

ЗООЛОГИЯ

УДК 595.768 (470.4/5)

С. В. Дедюхин

Удмуртский государственный университет, Ижевск, Россия

РЕЛИКТОВЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ФАУНЫ ЖУКОВ-ФИТОФАГОВ (COLEOPTERA: CHRYSOMELOIDEA, CURCULIONOIDEA) ВОСТОКА РУССКОЙ РАВНИНЫ И ИХ ПРИРОДНЫЕ РЕЗЕРВАТЫ

Впервые на востоке Русской равнины проведен дифференцированный анализ реликтовых элементов фауны жуков-фитофагов из надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea (223 вида; около 18% фауны). В зависимости от происхождения они делятся на 3 комплекса: североазиатский (45 видов), древнесредиземноморский (74 вида) и западнопалеарктический (104 вида). В каждом выделено несколько ландшафтно-исторических групп. Самыми древними и истинно реликтовыми на данной территории являются виды сибирского происхождения (восточностепные, тундростепные, некоторые арктобореальные, а также палеоэндемики). Все они исторически связаны с перигляциальными условиями ледниковых периодов плейстоцена. Наибольшая концентрация реликтов наблюдается в петрофитно-степных сообществах на останцовых формах рельефа в пределах возвышенностей юга лесостепной зоны. Важнейшая особенность этих комплексов – синтопия сибирско-монгольских, казахстанских, туранских и паннонско-причерноморских видов. В северной части бореального экотона высокая насыщенность реликтовыми формами отмечена в Кунгурской островной лесостепи.

Ключевые слова: жуки-фитофаги; Chrysomeloidea; Curculionoidea; восток Русской равнины; реликтовые элементы фауны; природные резерваты.

S. V. Dedyukhin

Udmurt State University, Izhevsk, Russian Federation

RELICT ELEMENTS FAUNA OF THE PHYTOPHAGOUS BEETLES (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE, CURCULIONOIDEA) OF THE EAST OF THE RUSSIAN PLAIN AND THEIR NATURAL REFUGES

For the first time in the East of the Russian plain differential analysis of relict elements of the fauna of phytophagous beetles from superfamilies Chrysomeloidea and Curculionoidea (223 species; about 18% of the fauna) was conducted. Relict elements depending on the origin of the three complexes are separated: North Asian (45 species), Ancient Mediterranean (74 species) and Western Palearctic (104 species). In each of these identified several landscape-historical groups. The most ancient and true relict in the territory are species of Siberian origin (Eastern steppen, tundra-steppen, some arctic-boreal, as well as paleoendemics). The largest concentration of relicts is observed in the stony-steppe communities on the remnant forms of relief within the uplands of the south of the forest-steppe zone. The most important feature of these complexes – syntopy Siberial-Mongolian, Kazakhstani, Turanian and Pannonian-Pontian species. In the northern part of the boreal ecotone high saturation relict forms noted in Kungurskaya insular forest-steppe.

Key words: phytophagous beetles; Chrysomeloidea; Curculionoidea; East of the Russian plain; relict elements of fauna; natural refuges.

«Реликт» – одно из центральных и в то же время самых сложных и многосторонних понятий исторической биогеографии. Несмотря на отсутствие однозначного толкования этого термина, общим является расценивание реликтов как остаточных,

некогда более широко распространенных природных компонентов. А.В. Присный [2003] предлагает четко терминологически разделять «реликтовые таксоны» (как филогенетические реликты, реликты), «реликтовые элементы фауны» (виды, не при-

надлежащие к современному зональному типу фауны, распространение которых в определенном регионе связано с неполным вытеснением современными зональными и интразональными группировками) и «реликтовые группировки» (сообщества, сохраняющие признаки, характерные для них в прошлые геологические эпохи). Поэтому термин «реликтовый элемент фауны» имеет конкретное пространственно-временное содержание: «здесь и сейчас» [Присный, 2003].

Кроме того, в географии говорят о реликтовых элементах рельефа [Дедков и др., 1974; Мильков, 1986; Бутаков, 1986]. Последние, как правило, и выступают как основные места консервации реликтовых элементов флоры [Мильков, 1953; Горчаковский, 1963; Шадрин, 1999] и фауны [Присный, 2003; Исаев, 1994а; Дедюхин, 2013], где часто представлены целые сообщества, в большой степени сохранившие древние черты. Изучение реликтов на региональном уровне предполагает: (1) выделение группы реликтовых элементов фауны и их дифференциацию по центрам происхождения и времени последнего вхождения на изучаемую территорию; (2) установление мест их сохранения и концентрации (региональных рефугиумов).

В связи с цикличностью динамики зонально-ландшафтной среды на Русской равнине в течение плиоцена–голоцена (неоднократная смена лесных, степных, лесостепных, а также перигляциальных типов ландшафтов), как следствия значительных похолоданий и потеплений, сопровождавшихся аридизацией либо, напротив, гумидизацией климата [Мильков, 1986; Гричук, 1989], виды из разных фаунистических комплексов могли неоднократно входить в анализируемую фауну и исчезать из нее. Поэтому установление исторического возраста того или иного реликтового элемента фауны с учетом неполноты или отсутствия палеоэнтомологических данных – наиболее трудно решаемая задача.

Проблема реликтовых форм насекомых хорошо рассмотрена в лесостепи Среднерусской возвышенности, начиная с классической работы К.В. Арнольди [1965]. Комплексный и дифференцированный анализ реликтовых группировок членистоногих в пределах юга данного региона проведен А.В. Присным [2003]. На востоке Русской равнины изученность данного вопроса существенно ниже. Традиционно основное внимание уделялось реликтам Жигулей [Дмитриев, 1935; Исаев, 1996; Павлов, 1997]. Попытка установления группы региональных реликтов в фауне долгоносиков и их резерватов в центральной части Среднего Поволжья (на территории Ульяновской и Самарской областей) проведена А.Ю. Исаевым [1994б, 1997, 1998]. При этом до наших исследований практически не изученными оставались реликтовые комплексы растительноядных жуков в лесостепи Высокого Заволжья и Предуралья. Обзору эндемичных и реликтовых элементов фауны листоедов (в основном подсемейства *Chrysomelinae*) Урала посвящены

публикации Ю.Г. Михайлова [1997, 2006, 2008, 2009], но они охватывают в основном горную часть, хотя некоторые из рассматриваемых в этих работах видов известны и на территории наших исследований.

Ранее в серии работ автора освещены материалы по фауне жуков-фитофагов востока Русской равнины, в том числе по многим редким и реликтовым видам листоедов и долгоносиков [Дедюхин, 2010а, 2010б, 2011а, 2011б, 2012а, 2012б, 2013, 2014а, 2014 б, 2015а, 2015б, 2016; Дедюхин и др., 2015]. Однако обобщенный анализ реликтовых группировок жуков-фитофагов в пределах всей территории исследований проводится впервые.

Материал и методы

Под востоком Русской равнины (далее ВРР) мы понимаем обширную территорию, расположенную в пределах 53°–60° с. ш., 48°–57° в. д., включающую лесостепь Приволжской возвышенности, Низменного и Высокого Заволжья, Вятско-Камский регион, Среднее и отчасти Южное (лесостепное) Предуралье. В широтном плане сюда входит региональный отрезок бореального экотона от юга средней тайги до южной лесостепи включительно. К особенностям данной территории, не покрывавшейся в течение плейстоцена оледенениями (за исключением самого севера) и представляющей в основном зрелую денудационную равнину, относится широкое распространение древних форм рельефа (глубоко врезанные и развитые долины рек, высокие склоны преимущественно южной экспозиции, останцы на возвышенных водоразделах, массивы песчаных материковых дюн) [Дедков и др., 1974; Бутаков, 1986], которые могут выступать местными рефугиумами для реликтовых видов и сообществ.

В основу статьи положен оригинальный материал по фауне и экологии растительноядных жуков из 2 крупнейших надсемейств (*Chrysomeloidea* и *Curculionoidea*) (исключая ксилофильные формы), полученный в ходе многолетних исследований (1990–2015 гг.) в разных природных регионах востока Русской равнины: Вятско-Камском междуречье, Кунгурской островной лесостепи, Низменном Заволжье, Бугульминско-Белебеевской Жигулевской и Приволжской возвышенностях, в Лесостепном Предуралье. Особое внимание уделялось изучению жесткокрылых в реликтовых резерватах, в частности, в склоновых урочищах и на останцах. Кроме того, использованы материалы других авторов по фауне и ландшафтному распределению этих групп жуков на ВРР [Исаев, 1994а, 1994б, 1996, 1997, 1998, 2000, 2005, 2007; Егоров, 2002; Кадастр..., 2007 и др.].

Реликтовый статус видов определялся в результате многостороннего анализа их систематических, хорологических и экологических особенностей с учетом литературных данных по исторической динамике климата, ландшафтов и биоты в течение третичного и четвертичного периодов на территории Евразии (и

ВРР в частности). В качестве критериев реликтовости растительноядных насекомых (как элементов фауны) приняты следующие:

1) *ареалогический*. Реликтовый (дизъюнктивный или палеоэндемичный) тип ареала вида и оторванность (изолированность) регионального фрагмента от основной его части. Фрагментация ареала нередко сопровождается сложной внутривидовой структурой (аллопатрические формы: подвиды, географические расы) либо присутствием викарных видов в других зоогеографических выделах;

2) *ландшафтно-биотопический*. Локальный (мозаичный) характер региональных популяций и, как правило, тесная связь их с экстразональными (реже интразональными) местообитаниями и реликтовыми растительными сообществами, при отсутствии в зональных экосистемах;

3) *количественный*. Редкость и нерегулярность (спорадичность) встречаемости вида даже в населенных типах сообществ и на своих кормовых растениях, хотя некоторые реликтовые виды могут быть обычны в занимаемых биотопах;

4) *трофический*. Узкие пищевые связи с реликтовыми в регионе видами растений. Наличие узкоспециализированного вида фитофага (или тем более многовидовой специфической консорции) в реликтовой ценопопуляции растений является важным показателем его реликтового происхождения. Однако механически переносить данные о сохранении в рефугиумах растений на их специфические консорции не следует, так как популяции монофагов и узких олигофагов, как правило, исчезают раньше своих кормовых растений, в результате на границах и в островных участках ареалов растений консорции, как правило, существенно обеднены [Емельянов, 1964, 1972]. Поэтому возраст непрерывного существования в конкретном местообитании реликтового растения и его фитофагов может быть разным.

В качестве основного (но не самодостаточного) критерия традиционно принимают наличие достоверных дизъюнкций ареалов [Исаев, 1997, 1998; Присный, 2003; Полтавский, Антохин, 2012]. Особенно показательны в этом отношении формы, имеющие обширные долготные разрывы, что связано с отсутствием на равнинах Евразии в настоящее время близких аналогов природных зон, в которых они получали широкое распространение по континенту в предыдущие геологические периоды. Таких реликтов мы предлагаем называть «палеозональными». Значительно чаще наблюдаются широтные дизъюнкции как следствие зональных сдвигов широтной направленности в предыдущие эпохи. Формы, оторванные от расположенного южнее (или, наоборот, севернее) основного ареала, мы условно обозначаем как «зональные реликты».

Чертами реликтовости обладают и некоторые виды, не имеющие выраженных отрывов от основных ареалов, но представленные на границе распространения локальными популяциями. Часто такие виды в качестве реликтовых можно обоснованно рассматри-

вать лишь на части территории региона. При этом различать проявление «правила предварения» от истинно реликтовых популяций часто проблематично. С другой стороны, дополнительные критерии (в первую очередь, ландшафтно-биотопический и трофический), как правило, позволяют обоснованно отсеивать случаи современного естественного расширения ареалов видов, а также антропогенно обусловленной их инвазии.

