового состава жуков-фитофагов в степных сообществах на севере лесостепной зоны происходит в первую очередь за счет выпадения значительной части скифских фаунистических элементов.

Рассмотренные примеры позволяют говорить об очень высоком разнообразии растительоядных жуков по крайней мере в некоторых степных резерватах в лесостепной зоне востока европейской части России. Следует особо подчеркнуть, что помимо большого числа лугоостепных видов, приуроченных в основном к разнотравным степям и отражающих современные зональные условия, в изученных сообществах отмечена высокая концентрация видов, представленных здесь локальными и, по-видимому, реликтовыми популяциями.

В целом материалы, представленные в данной статье, подтверждают взгляды многих исследователей о значении лесостепной зоны (особенно ее возвышенных территорий) как одного из важнейших центров биоразнообразия на Восточноевропейской равнине и резервата реликтов разного происхождения.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко благодарен А. О. Беньковскому (Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва) и Б. А. Коротяеву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за помощь в определении видов жуков.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Оренбургской области. 1993 М.: Федеральная служба геодезии и картографии России. 40 с.
- Беньковский А. О. 2011. Жуки-листоеды европейской части России (по материалам докторской диссертации). М.: Lambert Academic Publishing. 535 с.
- Государственный реестр особо охраняемых природных территорий в Республике Татарстан. 2007 / Под редакцией И. А. Щеповских. Казань: «Идел-Пресс». 408 с.
- Дедюхин С. В. 2011а. Материалы по интересным находкам жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea) на востоке Русской равнины. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2: 90—104.

- Дедюхин С. В. 2011б. Особенности фауны жуков-фитофагов (Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) северной части островной Кунгурской лесостепи. Бюллетень МОИП. 2: 20—28.
- Дедюхин С. В. 2012а. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология. Ижевск: Издательство «Удмуртский университет». 340 с.
- Дедюхин С. В. 2012б. Эколого-географические рубежи как пределы распространения насекомых в Вятско-Камском междуречье (на примере жуков-фитофагов: Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea). В кн.: Проблемы прикладной и региональной географии. Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Ижевск: Издательство «Удмуртский университет». 224—230.
- Дедюхин С. В. 2013. Особенности комплексов жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) каменистых склонов лесостепи Заволжья и Предуралья. В кн.: Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика охраны. Сборник статей международной научной конференции. Пенза: Издательство ПГУ. 289—291.
- Дедюхин С. В. 2014а. Новые данные по фауне и экологии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского региона и Среднего Предуралья. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 1: 73—84.
- Дедюхин С. В. 2014б. К фауне и экологии жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) Заволжья и Предуралья. Энтомологическое обозрение. 93 (3): 568—593.
- Исаев А. Ю. 1994а. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera: Apionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) центральной части Среднего Поволжья. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 35 с.
- Исаев А. Ю. 1994б. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera: Apionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) Ульяновской области. Ульяновск. 77 с.
- Исаев А. Ю. 1996. Обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera: Apionidae, Curculionidae) Жигулевского заповедника. Самарская Лука. Бюллетень. Самара. 5: 153—179.
- Исаев А. Ю. 2000. Дополнительные данные по фауне жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea: Apionidae, Dryophthoridae, Curculionidae) Ульяновской области. В кн.: Насекомые и паукообразные Ульяновской области. Ульяновск. 9: 65—82.
- Исаев А. Ю. 2005. Обзор фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Ульяновской области. Самарская Лука. Бюллетень. Самара. 16: 33—77.
- Исаев А. Ю. 2007. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ч. 3. Polyphaga-Phytophaga. Ульяновск: «Вектор-С». 256 с.
- Исаев А. Ю., Егоров Л. В., Егоров К. А. 2004. Жесткокрылые Лесостепи Среднего Поволжья. Каталог. Ульяновск: Издательство УлГУ. 72 с.
- Исаев А. Ю., Зотов А. А. 2003. Находка в Ульяновской области *Adosomus roridus* Pall. (Coleoptera, Curculionidae) и дополнительные данные по фауне и экологии долгоносиков-клеонин юго-востока лесостепи Среднего Поволжья. В кн.: Природа Симбирского Поволжья. 4: 72—89.
- Камелин Р. В. 1998. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Издательство Алтайского государственного университета. 239 с.
- Карандеева М. В. 1957. Геоморфология европейской части СССР. М.: Издательство Московского университета. 313 с.
- Коротяев Б. А. 2000. О необычно высоком разнообразии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) в степных сообществах Северного Кавказа. Зоологический журнал. 79 (2): 242—246.
- Коротяев Б. А. 2012. Жуки-долгоносики подсемейства Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран: систематика, морфология, образ жизни, распространение: Диссертация в виде научного доклада ... доктора биологических наук. СПб. 47 с.
- Немков В. А. 2011. Энтомофауна степного Приуралья (история формирования и изучения, состав, изменения, охрана). М.: Издательский дом «Университетская книга». 316 с.