В флористических работах довольно широко используется дифференцированный подход к выделению групп реликтов [Гроссгейм, 1939; Эбель, 2011; Намзалов, 2012]. Вслед за А.А. Гроссгеймом [1939], мы разделяем их на три группы в зависимости от степени реликтовости. *Деграданты* – палеоэндемики, а также «палеозональные» реликты с обширными меридиональными дизъюнкциями, в регионе встречающиеся в единичных реликтовых локалитетах и проявляющие устойчивые тенденции к сокращению распространения; *эуреликты* – также характеризуются значительными разрывами ареалов (меридиональными или широтными) от областей их широкого распространения, но представлены в регионе рядом стабильно существующих локальных популяций; *реликты-адаптанты* – не имеют резких отрывов от основных ареалов и/или регулярно встречаются в локальных местообитаниях (сюда же относим лесостепных неоэндемиков). Все деграданты, а также некоторые эуреликты, требуют охраны на региональном уровне (в первую очередь, их местообитаний). Напротив, ряд видов адаптантов могут положительно реагировать на умеренные антропогенные изменения биоценозов (особенно зональных). В отношении растений это объясняется ослаблением конкуренции и эдификаторной роли прогрессирующих видов [Дидух, 1988: цит. по Эбель, 2011].

Под возрастом реликта (как реликтового элемента фауны) в статье принимается вероятный период непрерывного существования вида на данной территории (хотя бы в местных рефугиумах).

Результаты и их обсуждение

Реликтовые элементы фауны растительноядных жуков ВРР. Анализ региональной фауны жуков-фитофагов с применением описанных выше критериев позволил установить, что на ВРР реликтовые черты имеют, по крайней мере, 223 вида растительноядных жуков (около 18% региональной фауны)¹. Из них критериям реликтовости наиболее

¹ Всего в фауне ВРР известен 1251 вид жуков-фитофагов из изучаемых групп [Дедюхин, 2016]. В связи с объективным отсутствием четкой границы между проявлением правила предварения и реликтовостью (в отношении элементов фауны), а также неполнотой хорологических и экологических сведений по некоторым видам, реликтовый статус для ряда форм установлен предположительно.

полно удовлетворяют 105 видов (21 относится к деградантам и 84 – к эуреликтам). Остальные в той или иной степени соответствуют адаптантам. Еще у 98 видов обоснованно считать реликтовыми только некоторые региональные популяции, расположенные за пределами основных ареалов (для степных и неморальных форм – в подтайге и южной тайге, для арктобореальных и таежных – в лесостепи).

На формирование фауны Русской равнины оказали влияние 3 важнейших фауногенетических надцентра: восточный (ангаро-берингийский), южный (древнесредиземноморский) и западный (евро-средиземноморский), что служит основанием нам условно разделить всех реликтов на соответствующие комплексы, в каждом выделив несколько групп. Представленная ниже характеристика реликтовых групп дается с учетом форм, которые могут считаться реликтовыми для фауны ВРР в целом (223 вида). В названиях реликтовых группировок отмечены предполагаемые области происхождения видов и их исторические ландшафтные связи. При этом мы намеренно не указываем геохронологическую составляющую, а возможный их региональный возраст обсуждаем отдельно.

1. Комплекс реликтов североазиатского генезиса (45 видов). Включает фракцию реликтовых элементов ангарской и берингийской природы.

а. Южносибирские и трансзиатские борельные (9 видов): *Brachyta variabilis* (Gebler, 1817), *Syneta betulae* (Fabricius, 1792), *Gonioctena sibirica* (Weise, 1893), *Euryommatus mariae* Roger, 1857, *Ceutorhynchus robustus* Korotyaev, 1980, *Ranunculiphilus inclemens* (Faust, 1888), *Sirocalodes marshakovi* Korotyaev, 1980, *Miarus atricolor* Morimoto, 1983, *Phyllobius ?fessus* Boheman, 1842. Виды этой группы сформировались в горных условиях Южной и Восточной Сибири. У многих из них наблюдаются дизъюнкции ареалов в пределах Западно-Сибирской равнины. При этом большинство отсутствует в Центральной Европе. На ВРР они связаны с чернево-таежными формациями, участками липово-пихтово-еловых лесов, а также высокотравьем в пределах лесных ландшафтов.

Возможно, широкое распространение в Евразии этих форм произошло еще в плиocene, однако рассматривать их в качестве первичных третичных реликтов на данной территории проблематично. Наиболее вероятным временем последнего вхождения таких форм на Урал и ВРР является микulinское (казанцевское для Сибири) межледниковье или средневалдайский межстадиал (каргинское межледниковье Сибири), когда восстанавливались лесные (в том числе и неморальные) связи с Алтаем [Dubatolov, Kosterin, 2000; Эбель, 2011]. При этом в криоксерические периоды позднего плейстоцена они, скорее всего, могли сохраняться

только на Среднем и Южном Урале, а некоторые, возможно, также на Самарской Луке (*Ceutorhynchus robustus*) и в Бузулукском бору (*Sirocalodes marshakovi*)², где встречаются и сейчас.

Одними из наиболее ярких показателей древних связей лесной биоты востока Европы с горными системами Южной Сибири выступают *Gonioctena sibirica* и *Ranunculiphilus inclemens*. Первый – приурало-южносибирско-дальневосточный горно-таежный вид, очень спорадично встречающийся на черемухе под пологом таежных лесов. Второй имеет приурало-среднеазиатско-южносибирский ареал и на ВРР известен по единичной находке в южной тайге. Причем в Европе его аллопатрическая форма, описанная как *R. pseudoinclemens* Dieck., обитает в лесном и субальпийском поясе Карпат [Colonnelli, Knutelski, 2005].

б. Голарктические и евразийские арктобореальные интразональные (10 видов): *Plateumaris weisei* (Duvivier, 1885), *Chrysomela lapponica* Linnaeus, 1758, *Phyllotreta zimmermanni* Crotch, 1873, *Aphthona erichsoni* (Zetterstedt, 1838), *Chaetocnema sahlbergii* (Gyllenhal, 1827), *Lepyrus volgensis* Faust, 1882, *Ceutorhynchus querceti* (Gyllenhal, 1813), *Dorytomus amplipennis* Tournier, 1874, *Otiorynchus politus* Gyllenhal, 1834, *O. nodosus* (Müller, 1764). Эти формы, в основном, берингийского генезиса, – типичные представители приледниковой фауны, обитавшие в тундроподобных сообществах, вероятно, являющиеся реликтами позднего плейстоцена (несомненно, многие из них были здесь и в криогумидные фазы стадиялов среднего и, возможно, раннего плейстоцена). В настоящее время виды этой группы на ВРР связаны с околородными, болотными и прибрежными местообитаниями. В качестве наиболее показательных примеров подробнее остановимся на трех.

Dorytomus amplipennis – трансзиатский арктобореомонтанный вид. Распространен от Полярного Урала до о. Врангеля, Чукотки и Приморья, собран на Памире на высоте 3000 м [Хрулева, Коротяев, 1999]. В Северной Америке обитает викарный вид *Dorytomus rufulus* (Mannerheim, 1853), подвидом которого нередко считается *D. amplipennis* [Catalogue..., 2013]. На ВРР известна только одна популяция по берегам р. Кильмези [Дедюхин, 2011a], в пределах эловых песчаных массивов плейстоценового возраста.

Ceutorhynchus querceti – циркумаркто-бореомонтанный вид. Один из немногих скрытохоботников, характерных для зональных тундр [Коротя-

² Данные о находке *Sirocalodes marshakovi* в Бузулукском бору предоставлены Р. В. Филимоновым (жуки определены Б.А. Коротяевым).

ев, 2008]. Почти по всему ареалу – монофаг на жерушнике болотном (*Rorippa palustris*). На ВРР обитает на влажных, обычно тенистых участках берегов рек. Ни разу нами не собирався на кормовом растении в рудеральных местообитаниях.

Otiorynchus politus – евразийский бореомонтанный вид. Основной ареал охватывает Сибирь и северо-восток европейской части России. Островные участки ареала – в горах Средней Азии и в Центральной Европе. Обычный компонент позднплейстоценового энтомокомплекса в отложениях Западной Сибири и Южного Урала [Zinovyev, 2008; Legalov et al., 2015]. На ВРР имеет спорадичный характер распространения в долинах крупных рек, концентрируясь в редкотравных ассоциациях прирусловых валов. Самая южная популяция отмечена на Самарской Луке [Исаев, 1996].

в. Голарктические и евразийские арктогорностепные (3 вида): *Kytorhinus pectinicornis* Melichar, 1912, *Hypera ornata* (Carpionont, 1868), *Tychius tectus* LeConte, 1876. Все они имеют дизъюнктивные аркто-бореомонтанные ареалы и наиболее характерны для горностепных районов Восточной Сибири и Северной Монголии. Островные участки ареала *Kytorhinus pectinicornis* известны на Аляске, в высокогорьях Альп и на Кавказе³ [Легалов, 2012]. При этом в Арктике эти виды отсутствуют в типичных зональных сообществах, встречаясь только в горных тундрах и на щебнистых склонах [Коротяев, 1990; Хрулёва, Коротяев, 1999]. На равнинах Евразии они получали широкое распространение с ландшафтами холодной плейстоценовой лесостепи (по-видимому, сочетавшейся с тундроподобными сообществами), доказательством чего является обнаружение *Hypera ornata* и в позднплейстоценовых отложениях Западной Сибири и Южного Урала [Zinovyev, 2008; Legalov et al., 2015]. В настоящее время *K. pectinicornis* и *H. ornata* на территории наших исследований известны только в реликтовых сообществах Кунгурской островной лесостепи. Напротив, *Tychius tectus*, единственный вид долгоносиков, общий для степных сообществ Палеарктики (от Поволжья до Дальнего Востока, с разрывами) и Неарктики (от Аляски до Техаса) [Коротяев, 1990], на ВРР обитает в лесостепной зоне, где довольно регулярно встречается в основном в петрофитных степях на разных видах остролодочников (*Oxytropis* spp.).

³ Помимо Кунгурской лесостепи, где вид живет на *Hedysarum alpinum* L., нами в июле 2015 г. серия вида была собрана в Тебердинском заповеднике (Домбай, Турье озеро) в поясе криволеся на высоте 3000 м с цветущего в массе колючника кавказского (*Hedysarum caucasicum* M. Bieb.).

г. Петрофильные палеоэндемики Восточной Европы. *Chrysolina roddi* (Jacobson, 1897) и, возможно, *Ch. ?poretzkyi* (Jacobson, 1897). Оба вида имеют сибирское родство, выступая в качестве примеров наиболее древних реликтов в фауне жуков-фитофагов ВРР. *Chrysolina roddi* – петрофильный бескрылый вид горного происхождения, характеризующийся южно-сибирскими фаунистическими связями (на Алтае известны два очень близких вида), на Русской равнине встречается только на карстующихся каменисто-известняковых останцовых возвышенностях (Заповедник «Галичья гора» в Придонье Липецкой области и Жигулевские горы) [Беньковский, 2009; Дедюхин и др., 2015]. В сходных условиях он известен в некоторых местах Южного Урала [Михайлов, 1997, 2006; Беньковский, 2009, 2011]. При этом особи с Галичьей горы имеют морфологические отличия от южно-уральских и поволжских [Беньковский, 2009]. В противоположность степным формам, *Ch. roddi* локализуется на прохладных скалистых склонах, в основном северной экспозиции (то есть, вероятно, является криоксерофильным петробионтом). Эти факты служат убедительными доводами в пользу того, что широкое распространение его на равнинах Евразии было возможно только в перигляциальных условиях.

Для Жигулевских гор совместно с *Ch. roddi* приводится и *Ch. poretzkyi* (Jacobson, 1897) [Лопатин, 1979; Павлов, 2007]. Причем оба эти вида описаны по единичным экземплярам также с одного места на Южном Урале (д. Иргизлы, Буртянский р-н Башкортостана). Однако существует проблема идентификации *Ch. poretzkyi* (тип которого, вероятно, утерян). Осложняет ситуацию и то, что на Галичьей горе, где расположено самое западное из известных местонахождений *Ch. roddi*, приводится *Ch. tundralis* (Jacobson, 1910), ареал которого занимает тундровую и север таежной зоны европейской части России и Сибири, а также горы Полярного, Северного и Южного Урала [Беньковский, 2009, 2011]. Однако Ю.Е. Михайлов [2008, 2009] считает, что на Южном Урале *Ch. tundralis* отсутствует, замещаясь здесь *Ch. poretzkyi*, ареал которого рассматривается им как реликтовый предгорно-высокогорный дизъюнктивный. Последний вид им указан и для лесостепного Предуралья (Уфимское плато). При этом между высокогорной и низкогорной его формами отмечаются морфологические отличия, поэтому для точного установления видовой принадлежности формы с Самарской Луки (а также Предуралья) необходимы новые находки, в том числе в типовом местообитании *Ch. poretzkyi*. Косвенным доводом того, что в Иргизлах, на Самарской Луке и, возможно, на Галичьей горе совместно с *Ch. roddi* может обитать один и тот же вид, служит сходство этих мест

в ландшафтном отношении (каменистые известняковые склоны).

д. Восточносибирские и южносибирско-казахстанские степные (восточнокифские) (20 видов): *Chrysolina ordinata* (Gebler, 1823), *Pallasiola absinthii* (Pallas, 1773), *Aphthona tolli* Ogloblin, 1926, *Trigonorrhynchus dolgovi* (Korotyaev, 1977), *Temnocerus subglaber* (Desbochers, 1897), *Pseudocleonus dauricus* Gebler, 1830, *Labiaticola sibirica* (Faust, 1890), *Ceutorhynchus potanini* Korotyaev, 1980, *C. unguicularis* Thomson, 1871, *C. tesquorum* Korotyaev, 1980, *C. kaszabi* Korotyaev, 1980, *C. weisei* Schultze, 1898, *C. kipchak* Korotyaev, 1996, *Oprohynchus jakovlevi* (Schultze, 1902), *Tychius uralensis* Pic, 1902, *T. alexii* (Korotyaev, 1991), *Parameira gebleri* Faust, 1893, *Pachypera* sp. pr. *deportata* Bohemann, 1842, *Sphaeroptochus fasciatus* (Gebler, 1830). Для лесостепи Высокого Заволжья (ст. Кинель Самарской обл.) приводится *Ceratopion secundum* (Ter-Minassian, 1972) [Коротяев, 1990].

Имея островные участки ареалов в Поволжье и на Южном Урале, они наиболее широко распространены в горных районах Северной Азии (обычно включая Алтай, Туву, Монголию, Восточную Сибирь, Западный Китай и Восточный Казахстан), где сохранились современные аналоги холодных степей плейстоцена; обычно отсутствуют на Западно-Сибирской равнине. Кроме того, *Tychius alexii* недавно был обнаружен в плейстоценовых отложениях Юго-Западной Сибири [Борисова и др., 2014].

Виды этой группы, обычно тесно связанные с петрофитными сообществами, способны выдерживать резко ксеротермный летний режим в условиях повышенной инсоляции и глубокое промерзание в зимний период в условиях малоснежья, что позволяет их расценивать как реликтов перигляциальных степей (южного зонального варианта криоксерофитной растительности ледниковых стадий плейстоцена). Этот комплекс на ВРР, вероятно, образовался в результате нескольких наслоений восточных мигрантов в течение гляциалов среднего и позднего плейстоцена, но на современном этапе достоверное четкое разделение их на геохронологические группы затруднено. Не исключено, что некоторые формы непрерывно существуют в лесостепи Восточной Европы с эоплейстоцена и даже с прастепей третичного периода.

Чрезвычайно интересен бескрылый петрофильно-степной вид *Pachypera* sp. pr. *deportata*⁴, в Ев-

⁴ *Pachypera* (= *Glanis*) sp. pr. *deportata*, вероятно, является эндемичным для Поволжья видом, как его и считал А.Ю. Исаев [1996, 2007] и даже дал название (*Glanis verae*). Однако публикация с корректным его описанием так и не вышла. В Палеарктическом каталоге [Catalogue..., 2013] для восточносибирского вида *Pachypera deportata*, скорее всего,

ропе достоверно известный только с Жигулевских гор [Исаев, 1996 и наши данные]. Род *Pachypera* Car. включает несколько викарных, ограниченно распространенных форм, а общий ареал рода охватывает степную зону (частично заходя в Средиземноморье) [Catalogue..., 2013]. Можно предполагать, что предковый вид широко распространился в Евразии еще в прастепях третичного периода; впоследствии популяции из разных участков ареала были разобщены в результате неоднократной смены ландшафтно-зональных условий. В течение плейстоцена произошло их обособление на отдельные формы⁵. Показательно, что совместно с ним на том же виде растения (*Centaurea ruthenica* Lam.) живет еще один реликтовый и нелетающий долгоносик восточного происхождения – *Pseudocleonus dauricus*, характеризующийся обширным восточноевро-трансзиатским дизъюнктивным распространением и также нередко рассматриваемый как третичный реликт [Юргенсон, 1981: цит. по Кадастр..., 2007].

Классические реликтовые типы ареалов имеют *Ceutorhynchus potanini* и *C. weisei*. Аллопатрические формы известны у первого из горных степей Кавказа (описан как *C. korotyaevi* Col.), а у второго – с Закавказья и Северо-Восточной Турции, где он населяет ксеротермные склоны в поясе полупустынь [Коротяев, 2012]. Показательно, что эти виды также трофически связаны с одним реликтовым видом растения сибирского происхождения (*Alyssum lenense*), хотя и не были собраны совместно.

на основе материала со Среднего Поволжья, приведено распространение и в европейской России. При этом в качестве реликта с меловых гор Приволжской возвышенности первоначально указывался также причерноморский вид *Pachypera spissa* Boh. [Исаев, 1997, 1998], однако в Определителе Среднего Поволжья [Исаев, 2007] этот вид отсутствует, а *P. verae* приведен не только для Самарской, но и для Ульяновской обл.

⁵ Достоверно отделить прастепных плиоценовых или эоплейстоценовых реликтов от перигляциально-степных реликтов среднего плейстоцена, не имея полных палеонтологических данных по каждому анализируемому виду, чрезвычайно сложно. Ширина дизъюнкций не может служить определяющим критерием, т. к. с конца плиоцена до конца плейстоцена было несколько криоаридных и термоаридных периодов, когда ксерофильные виды травянистых ландшафтов могли получать широкое трансевразийское распространение [Гричук, 1989], а впоследствии (при изменении условий) их ареалы могли быть многократно разорваны. Даже наличие групп викарных видов, говоря об относительной древности широко распространенного предкового вида, не может быть однозначно интерпретировано геохронологически, так как мы не знаем скорость их эволюции (а для каждого конкретного вида, и даже отдельных его популяций в разных условиях она может быть разной). Их обособление могло произойти как за 1.5 млн лет, так и за 200–300 тыс. лет.

Трансевразиатский дизъюнктивный (евро-южносибирско-приморско-курильский) ареал у *Ceutorhynchus unguicularis*. Таксономический статус форм из разных его частей до сих пор точно не определен. Во всяком случае, между ними наблюдаются морфологические отличия [Коротяев, 1980]. При этом в Поволжье и Предуралье он спорадически встречается только в петрофитных сообществах останцов на карбонатных субстратах, на некоторых крестоцветных (особенно на *Schivereckia podolica* (Besser) Andr. ex DC. s. l.). В Сибири он известен только в степях Тувы и Северной Монголии [Коротяев, 1980].

Обращает на себя внимание и наличие в данной группе видов, характерных для петрофитно-кустарниковых степей сибирского типа (*Tychius uralensis*, *Temnocerus subglaber*, *Trigonorhynchus dolgovi*, *Sphaerotochus fascilatus*), трофически связанных с караганами (в регионе – с *Caragana frutex* (L.) С. Koch) и спиреями. По мнению Б.А. Быкова [1962], первые шибляковые формации (как и целый ряд кустарниково-злаковых и злаковых типов степей) формировались на территории Алтая и прилегающих районов Монголии и Джунгарии еще в конце палеогена и начале миоцена. Наиболее вероятно первоначальное вхождение этих жуков в означенную фауну с первыми (третичными) волнами степных видов ангарского происхождения, при сохранении их в гумидные стадии на Южном Урале. Поэтому возраст современных популяций на ВРР мы оцениваем как позднплейстоценовый.

Таким образом, виды из 4 предыдущих групп, несмотря на различия в экологии и современном распространении, на территории ВРР наиболее обоснованно интерпретируются как реликты перигляциальных ландшафтов плейстоцена.

2. Комплекс реликтов казахстанского и ирано-туранского генезиса (древнесредиземноморский) (74 вида).

а. Казахстанские (сарматские) южностепные (50 видов): *Dorcadion glycyrrhizae* (Pallas, 1773), *Coptocephala rubicunda rossica* L. Medvedev, 1977, *Labidostomis lucida axillaris* (Lacordaire, 1848), *L. beckeri* Weise, 1881, *Cryptocephalus coronatus* Suffrian, 1847, *C. bohemi* Seidlitz, 1837, *C. flexuosus* Krynicki, 1834, *C. flavicollis* Fabricius, 1781, *C. gamma* Herrich-Schäffer, 1829, *Chrysolina susterai* Bechyne, 1950, *Galeruca melanocephala* Ponza, 1805, *Sermylassa halensis* (Linnaeus, 1767), *Phyllotreta* sp. pr. *pallidipennis* Reitter, 1891, *Cassida elongata* Weise, 1893, *C. berolinensis* Suffrian, 1844, *Kytorhinus quadriplagiatus* Motschulsky, 1839, *Larinus sibiricus* Gyllenhal, 1835, *Scaphomorphus vibex* (Pallas, 1781), *Stephanocleonus ignobilis* Faust, 1883, *Adosomus roridus* (Pallas, 1781), *Baris sulcata* (Boheman, 1836), *B. spitzyi* Hochhuth, 1847, *Aulacobaris violaceomicans* (Solari, 1904), *Ceutorhynchus*

scytha Korotyaev, 1980, *C. arnoldii* Korotyaev, 1980, *C. psoropygus* Iablokov-Khnzorian, 1971, *Tychius karkaralensis* Bajtenov, 1974, *T. affinis* Becker, 1864, *T. molestus* Faust, 1891, *Sibinia vittata* Germar, 1824, *Bagous peregrinus* Gratshev, 1993, *Hypera interruptovittata* (Desbrochers, 1875), *Otiiorhynchus concinnus* Gyllenhal, 1834, *O. unctuosus* Germar, 1824, *Nastus goryi sareptanus* Faust, 1883, *Mesagroicus poriventris* Reitter, 1903, *Phyllobius cylindricollis* Gyllenhal 1834 и др.