- Ступишин А. В. 1964. Физико-географическое районирование Среднего Поволжья. Казань: Издательство Казанского университета. 197 с.
- Шаповалов А. М. 2012. Жуки-усачи Оренбургской области: фауна, распространение, биология. Труды Оренбургского отделения РЭО. Оренбург. 3. 1—221.
- Konstantinov A. S., Korotyaev B. A., Volkovitch M. G. 2009. Insect biodiversity in the Palearctic Region In: R. Footit, P. Adler (eds). Insect Biodiversity: Science and Society. 1st edition. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing. 107—162.
- Yunakov N. N., Dedyukhin S. V., Filimonov R. V. 2012. Towards the survey of Entiminae weevils (Coleoptera, Curculionidae) of Russia: species occurring in the Volga and Ural regions. Russian Entomological Journal. 21 (1): 57—72.

DIVERSITY OF HERBIVOROUS BEETLES  
(COLEOPTERA: CHRYSOMELOIDEA, CURCULIONOIDEA)  
IN STEPPE COMMUNITIES IN THE FOREST-STEPPE  
OF THE HIGH TRANS-VOLGA REGION

S. V. Dedyukhin

*Key words:* phytophagous beetles, Chrysomeloidea, Curculionoidea, High Trans-Volga Region, forest-steppe, steppe communities, diversity.

SUMMARY

551 species from 10 families of the phytophagous beetle superfamilies Chrysomeloidea and Curculionoidea are recorded for the steppe communities of the forest-steppe zone of the High Trans-Volga Region. 62 % of the species belong to the steppe landscape-geographical complex. The vast majority of the species belong to the three families Curculionidae (254 species; 46 %), Chrysomelidae (186 species; 34 %) and Apionidae (51 species; 9 %). Zoogeographical analysis of the regional steppe fauna has shown its complex nature combining the Western Scythian and Sarmatian faunal elements, as well as relict species of the Angarian origin and some eastern European forms.

The maximum diversity of the phytophagous beetles is observed in the zonal communities of the meadow steppes (299 species; 54 %). The petrophilic-steppe complexes are most specific, possessing also the greatest number of relict forms. Xerophilic Kazakhstan-Turanian species are concentrated mostly in the communities of the saline steppes of the southernmost forest-steppe. The species diversity is high (249 species) also in the open ruderal communities, dominated by species characteristic of the pioneer stages of the steppe successions.

Some steppe reservations include over 50 % of the entire phytophagous beetles' fauna in the steppes of the forest-steppe Trans-Volga Region. The species diversity in the steppe localities decreases northward in the forest-steppe with successive decrease of the number and proportion of the Scythian species (from 55 % in the middle of the forest-steppe to 36 % near its northern boundary). The special diversity of the partial steppe faunas of the forest-steppe is at least not less than in analogous areas of the steppe zone. The proportion of the number of phytophagous beetles to the number of plant species is very high, reaching, in the Curculionoidea, about 3 : 4 in the model steppe localities of the forest-steppe Trans-Volga Region (not above 1 : 2 in the zonal steppe communities of the steppe zone, according to published data).

The data obtained confirm the importance of the forest-steppe zone as a centre of the biodiversity in the East European Plain and as a reservation of relicts of different origin.