б. Ирано-туранские и северотуранские пустынно-степные (24 вида): *Chrysochares asiatica* (Pallas, 1771), *Phyllotreta pallidipennis* Reitter, 1891, *Ph. wiseana* Jacobson, 1901, *Ischyronota desertorum* (Gebler, 1833), *Fremuthiella interruptostriata* (Desbrochers, 1870), *Pleurocleonus sollicitus* (Gyllenhal, 1834), *Lixus linnei* Faust, 1888, *Larinus idoneus* Gyllenhal, 1835, *Conorhynchus nigrivittis* (Pallas, 1781), *Rhabdorhynchus karelini* (Fahraeus, 1842), *Bothynoderes declivis* (Olivier, 1807), *Maximus strabus* (Gyllenhal, 1834), *Asproparthenis obsoletefasciata* Ménériés, 1849, *A. carinata* (Zoubkoff, 1829), *A. vexata* (Gyllenhal 1834), *Ceutorhynchus viator* Faust, 1855, *C. languidus* Schultze, 1902, *Sibinia bipunctata* Kirsch, 1870, *S. beckeri* Tournier, 1873, *Megamecus argentatus* (Gyllenhal, 1840) и др.

Формирование видов этого термофильно-ксерофильного комплекса происходило по мере отступления Тетиса с конца палеогена. При этом широкое распространение на Русской равнине они получали в засушливые и теплые климатические периоды. Закономерно, что на ВРР они связаны с наиболее ксеротермными местообитаниями (каменистыми, меловыми, псаммофитными и, особенно, засоленными степями), часто встречаясь совместно. Вхождение их в состав анализируемой фауны происходило неоднократно, однако непрерывное существование их на ВРР в перигляциальных условиях, а также в плювиальные периоды плейстоцена нам представляется маловероятным. В лесостепи ВРР они наиболее обоснованно интерпретируются как ксеротермические реликты голоцена.

3. Комплекс реликтов западнопалеарктического генезиса (104 вида). Разнородный комплекс, объединяющий западноскифские и средиземноморские ксерофильные формы, не характерные для степей сибирского типа, а также неморальные (в основном дубравные) и бореальные лесные виды европейского происхождения.

а. Средиземноморские и восточнесредиземноморские ксерофильные (44 вида): *Clytra atraphaxidis* (Pallas, 1773), *Coptocephala chalybaea chalybaea* (Germar, 1824), *C. chalybaea apicalis* (Lacordaire, 1848), *Cryptocephalus pygmaeus* Fabricius, 1792, *C. connexus* Olivier, 1807, *Pachnophorus cylindricus* Lucas, 1846, *Eumolpus ascle-*

piadeus (Pallas, 1776), *Timarcha tenebricosa* (Fabricius, 1775), *Chrysolina asclepiadis bohémica* (G.Müller, 1948), *Omphalopion buddebergi* (Bedel, 1887), *Aphthona placida* Kutschera, 1864, *Longitarsus echii* (Koch, 1803), *L. brisouti* Heikertinger, 1912, *L. nanus* (Foudras, 1860), *Bruchela concolor* (Fahraeus, 1839), *Leucophyes pedestris* (Poda, 1761), *Cyphocleonus achates* (Fahraeus, 1842), *Aulacobaris picicornis* (Marshall, 1802), *Baris nesapia* Faust 1887, *Ceutorhynchus subpilosus* C. Brisout, 1869, *Gymnetron rostellum* (Herbst, 1795), *Mogulones geographicus* (Goeze, 1777), *Smicronyx syriacus* Faust, 1887, *S. reichii* (Gyllenhal, 1836), *Tychius polylineatus* Germar, 1824, *Sibinia variata* (Gyllenhal, 1836), *S. phalerata* (Gyllenhal, 1836), *Pachytychius transcaucasicus* Pic, 1913, *Psallidium maxillosum* (Fabricius, 1792), *Charagmus griseus* (Fabricius, 1775) и др. Для Ульяновской обл. указан *Cionus schultzei* Reitter, 1904 [Исаев, 2007], однако в каталоге жесткокрылых Палеарктики [Catalogue..., 2013] он приводится лишь для Восточного Средиземноморья и Центральной Азии (особый подвид).

Несомненно третичный возраст многих видов этого термофильного комплекса. Однако предположение, что в течение плейстоцена (особенно в ледниковые максимумы) была возможность сохранения термоаридных условий, по крайней мере, в некоторых участках Самарской Луки [Павлов, 2007], с учетом широкого распространения в стадии здесь моголетнемерзлотных процессов [Бутиков, 1986], нам кажется необоснованным. С.И. Павлов [2007], в качестве доказательства древнего возраста отмеченных на Жигулях и прилегающих к Самарской Луке районах Заволжья островных местонахождений 5 средиземноморских и южно-степных видов листоедов (в том числе *Timarcha tenebricosa*, наиболее крупного, бескрылого регионального представителя семейства) приводит огромные разрывы их от основных ареалов (от 500 до 1500 км). Однако это не так. *T. tenebricosa* известна из Оренбургской обл. [Беньковский, 2011], в частности, нами обнаружена в пойме р. Урал в Оренбургском Подуралье. Поэтому дизъюнкция от южного участка ареала этого вида имеет широтную направленность и не превышает 300–400 км. Примерно на это расстояние к северу и смещались зональные ландшафты в термоаридные эпохи плейстоцена [Гричук, 1989] и даже, возможно, в ксеротермические стадии голоцена, когда настоящие степи по ландшафтными коридорами доходили до устья р. Самары. Важно отметить, что ареалы и других рассматриваемых С.И. Павловым [2007] видов (*Coptocephala rubicunda rossica*, *Eumolpus asclepiadeus*, *Chrysochares asiatica*, *Exosoma collaris* (Hummel, 1825)) не имеют обширных дизъюнкций, характерных для третичных или средне-

плейстоценовых реликтов, а большинство (за исключением *Chrysochares asiatica*) мозаично распространены и в Лесостепном Заволжье (в отличие от рассмотренных выше, действительно древнейших реликтов Жигулевских гор – *Chrysolina roddi*, *Ch. ?poretzkyi* и *Pachypera* sp. pr. *deportata*).

Обращает на себя внимание значительное число подвидов (*Coptocephala chalybaea apicalis* (Lacordaire, 1848), *C. rubicunda rossica* L. Medvedev, 1977, *Chrysolina asclepiadis bohémica* (G.Müller, 1948)), имеющих восточноевропейско-казахстанско-западносибирские ареалы. Все они средиземноморского корня (в Юго-Западной Европе особые подвиды). Оформление их, вероятно, произошло в плейстоцене в районах Причерноморья и Казахстана, откуда впоследствии (в конце плейстоцена и в голоцене) с потоками термофильных (казахстанских, туранских и понтических) элементов они и распространились на ВРР. Чрезвычайно интересно, что с одного останца на территории Заволжья (Карабашская гора) известна изолированная узколокальная популяция *Coptocephala chalybaea chalybaea*, тогда как подвид *C. chalybaea apicalis* довольно широко распространен в лесостепи Заволжья и Приволжья, хотя также локально, по петрофитным и засоленным местообитаниям. Важно отметить, что популяции разных подвидов являются морфологически однородными (крайне редко попадаются переходные экземпляры, но ни разу не встречены две формы совместно). Таким образом, можно констатировать, что между ними имеет место мозаичная аллопатрия (причем, не только на ВРР, но и в некоторых других участках их совместного ареала). При этом в Западной Европе встречается только номинативный подвид [Дедюхин, 2014б].

б. Паннонско-понтические и причерноморские степные (29 видов): *Dorcadion equestre* (Laxmann, 1770), *Phytoecia argus* (Frölich, 1793), *Psylliodes rhaica* Jakobson, 1922, *Bruchidius myobrome* (Motschulsky, 1873), *Omphalopion buddebergi* (Bedel, 1887), *Ceratopion perlongum* (Faust, 1891), *Diplapion sareptanum* (Desbrochers, 1867), *Lixus canescens* Steven, 1829, *Labiaticola melas* (Boheman, 1836), *Ceutorhynchus lothari* Kryzhanovskaya, 1993, *Prisistus suturalba* (Schultze, 1903), *Phrydiuchus augusti* Colonelli, 2003, *Gymnetron sauramatum* (Arzanov, 2006), *Bagous aliciae* Cmoluch, 1983, *Attactogenus albinus* (Boheman, 1833) и др. Для Жигулевского заповедника также указан восточноевропейский лесостепной *Argoptochus lukjanovitshi* L. Arnoldi, 1965 [Кадастр..., 2007].

Западноскифские формы в основном связаны с петрофитными (особенно известняковыми) и псаммофитными степями. Вероятное время первоначального вхождения в фауну ВРР – конец плей-

стоцена, вторичного – суббореальная стадия среднего голоцена, когда сообщества сухих степей причерноморского типа были широко распространены на Русской равнине на север до широты Казани [Восточноевропейские..., 1994: цит. по Присный, 2003].

в. Европейские и средиземноморские неморальные (21 вид): *Choragus sheppardi* Kirby, 1819, *Protapion ononidis* (Gyllenhal, 1827), *Coeliodes rana* (Fabricius, 1787), *Anthonomus spilotus* Redtenbacher, 1849, *Bradybatus kellneri* Bach, 1854, *Curculio pellitus*, *Orchestes betuleti* Panzer, 1795, *O. pilosus* (Fabricius, 1781), *O. subfasciatus* Gyllenhal, 1835, *Bagous petro* (Herbst, 1795), *B. rotundicollis* Boheman, 1845, *Otiorynchus pilosus* Gyllenhal, 1834, *O. scopularis* Hochhuth, 1847, *Urometopus nemorum* L. Arnoldi, 1969, *Exomias lebedevi* (Roubal, 1926). Эту группу реликтовых элементов фауны мы расцениваем как одну из самых молодых. Наиболее вероятным временем последнего (но не первичного) вхождения их в фауну ВРР является климатический оптимум среднего голоцена (суббореальная и атлантическая стадии), когда они получили широкое распространение на Русской равнине из лесных рефугиумов Европы и Кавказа. Связи с фауной последнего, в частности, отражаются в присутствии на Приволжской возвышенности и Жигулевских горах *Otiorynchus scopularis* и *O. pilosus*. Ближайшие родственные формы в широколиственных лесах Западного Причерноморья или Кавказа имеют дубравные эндемики Русской равнины – *Urometopus nemorum* L. Arnoldi, 1969 и *Exomias lebedevi* (Roubal, 1926). Наличие неоэндемичных форм доказывает существование в лесостепи Восточной Европы, по крайней мере, в позднем плейстоцене, неморальных рефугиумов (сильно обедненных). Большинство из них более или менее широко распространились из мест своего возникновения по территории бореального экотона Русской равнины также в климатические оптимумы среднего голоцена.

г. Европейские арктобореальные и бореомонтанные (10 видов): *Lochmaea suturalis* (Thomson, 1866), *Altica longicollis* (Allard, 1860), *Oreina coerulea* (Olivier, 1790), *Micrelus ericae* (Gyllenhal, 1813), *Rhynoncus smreczynskii* Wagner, 1937, *Scleropterus serratus* (Germar, 1824), *Phyllobius dahli* Korotyaev, 1984, *Thamnurgus petzi* Reitter, 1901 и др. Небольшая, но неоднородная группа. Большинство этих видов подобно сибирским арктобореальным реликтам связаны с болотами или поймами рек. Наиболее вероятный период окончательного проникновения на ВРР – конец плейстоцена или древний голоцен. При этом такие формы, как *Rhynoncus smreczynskii* и *Phyllobius dahli*, имея восточноевропейские ареалы, вероятно, сформировались в перигляциальных условиях на

Русской равнине. *Oreina coerulea* и *Thamnurgus petzi* – виды горного центральноевропейского (альпо-карпатского) генезиса, в холодные и, по-видимому, достаточно влажные периоды плейстоцена, распространившиеся на Русскую равнину («сниженные альпийцы»). На равнине они имеют спорадичное распространение, а *Th. petzi* встречается только в лесостепи. При этом оба вида обитают и на Урале. С учетом того, что связи с европейскими горными флорами (в частности, с Карпатами) на палеоботанических материалах отмечаются только в перигляциальные эпохи среднего плейстоцена (в позднем плейстоцене прослеживаются миграции только с гор Южной Сибири) [Гричук, 1989], мы ориентировочно относим их к реликтам среднеплейценовых гляциалов.

В целом разнородный состав групп реликтов (от средиземноморских и казахстано-туранских термофильных до перигляциально-степных и арктобореальных) мог быть сформирован в течение позднего плейстоцена и голоцена. Это не исключает возможности непрерывного сохранения отдельных видов, вошедших в фауну в более ранние эпохи (начиная с конца третичного периода), а также неоднократное вхождение на ВРР многих других реликтов вследствие волнообразных миграционных потоков при циклических сменах зонально-ландшафтных условий в течение плиоцена и плейстоцена.

Пространственное распределение реликтовых элементов фауны и их природные резерваты на ВРР. Анализ зонального распределения реликтовых элементов фауны ВРР показал, что максимальная их концентрация наблюдается в лесостепной зоне (221 вид), при сравнительно малом числе в подтайге (123 вида) и, особенно, в тайге (52 вида) (табл. 1). А количество истинных реликтов (деградантов и эуреликтов) в лесостепи почти в 3 раза выше, чем в подтайге, и более чем в 6 раз выше, чем в южной части таежной зоны. Наши данные наглядно подтверждают консервационную роль лесостепи, как основного резервата реликтовых форм разного генезиса на Русской равнине. При этом высокая степень насыщенности лесостепи реликтовыми формами существенно повышает и общее видовое богатство данной природной зоны.

Распределение реликтовых форм жуков по ландшафтными провинциям лесостепи очень неравномерно (табл. 1). Наибольшее их число сосредоточено на возвышенных территориях. Только на Приволжской возвышенности, характеризующейся максимальной в регионе расчлененностью рельефа (ландшафт «денудационных гор»), отмечено 127 видов, а в целом в Лесостепном Приволжье (включая Жигулевскую возвышенность) реликтовые

черты имеют 152 вида (из них 61 – деграданты и эуреликты). Однако распределение реликтов здесь также неравномерно. Большинство из них (104 вида) зарегистрировано на юге Приволжья, где широко представлены как петрофитные степи на останцовом рельефе (особенно на мелах), так и засоленные степи и солончаки. Севернее излучины

Самарской Луки (где преобладают лесостепные ландшафты на меловых горах и боровые – на песках) разнообразие реликтовых форм в два раза ниже (56). Несколько выше разнообразие реликтов на Жигулевской возвышенности (60 видов), при этом они сконцентрированы на очень ограниченной площади, а их состав существенно иной.

Таблица 1

Распределение реликтовых элементов фауны жуков-фитофагов по территории востока Русской равнины

Зональные и ландшафтные выделы	Всего	Деграданты	Эуреликты	Адаптанты
I. Лесостепь	221	14	81	125
Приволжская возвышенность	127	5	42	80
Жигулевская возвышенность	60	4	21	35
Высокое Заволжье	104	4	37	63
Предуралье	52	6	22	22
II. Подтайга	123	5	30	88
Кунгурская островная лесостепь	36	2	9	25
III. Тайга	52	4	11	37

В лесостепи Высокого Заволжья (включая Бузульминско-Белебеевскую возвышенность, северные отроги Общего Сырта, а также Бузулукский бор) к реликтовым мы относим 105 видов жуков. Причем основная их масса также сосредоточена на юге ландшафтной провинции. Подчеркнем, что состав реликтовых видов, даже во внешне сходных резерватах, заметно отличается. Например, на Салиховской горе обнаружено 32 реликтовых вида жуков, на Карабашской горе – 24, на «Склонах Коржинского», где представлены самые северные участки петрофильностепной растительности, – лишь 11. В целом на трех урочищах зарегистрировано 46 реликтовых жуков-фитофагов. Все эти охраняемые резерваты представляют собой куэстовые, сильно расчлененные известняковые склоны, при этом первый расположен в южной, второй – в центральной, третий – в северной части лесостепи Татарстана.

Сравнительно небольшое число реликтов зарегистрировано в лесостепном Предуралье (восточнее р. Белой) (52 вида). Однако это в значительной степени объясняется недостаточной степенью изученности данного региона. Подробные исследования нами проведены лишь в окрестностях г. Стерлитамака в районах с выраженным карстом, где нет условий для формирования солонцеватых комплексов, включающих обильную группу южно-степных форм, характерных для юга Приволжья и Заволжья, а также отсутствуют песчаные массивы, включающие группу псаммофильных реликтов. Тогда как петрофильные комплексы на Стерлитамакских шиханах очень богаты и по разнообразию реликтов лишь незначительно уступают таковым на Жигулевских горах. Кроме того, пока не изучена фауна Уфимского плато. О возможности наличия здесь богатых реликтовых группировок гово-

рит обнаружение на высоком левобережье р. Уфы *Chrysolina poretzki* [Mikhailov, 2008].

Минимальное число реликтов (20 видов) обнаружено на выровненном террасовидном и относительно молодом (плейстоценовым) рельефе Низменного Заволжья. Еще А.Ю. Исаев [19946] показал, что для Низменного Заволжья Ульяновской области реликтовые формы долгоносиков не характерны. Лишь впоследствии здесь было обнаружено оторванное от основного ареала, вероятно, реликтовое местонахождение *Adosomus roridus* [Исаев, Зотов, 2003]. При этом им отмечалась специфичность псаммофильного комплекса жуков, присутствующего на первой надпойменной террасе левобережья Волги [Исаев, 19946]. Часть из входящих в него видов (например, *Psylliodes rhaica*, *Ceutorhynchus lothari*, *C. psoropygus*, *Tychius affinis*, *Sibinia bipunctata*, *Attactogenus albinus*) мы также рассматриваем в качестве реликтовых для ВРР. Кроме того, только в Заволжье (близ г. Чебоксары) на сухих, хорошо прогреваемых опушках сосняков обнаружен *Charagmus griseus*, отсутствуя на лесных полянах в глубине террасы (Л.В. Егоров, 2016, личное сообщение).

Анализ распределения реликтов лесостепи по разным формам рельефа ожидаемо показал, что большинство из них (138 видов, 65%), в том числе и подавляющее большинство деградантов и эуреликтов (56 из 75 видов, 75%) концентрируются на древних ландшафтных образованиях, имеющих третичный возраст (останцы и куэстовые склоны), а 118 видов известны только со склоновых или останцовых резерватов. Многие из них локализируются на привершинных (наиболее ксеротерных) участках склонов.

При наличии общего «ядра», состав петрофильностепных реликтовых группировок заметно варьирует

в зависимости от типа пород, из которых сложены останцы. Так, на Жигулевские горы и Стерлитамакских шиханах, сложенных каменистыми доломитовыми известняками палеозоя, в сумме отмечено 62 вида реликтов; из них 20 (например, *Diplapion sareptanum*, *Stephanocleonus ignobilis*, *Ceutorhynchus subpilosus*, *Prisistus caucasicus bohemani*, *Sphaeroptochus fascilatus*) обнаружены только в данном типе местообитаний. Определенным своеобразием характеризуются комплексы меловых гор (56 видов). Только на меловых останцах найден ряд казахстанских южно-степных форм (*Dorcadion equestre*, *Phyllostreta* sp. pr. *pallidipennis* (монофаг на *Mathiola fragrans*), *Aphthona semicyanea*, *Pleurocleonus sollicitus*, *Labiaticola sibirica*). В одном урочище (меловая гора Малая Атмала в Ульяновской обл.) собраны 3 южносибирских реликта: *Parameira gebleri* [Исаев, 1994а], *Ceutorhynchus weisei* и *Pseudocleronus dauricus*. Причем, первые два на территории исследований известны только отсюда, а третий найден также на Жигулевских горах и Стерлитамакских шиханах. Только в пределах меловых ландшафтов отмечены некоторые реликты средиземноморского типа (*Cyphocleonus achates*, *Longitarsus echii*, *L. brisouti*, *L. nanus*).

Большое число реликтов (70) локализируются на глинисто-мергелистых (местами с выходами песчаников) склонах. Среди них много видов, общих с другими останцовыми резерватами, а часть встречаются также в засоленных местообитаниях, однако некоторые известны пока только в склоновых урочищах данного типа (в основном в пределах Высокого Заволжья): *Coptocephala chalybaea chalybaea*, *Aphthona tolli*, *Leucophyes pedestris*, *Gymnetron sauramatum*, *Pachytychius transcaucasicus*, *Ceutorhynchus tesquorum*.

На более молодых и выровненных элементах ландшафта концентрация реликтовых элементов заметно ниже. Своеобразная группа реликтов представлена на долинных террасах плейстоценового возраста (25 видов; из них 12 специфичны). В частности, толь-

ко на песчаных склонах левобережья Волги, прилегающих к Самарской Луке, обнаружена популяция *Timarcha tenebricoisa* [Павлов, 2007].

Совершенно особую и при этом довольно крупную группировку (41 вид) формируют южностепные и пустынно-степные реликты казахстанского и туранского комплексов, обитающие в засоленных биотопах пойм южной лесостепи (*Labidostomis beckeri*, *Ischyronota desertorum*, *Cryptocephalus gamma*, *C. coronatus*, *Maximus strabus*, *Asproparthenis obsoletefascita*, *A. carinata*, *A. vexata*, *Baris spitzyi*, *Ceutorhynchus scythia*, *C. languidus*, *Sibinia beckeri*, *Mesagroicus poriventris*, *Megamecus argentatus* и др.). Установлено, что сами солонцеватые комплексы растительности присутствовали в регионе во все степные фазы, начиная с раннего плейстоцена [Гричук, 1989], сдвигаясь по мере прихода морских трансгрессий и изменения уровня речных пойм. В отличие от гетерогенных петрофильных комплексов зоогеографическая структура данных группировок более однородна, в частности, для них не характерны степные виды сибирской природы.

Некоторые из реликтовых элементов фауны, входящие в группу адаптантов, встречаются в антропогенно трансформированных биоценозах (обочинах, карьерах, противопожарных бороздах), а часть видов солонцеватого комплекса нередко на сбитых выпасом солончаках. Но практически всегда в подобных местообитаниях они обнаруживаются только в пределах своих естественных резерватов. Исключение составляет *Oprohinus jakovlevi* (перигляциальный реликт сибирского происхождения) в природе спорадично встречающийся только в каменистых степях на диких видах р. *Allium* L. Однако, как в лесостепи, так и в лесных зонах, он местами может заметно вредить культивируемому луку.

Не менее показательна связь реликтов с определенными типами растительности (табл. 2).

Таблица 2

Разнообразие реликтовых элементов фауны жуков-фитофагов в основных типах биотопов востока Русской равнины

Типы биотопов	Общее число видов	Число специфичных видов
Лесостепь		
Петрофитные степи и осыпи	111	59
Разнотравные и ковыльные степи	20	2
Кустарниковые степи	21	7
Песчаные степи и опушки сосняков	25	13
Засоленные степи и солончаки	44	25
Нагорные широколиственные леса	19	13
Хвойные леса	6	3
Луговые поймы и берега рек	14	7
Болота	12	6
Водоемы	5	4

Окончание табл. 2

Типы биотопов	Общее число видов	Число специфических видов
Полтайга и южная тайга		
Степюиды и «горные» сосняки Кунгурской островной лесостепи	36	21
Остепненные склоны	40	24
Остепненные пойменные луга	18	7
Псаммофитные опушки сосняков	31	18
Широколиственные леса	16	15
Таёжные и смешанные леса	11	8
Берега рек	10	9
Сфагновые болота	13	11
Водоемы	6	6

В лесостепной зоне наибольшая видовая насыщенность реликтовыми элементами колеоптерофауны наблюдается в каменистых степях – одном из наиболее древних типов степных формаций, основу которого составляют петрофильно-кальцефильные виды растений [Крашенинников, 1937; Горчаковский, 1997]. Формирование данного флористического комплекса началось в плиоцене и продолжалось в плейстоцене и голоцене. Несмотря на преобразования растительного покрова, происшедшие в это время (прежде всего, в связи с флуктуациями климата в ледниковые и межледниковые эпохи), этот комплекс сохранял черты своей самобытности. Весьма существенным было и то обстоятельство, что даже в теплые влажные эпохи, сопровождавшиеся интенсивным расселением лесов, на каменистом субстрате была исключена конкуренция со стороны древесных растений. Свидетельством того, что каменистый субстрат в течение длительного времени служил ареной формирования и местом выживания растений в неблагоприятные климатические эпохи, служит высокий уровень эндемизма скально-горно-степных сообществ и наличие в них реликтов [Горчаковский, 1963, 1997].

Показательно, что более половины видов жуков данного комплекса (59 из 111 видов) специфически связаны только с петрофитностепными и скальными сообществами. Характерными представителями этого комплекса являются, например, *Labidostomis lucida axillaris*, *Coptocephala chalybaea apicalis*, *Cryptocephalus flexuosus*, *Eumolpus asclepiadeus*, *Aphthona placida*, *Ceratopion perlongum*, *Aulacobaris violaceomicans*, *Ceutorhynchus viator*, *C. potanini*, *C. arator* Gyllenhal, 1837, *Tychius molestus*, *T. tectus*, *T. alexii*, *Sibinia vittata*, *S. phalerata*, *Bagous aliciae*, *Otirohynchus unctuosus*. Некоторые из них местами достигают высокой численности. Но целый ряд форм известен только из единичных (1–3) резерватов (*Coptocephala chalybaea chalybaea*, *Cheilotoma erythrostoma*, *Chrysolina roddi*, *Ph. sp. pr. balcanica*, *Longitarsus brisouti*, *Cassida elongata*, *Diplapion sareptanum*, *Lixus canescens*, *Pleurocleonus*

sollicitus, *Stephanocleonus ignobilis*, *Leucophyes pedestris*, *Conorhynchus nigrivittis*, *Cyphocleonus achates*, *Pseudocleonus dauricus*, *Ceutorhynchus kaszabi*, *C. subpilosus*, *C. unguicularis*, *C. teszorum*, *C. weisei*, *Prisistius suturalba*, *P. caucasicus bohemani*, *Pachytychius transcausicus*, *Pachypera sp. pr. deportata*, *Parameira gebleri*, *Sphaerotochus fascilatus*), отсутствуя в других, даже сходных, местообитаниях, что подчеркивает их истинно реликтовый характер в лесостепи ВРР. По литературным данным [Дмитриев, 1935; Исаев, 1996; Кадастр..., 2007], только с каменистых степей Жигулевских гор на ВРР известны *Phyllotreta corrugata* Reiche, 1858, *Larinus sibiricus* и *Argoptochus lukjanovitshi*. С учетом форм, характерных для петрофитно-кочельных (*Cortodera villosa*, *Chrysochares asiatica*, *Gymnetron sauramatum*, *Ceutorhynchus weisei*, *Parameira gebleri*) и петрофитно-кустарниковых (*Kytorhinus quadriplagiatus*, *Trigonorhynchus dolgovi*, *Temnocerus subglaber*, *Pachytychius transcausicus*) ассоциаций, общее число реликтов, обитающих в данном типе биотопов, возрастает до 120. Таким образом, без малого 60% реликтовых элементов фауны жуков-фитофагов лесостепи ВРР встречаются в одной группе растительных формаций, что позволяет говорить о специфических петрофильностепных группировках жуков-фитофагов реликтовой природы.

К характерным чертам сообществ жуков-фитофагов каменистых степей относится синтопия в них видов западного и восточного происхождения. Несомненно, это явление носит реликтовый характер. В криоксерические стадии, начиная с конца третичного периода, широкое распространение в Евразии получали степные и прастепные мигранты из Алтае-Ангарского горно-степного центра. В межледниковья плейстоцена степные сообщества сибирского типа на ВРР в той или иной степени деградировали, отчасти сохраняясь лишь по крутым щебнистым или меловым склонам эрозионных останцов. В термоаридные фазы в них входили термофильные группировки казахстанотуранского и средиземноморского генезиса. При

этом, если последняя волна сибирских степных форм, вероятно, пришлась на конец плейстоцена (что и определяет их истинную реликтовую природу в настоящих условиях), то широкое распространение южностепных и пустынно-степных форм происходило и в ксеротермические фазы голоцена (в результате чего последние и преобладают в каменистых степях в настоящее время).

В северной части бореального экотона ВРР состав реликтов значительно обеднен, а основу реликтового комплекса составляют лесные или арктобореальные формы сибирской природы. Сильнейшее влияние лесов (в первую очередь, темнохвойных) не позволило сохраниться здесь богатым группировкам реликтов плейстоценовой лесостепи (хотя отдельные их представители присутствуют). С другой стороны, для подтайги и южной тайги в качестве реликтов среднего голоцена целесообразно рассматривать локальные популяции лугостепных и дубравных форм (79 видов), характерных для зональных сообществ лесостепной зоны.

Важнейшим резерватом степных форм разного возраста на севере бореального экотона ВРР выступает Кунгурская островная лесостепь (табл. 2). Только в нескольких урочищах, в пределах ее северной части, вблизи границы между подтайгой и южной тайгой (Ледяная, Спаская и Подкаменная горы, гипсовые обнажения близ с. Горбунята и Ёлкино), обнаружено 36 видов жуков-фитофагов, реликтовых для данной территории. Из них *Phytoecia affinis* (Harrer, 1784), *Cheilotoma musciformis* (Goeze, 1777), *Dibolia metallica* Motschulsky, 1845, *D. carpathica* Weise, 1893, *Ceratapion perlongum*, *Squamapion oblivium* (Schilsky, 1902), *Protapion ruficrus* (Germar, 1817), *Larinus vulpes* (Olivier, 1807), *Larinus centaurii* (Olivier, 1807), *Tychius polylineatus*, *Centricnemus leucogrammus* (Germar, 1824), *Cycloderes pilosulus* (Herbst, 1796) в подтайге ВРР известны только отсюда. Сообщества гипсово-известняковых склонов долины р. Сылвы содержат и перигляциальные реликты плейстоцена (*Kytorhinus pectinicornis*, *Ceutorhynchus kipchak*, *Oprohinus jakovlevi*, *Hypera ornata*). Возможно, позднеплейстоценовый возраст имеют местные популяции и ряда других, преимущественно степных видов, представленные в нагорных сосняках и известняково-гипсовых обнажениях, в частности, *Argopus nigritarsis* (Gebler, 1823), *Loborhynchapion amethystinum* (Müller, 1857), *Mesotrichapion punctirostre* (Gyllenhal, 1839), *Tychius trivialis* Boheman, 1843, *Sibinia unicolor* (Fahraeus, 1843), *S. tibialis* (Gyllenhal, 1836), *Trachyphloeus heymesii* Hubenthal, 1934. Север Кунгурской лесостепи представляет собой типичную сосново-березовую лесостепь, поэтому реликтовые формы, тесно связанные с дубом, для этой территории не характерны.

Большая группа реликтовых элементов (40 видов) зарегистрирована на остепнённых склонах южной экспозиции в пределах подтайги Вятско-Камского региона. В первую очередь, это виды лесостепного комплекса: *Bruchidius marginalis* (Fabricius, 1777), *Squamapion flavimanum* (Gyllenhal, 1833), *S. origani* (Planet, 1918), *Pseudoprotapion astragali* (Paykull, 1800), *Cyanapion platalea* (Germar, 1817), *Ceutorhynchus viridamus* Gyllenhal, 1837, *Thamiocolus nubeculosus* (Gyllenhal, 1837) и др. Однако в отдельных склоновых урочищах, концентрация степных реликтов значительно ниже, чем в аналогичных урочищах Кунгурской лесостепи. При этом единичные петрофильностепные формы здесь встречаются также исключительно в местах выхода известняков (*Omphalopion buddebergi* и *Bagous aliciae*). На юге Удмуртии, в пределах небольшого участка известняково-глинистого склона, окруженного темнохвойным лесом, в узлокальной популяции вязеля (*Securigera varia* (L.) Lassen), собраны *Hemitrichapion pavidum* (Germar, 1817), *Hypera plantaginis* (DeGeer, 1775) и *Sitona languidus* Schultze, 1902.

Реликтовые популяции некоторых луговостепных форм (*Longitarsus alferii* Pic, 1923, *Bruchidius villosus* (Fabricius, 1792), *Aspidapion soror* (Rey, 1895), *Exapion difficile* (Herbst, 1797), *Squamapion flavimanum*, *S. origani*, *Thamiocolus virgatus* (Gyllenhal, 1837), *Cionus longicollis* Brisaut, 1863, *Mecinus heydeni* Wencker, 1866, *Tychius trivialis*) местами присутствуют и на юге таежной зоны, в частности, на обрывистых глинисто-мергелистых уступах правобережья р. Чепцы и, в меньшей степени, на гипсовых обнажениях близ пос. Полазна Пермского края.

Еще одним важным резерватом степных форм (всего 31 вид) в лесных зонах выступают остепненные опушки сосняков в пределах дюнного рельефа на песках надпойменных террас рек и местами водоразделов. Здесь встречаются *Deilus fugax* (Olivier, 1790), *Chrysolina gypsophilae* (Küster, 1845), *Argopus nigritarsis*, *Hispa atra* Linnaeus, 1767, *Cassida lineola* Creutzer, 1799, *Larinus pollinis* (Laicharting, 1781), *L. ruber* Motschulsky, 1845, *Rhinusa pilosa* (Gyllenhal, 1838), *Sibinia unicolor*, *Pachytychius sparsutus* (Olivier, 1807), *Tychius parallelus* (Panzer, 1794), *Polydrusus confluentis* Stephens, 1831.

Несколько меньше среднеголоценовых (ксеротермических) реликтов отмечено на остепнённых лугах в поймах крупных рек (Камы и Вятки). Интересно, что некоторые из них (*Exosoma collare*, *Oprohinus consputus*) в лесостепной зоне известны с каменистых степей.

Отдельно следует остановиться на среднеголоценовых реликтах неморального комплекса (*Crepidodera lamina* (Bedel, 1901), *Attelabus nitens*

(Scopoli, 1763), *Coeliodes transversealbofasciatus* (Goeze, 1777), *C. trifasciatus* Bach, 1854, *Acalles echinatus* (Germar, 1824), *Trachodes hispidus* (Linnaeus 1758), *Dorytomus nebulosus* (Gyllenhal, 1836), *Curculio villosus* Fabricius, 1781, *Omiatima mollina* (Boheman, 1834), *Urometopus nemorum*, *Exomias lebedevi*, *Otiorynchus scopularis*). В подтайге они, вероятно, являются следствием существенного продвижения на север сообществ широколиственных лесов с дубом в атлантический период голоцена. В частности, *Exomias lebedevi* и *Trachodes hispidus* (Linnaeus 1758) по долинным дубравам Вятки доходит до границы с южной тайгой.

Гетерогенность и гетерохронность групп реликтовых фаунистических элементов на ВРР (особенно в лесостепной зоне) во многом может быть объяснена с позиций гипотезы «ландшафтно-исторического маятника» А.В. Присного [2003], выдвинутой для южной лесостепи Среднерусской возвышенности, и предполагающей периодические разнонаправленные смещения зональных границ вследствие глобальных климатических изменений в диапазоне «лес–степь» с многократным прохождением лесостепной фазы. При этом подразумевается, что лесостепь есть центральный тип в ландшафтной динамике. Предыдущие же зональные сообщества, в связи с разнообразием топических условий, формирующихся на выраженном рельефе и разнородной литогенной основе, отчасти сохраняются в экстразональных условиях (не полностью вытесняются из региона), что закономерно приводит к последовательному насыщению территории реликтовыми группировками и усложнению их структуры. Однако принцип неполного вытеснения, даже на территории современной лесостепи, по нашему мнению, вероятно, действовал не во все переходные стадии плейстоцена. Были периоды (в первую очередь, в среднем плейстоцене), когда происходило практически полное замещение (вытеснение) элементов предыдущих эпох (возможно, с сохранением в резко обедненном виде некоторых интразональных группировок). При оценке возможности сохранения реликтов важно учитывать и фактор времени. В частности, третичные реликты должны были пережить гораздо больше периодов неблагоприятных условий, чем, например, реликты позднего плейстоцена и тем более, среднего голоцена, что само по себе снижает вероятность их непрерывного здесь сохранения (тем более при контрастных и неоднократных изменениях условий среды).

В заключение подчеркнем, что между реликтовыми и временем существования вида на определенной территории нет прямой связи. Более того, исходя из принципа актуализма, мы считаем, что наибольшие шансы переживания на определенной

территории, при неоднократном изменении зональных условий, имеют экологически пластичные виды, обитающие в широком спектре биотопов. Благодаря чему они в настоящее время характеризуются широким (полюзорным или широкотемператным) распространением и не имеют реликтовых черт. Поэтому одними из самых древних компонентов фауны жуков-фитофагов ВРР (по крайней мере, среднеплейстоценового возраста) следует считать не столько реликты, сколько представителей лугового, опушечного, мелколиственнолесного и околородного биотопических комплексов, обладающих высокой толерантностью к температурным изменениям.

Благодарности. Я глубоко благодарен А.О. Беньковскому (Институт проблем экологии и эволюции РАН, г. Москва) и Б.А. Коротяеву (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург) за помощь в определении жуков, А.Ф. Емельянову (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург) и Ю.Е. Михайлову (Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург) за ценные советы при подготовке рукописи, а также Р.В. Филимонову (г. Санкт-Петербург) и Л.В. Егорову (г. Чебоксары), любезно разрешившим использовать в статье неопубликованные сведения по некоторым видам жуков.

Библиографический список

- Арнольди К.В. Лесостепь Русской равнины и попытка ее зоогеографической и ценологической характеристики на основании изучения насекомых // Труды Центрально-Черноземного государственного заповедника. 1965. С. 138–166.
- Беньковский А.О. Находки жуков-листоедов *Chrysolina tundralis* и *Chrysolina roddi* (Coleoptera, Chrysomelidae) в средней полосе Европейской части России // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 1. С. 31–34.
- Беньковский А.О. Жуки-листоеды европейской части России (по материалам докторской диссертации). М.: Lambert Academic Publishing, 2011. 535 с.
- Беньковский А.О., Орлова-Беньковская М.Я. Фауна жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Национального парка «Хвалынский» // Научные труды Национального парка «Хвалынский». 2009. Вып. 1. С. 10–24.
- Борисова Р.В., Дудко Р.Ю., Леголов А.А. Первые находки *Tychius alexii* (Korotyaev, 1991) (Coleoptera, Curculionidae) в современной и плейстоценовой фаунах Сибири // Евразийский энтомологический журнал. 2014. Т. 13, вып. 2. С. 163–164.
- Бутаков Г.П. Плейстоценовый перигляциал на востоке Русской равнины. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. 143 с.

- Быков Б.А. О составе некоторых формаций и интеграций (К вопросу об использовании геоботанического метода к исторической географии растений) // Труды института ботаники АН Казахской ССР. 1962. Т. 13. С. 3–27.
- Горчаковский П.Л. Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. IV. С. 285–375.
- Горчаковский П.Л. Каменистые степи: особенности, происхождение и таксономический статус // Степи Евразии: сохранение природного разнообразия и мониторинг состояния экосистем: материалы международного симпозиума. Оренбург, 1997. С. 61–62.
- Гричук В.П. История флоры и растительности на Русской равнине в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 183 с.
- Гроссгейм А.А. Типы реликтов // Известия Азербайджанского филиала АН СССР. 1939. № 6. С. 74–80.
- Дедков А.П., Мальшиева О.Н., Порман С.Р., Рожественский А.Д. Древние поверхности выравнивания и останцовый рельеф Удмуртии // Развитие склонов и выравнивание рельефа. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1974. С. 64–67.
- Дедюхин С.В. Итоги и перспективы изучения жесткокрылых надсемейств Curculionoidea и Chrysomeloidea на равнинной территории востока Европейской части России // Энтомологические исследования в Северной Азии: материалы VIII Межрегион. совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск. 2010а. С. 69–71.
- Дедюхин С.В. Ранневесенний аспект фауны жесткокрылых-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) известняковых рифовых шиханов близ г. Стерлитамак // Проблемы и перспективы изучения естественных и антропогенных экосистем Урала и прилегающих регионов: материалы всерос. конф. Стерлитамак, 2010б. С. 63–68.
- Дедюхин С.В. Материалы по интересным находкам жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea) на востоке Русской равнины // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2011а. Вып. 2. С. 90–104.
- Дедюхин С.В. Особенности фауны жуков-фитофагов (Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) северной части островной Кунгурской лесостепи // Бюллетень МОИП. 2011б. Вып. 2. С. 20–28.
- Дедюхин С.В. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология: монография. Ижевск: Удмурт. ун-т, 2012а. 340 с.
- Дедюхин С.В. Эколого-географические рубежи как пределы распространения насекомых в Вятско-Камском междуречье (на примере жуков-фитофагов: Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) // Проблемы прикладной и региональной географии: материалы Всерос. науч.-практ. конф. Ижевск: Удмурт. ун-т, 2012б. С. 224–230.
- Дедюхин С.В. Особенности комплексов жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) каменистых склонов лесостепи Заволжья и Предуралья // Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика, охрана: сб. статей междунар. науч. конф. Пенза: Изд-во ПГУ, 2013а. С. 289–291.
- Дедюхин С.В. Новые данные по фауне и экологии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского региона и Среднего Предуралья // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2014а. Вып. 1. С. 73–84.
- Дедюхин С.В. К фауне и экологии жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) Заволжья и Предуралья // Энтомологическое обозрение. 2014б. Т. 93, вып. 3. С. 568–593.
- Дедюхин С.В. Разнообразие жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в степных резерватах Высокого Заволжья и Предуралья // Степи Северной Евразии: материалы VII междунар. симпозиума. Оренбург: Димур, 2015а. С. 291–293.
- Дедюхин С.В. Разнообразие растительоядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в степных сообществах лесостепи Высокого Заволжья // Энтомологическое обозрение. 2015б. Т. 94, вып. 3. С. 626–650.
- Дедюхин С.В. Таксономический и хорологический анализ фауны растительоядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) востока Русской равнины // Евразийский энтомологический журнал. 2016. Т. 15, вып. 1. С. 1–11.
- Дедюхин С.В., Созонтов А.Н., Есюнин С.Л. Интересные находки пауков и растительоядных жуков в лесостепи востока Русской равнины // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2015. Вып. 1. С. 66–77.
- Дмитриев Г.В. Материалы к энтомофауне Жигулевских гор // Энтомологическое обозрение. 1935. Т. 25, вып. 3–4. С. 254–264.
- Егоров Л.В. Новые и редкие для фауны Чувашии виды жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera) // Вестник ЧГПУ им. И.Я. Яковлева. Чебоксары, 2002. № 8. С. 34–42.
- Емельянов А.Ф. Пищевая специализация цикадок (Auchenorrhyncha) на материале фауны Центрального Казахстана // Зоологический журнал.

1964. Т. 43, вып. 7. С. 1000–1009.
- Емельянов А.Ф. Обзор взглядов на историю формирования биоты пустынь Центральной Азии // Насекомые Монголии. 1972. Т. 1. С. 11–49.
- Исаев А.Ю. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera: Arionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) Ульяновской области. Ульяновск, 1994а. 77 с.
- Исаев А.Ю. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera: Arionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) центральной части Среднего Поволжья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1994б. 35 с.
- Исаев А.Ю. Редкие виды долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Жигулевского заповедника // Самарская Лука. Бюллетень. 1996. Вып. 7. С. 157–164.
- Исаев А.Ю. Реликтовые виды долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) в фауне Ульяновской области // Проблемы экологии Ульяновской области: тез. докл. Ульяновск, 1997. С. 61–62.
- Исаев А.Ю. Реликтовые виды долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) в фауне Среднего Поволжья // Проблемы энтомологии Европейской части России и сопредельных территорий: тез. докл. Самара, 1998. С. 42–44.
- Исаев А.Ю. Дополнительные данные по фауне жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea: Arionidae, Dryophthoridae, Curculionidae) Ульяновской области // Насекомые и паукообразные Ульяновской области. Ульяновск, 2000а. С. 65–82.
- Исаев А.Ю. Обзор фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Ульяновской области // Самарская Лука. Бюллетень. 2005. № 16. С. 33–77.
- Исаев А.Ю. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ульяновск: Вектор-С, 2007. Ч. 3. Polyphaga–Phytophaga. 256 с.
- 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. С. 72–89.
- Кадастр беспозвоночных животных Самарской Луки: учеб. пособие / под ред. Г.С. Розенберга. Самара: Офорт, 2007. 471с.
- Коротяев Б.А. Материалы к познанию Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны СССР и Монголии // Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1980. Вып. 7. С. 167–282.
- Коротяев Б.А. Материалы по фауне жуков надсемейства Curculionoidea Монголии и сопредельных стран // Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1990. Вып. 11. С. 216–234.
- Коротяев Б.А. Географическое распространение долгоносиков подсем. Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) // Энтомологическое обозрение. 2008. Т. 87, вып. 4. С. 854–879.
- Коротяев Б.А. Жуки-долгоносики подсемейства Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран: систематика, морфология, образ жизни, распространение: дис. в виде науч. докл. ... д-ра биол. наук. СПб., 2012. 47 с.
- Крашенинников И.М. Анализ реликтовой флоры Урала в связи с историей и палеогеографией плейстоцена // Советская ботаника. 1937. № 4. С. 16–45.
- Легалов А.А. К познанию рода *Kytorhinus* Fisch. (Coleoptera, Chrysomelidae: Bruchinae) // Амурский зоологический журнал. 2011. Т. 3, вып. 3. С. 262–264.
- Лопатин И.К. Систематическая структура и зоогеографическая характеристика фауны листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) европейской части СССР // Материалы VII международного симпозиума по энтомофауне Средней Европы. Л.: Наука, 1979. С. 179–182.
- Мильков Ф.Н. Воздействие рельефа на растительность и животный мир (биогеоморфологические очерки). М.: Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1953. 160 с.
- Мильков Ф. Н. Физическая география: учение о ландшафтах и географическая зональность. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1986. 328 с.
- Михайлов Ю.Е. Листоеды Урала (Coleoptera, Chrysomelidae): история и перспективы изучения // Успехи энтомологии на Урале: сб. науч. тр. Екатеринбург: Аэрокосмоэкология, 1997. С. 68–75.
- Михайлов Ю.Е. О листоедах-эндемиках Урала, или что такое *Chrysolina poretzkyi* Jacobson (Coleoptera, Chrysomelidae) // Известия Челябинского науч. центра. 2006. Вып. 1 (31). С. 114–118.
- Михайлов Ю.Е. К познанию жуков-листоедов подрода *Arctolina* (Chrysomelidae, Chrysolina) рода *Chrysolina* // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 10. С. 1211–1219.
- Михайлов Ю.Е. Высокогорно-предгорные дизъюнкции и высотнo-поясные экологические расы у жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Вестник Оренбургского гос. университета. 2009. № 5. С. 141–145.
- Намзалов Б.Б. Концепция «Реликтов» в геоботанике: история вопроса и современные подходы // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1(7). С. 1799–1804.
- Павлов С.И. Причины и условия сохранения «ядра» реликтовой флоры и фауны в Жигулях и на сопредельных с ними территориях // Самарская Лука. Бюллетень. 2007. № 4. С. 744–755.
- Присный А.В. Экстразональные группировки в фауне наземных насекомых юга Среднерусской

- возвышенности. Белгород: Изд-во Белгород. гос. ун-та, 2003. 291 с.
- Синицын В.М. Древние климаты Евразии. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1965. Ч. 1. Палеоген и неоген. 167 с.
- Хрулева О.А., Коротяев Б.А. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Arionidae, Curculionidae) острова Врангеля // Энтомологическое обозрение. 1999. Т. 78, вып. 3. С. 648–670.
- Шадрин В.А. Основные этапы трансформации флоры и пути сохранения реликтов в Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. 1995. № 3. С. 104–115.
- Эбель А.Л. Флора северо-западной части Алтае-Саянской провинции: состав, структура, происхождение, антропогенная трансформация: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2011. 39 с.
- Catalogue of Palearctic Coleoptera / Loeb I. and Smetana A. (eds.). Leiden: Brill, 2013. Vol. 8. Curculionoidea II. 700 p.
- Colonnelli E., Knutelski S. Redescription and new records of *Ranunculiflus pseudinclemens* (Dieckmann, 1969), with a key to the species of the genus (Coleoptera: Curculionidae: Ceutorhynchiinae). Genus. 2005. Vol. 16, № 4. P. 619–627.
- Dubatolov V.V., Kosterin O.E. Nemoral species of Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their disjunctions // Entomologica Fennica. 2000. Vol. 11. P. 141–166.
- Legalov A.A., Dudko R.Yu., Zinovyev E.V. Sub-fossil weevils (Coleoptera, Curculionoidea) from the central part of West Siberia provide evidence of range expansion during the last glaciations // Quaternary International. 2015. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.11.043>
- Zinovyev E.V. A history of ground-beetle faunas of West Siberia and the Urals during the Late Pleistocene to Holocene // Back to the Roots and Back to the Future? Towards a New Synthesis between Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology. Sofia; M.: Pensoft Publishers, 2008. P. 89–99.
- References**
- Arnol'di K.V. [The forest-steppe of the Russian Plain and attempt its zoogeographical and tsenological characteristics based on the study of insects] // *Trudy Tsentral'no-Chernozemnogo gosudarstvennogo zapovednika*. Voronezh, 1965, pp. 138–166. (in Russ.).
- Bien'kowskii A.O. [Findings of the leaf-beetles (*Chrysolina tundralis* and *Chrysolina roddi*, Coleoptera, Chrysomelidae) in the middle part of European Russia] // *Zoologicheskii Zhurnal*. 2009. V. 88. № 1, pp. 31–34. (in Russ.).
- Bien'kowskii A.O. [Leaf beetles of the European part of Russia (based on his doctoral dissertation)]. Moscow: Lambert Academic Publishing, 2011. 535 p. (in Russ.).
- Bien'kowskii A.O., Orlova-Ben'kowskaya M.Ya. [The fauna of leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of the National Park «Khvalynskii»] // *Nauchnye trudy Natsional'nogo parka «Khvalynskii»*. Iss. 1. Saratov-Khvalynsk: Nauchnaya kniga, 2009, pp. 10–24. (in Russ.).
- Borisova R.V., Dudko R.YU., Legalov A.A. [The first finds *Tychius alexii* (Korotyaev, 1991) (Coleoptera, Curculionidae) in recent and pleistocene faunas of Siberia] // *EvrAziatskii entomologicheskii zhurnal*. 2014. V. 13, iss. 2, pp. 163–164. (in Russ.).
- Butakov G.P. [Pleistocene periglacial in the East of the Russian Plain]. Kazan': Izdatel'stvo Kazanskogo universiteta, 1986. 143 p. (in Russ.).
- Bykov B.A. [On the composition of some formations and integrations (the question about the use of geobotanic method to the historical geography of plants)] // *Trudy instituta botaniki AN Kazakhskoi SSR*. 1962, V. 13, pp. 3–27. (in Russ.).
- Gorchakovskii P.L. [Endemic and relict elements in the flora of the Urals and their origin] // *Materialy po istorii flory SSSR*. V. 4. M.-L.: Izdatel'stvo AN SSSR. 1963, pp. 285–375.
- Gorchakovskii P.L. [Stony Steppe: characteristics, origin and taxonomic status] // *Eurasian Steppes: Conservation of natural diversity and monitoring of ecosystems: Proceedings of the International Symposium*. Orenburg, 1997, pp. 61–62. (in Russ.).
- Grichuk V.P. [History of flora and vegetation in the Russian Plain in the Pleistocene]. Moscow: Nauka, 1989. 183 p. (in Russ.).
- Grossgeim A.A. [Types of relics] // *Izvestia Azerbajdzhanskogo filial AN SSSR*, 1939, № 6, pp. 74–80. (in Russ.).
- Dedkov A.P., Malysheva O.N., Porman S.R., Rozhdestvenskii A.D. [The ancient surface alignment and the remnant relief of Udmurtia] // *Razvitie sklonov i vyravnivanie reliefa*. Kazan': Izdatel'stvo Kazanskogo universiteta, 1974, pp. 64–67. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [Results and prospects of the exploration of Curculionoidea and Chrysomeloidea beetles in plains of the eastern part of European Russia] // *Entomologicheskie issledovania v Severnoi Azii. Materialy Sibirskoi Zoologicheskoi konferentsii*. Novosibirsk. 2010a, pp. 69–71. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [Early spring aspect of the fauna of phytophagous Coleoptera (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionoidea) of the limestone reef shihanes near of Sterlitamak] // *Problemy i perspektivy izucheniya estestvennykh i antropogennykh ekosistem Urala i privileyuchikh regionov. Materialy vserossiiskoi konferentsii*. Sterlitamak,

- 2010b, pp. 63–68. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [Materials on the interesting findings of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) in the East of the Russian plain] // *Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Seriya Biologia. Nauki o Zemle*. 2011a, iss. 2, pp. 90–104. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [Peculiarities of the phytophagous beetle fauna in the north part of insular Kungur forest-steppe] // *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody*. 2011b, iss. 2, pp. 20–28. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [The beetles weevils (Coleoptera, Curculionoidea) of the Vyatka-Kama interfluve: fauna, distribution, ecology]. Izhevsk: Udmurtskii Universitet. 2012a. 340 p. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [Ecologo-geographical boundaries as the limits of distribution of insects in the Vyatka-Kama interfluve (the example of phytophagous beetles: Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea)] // *Problemy prikladnoi i regional'noi geographii. Materialy Vserossiiskoi konferentsii*. Izhevsk: Udmurtskii Universitet, 2012b, pp. 224–230. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [Peculiarities of the complex of phytophagous beetles (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionoidea) of stony slopes of the forest-steppe Trans-Volga and Cis-Urals areas] // *Lesostep' Vostochnoi Evropy: structura, dinamika, okhrana. Sbornik statei mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii*. Penza: Isdatel'stvo PGU, 2013, pp. 289–291. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [New data on the fauna and ecology of the weevils (Coleoptera, Curculionoidea) Vyatka-Kama region and Middle Preduralye] // *Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o zemle*. 2014a, V. 1, pp. 73–84. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [On the fauna and ecology of phytophagous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) of the Trans-Volga and the Cis-Urals areas] // *Entomologicheskoe Obozrenie*. 2014b, V. 93, iss. 3, pp. 568–593. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [Diversity of herbivorous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) in steppe reservates forest-steppe of the High Zavolzhie and Predurelye] // *Stepi Severnoi Evrasii. Materialy VII mezhdunarodnogo simposiuma*. Orenburg: Pechatnyi dom "Dimur". 2015a, pp. 291–293. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [Diversity of herbivorous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) in steppe communities in the forest-steppe of the high Trans-Volga region] // *Entomologicheskoe Obozrenie*. 2015b, V. 94, iss. 3, pp. 626–650. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V. [Taxonomic and chorological analysis of the herbivorous beetles fauna (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) of the East of the Russian Plain] // *Evrasiatskii entomologicheskii zhurnal*. 2016, V. 15, iss. 1, pp. 1–11. (in Russ.).
- Dedyukhin S.V., Sozontov A.N., Esyunin S.L. [On the interesting findings of spiders (Aranei) and herbivorous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) from forest-steppe of Russian Plain's East] // *Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o zemle*. 2015, iss. 1, pp. 66–77. (in Russ.).
- Dmitriev G.V. [Materials for entomofauna Zhiguli Mountains] // *Entomologicheskoe Obozrenie*. 1935, V. 25, iss. 3–4, pp. 254–264. (in Russ.).
- Egorov L.V. [New and rare species of fauna Chuvashia Coleoptera (Insecta, Coleoptera)] // *Vestnik Chuvashskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta*. Cheboksary, 2002, iss. 8, pp. 34–42. (in Russ.).
- Emel'yanov A.F. [Food specialization leafhoppers (Auchenorrhyncha) on the material of the fauna of Central Kazakhstan] // *Zoologicheskii zhurnal*. 1964, V. 43, iss. 7, pp. 1000–1009. (in Russ.).
- Emel'yanov A.F. [Review of views at the history of the formation of biota deserts of Central Asia] // *Nasekomye Mongolii*. 1972, V. 1, pp. 11–49. (in Russ.).
- Isaev A.Yu. [Ecological-faunistic review of weevils (Coleoptera: Apionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) from Ulyanovsk Province]. Ulyanovsk: Fillial MGU. 1994a. 77 p. (in Russ.).
- Isaev A.Yu. [Ecologo-faunistic review of the weevils (Coleoptera: Apionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) of the Central part of the Middle Volga region]. *Aforef. dis...kand. biol. nauk*. St.-Petersburg, 1994b. 35 p. (in Russ.).
- Isaev A.Yu. [Rare species of weevils (Coleoptera, Curculionidae) Zhiguli Reserve] // *Samarskaya Luka. Byulleten'*. Samara, 1996, iss. 7, pp. 157–164. (in Russ.).
- Isaev A.Yu. [Relict species of weevils shaped beetles (Coleoptera, Curculionoidea) in the fauna of the Ulyanovsk region] // *Problemy ekologii Ulyanovskoi oblasti: tsesy dokladov*. Ulyanovsk, 1997, pp. 61–62. (in Russ.).
- Isaev A.Yu. [Relict species of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) in the fauna of the Middle Volga region] // *Problemy entomologii evropeiskoi chaste Rossii i sopredel'nykh regionov: tsesy dokladov*. Samara, 1998, pp. 42–44. (in Russ.).
- Isaev A.Yu. [Additional data on the weevil fauna (Coleoptera, Curculionoidea: Apionidae, Dryophthoridae, Curculionidae) of Ulyanovsk Province] // *Nasekomye I paukoobraznye Ulyanovskoi oblasti*. Ulyanovsk, 2000a, pp. 65–82. (in Russ.).
- Isaev A.Yu. [Review of the fauna of leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of the Ulyanovsk Province] // *Samarskaya Luka. Bulletin'*. Samara,

2005. № 16, pp. 33–77. (in Russ.).
- Isaev A.Yu. [Key to the Coleoptera of Middle Volga area (Pt. III. Polyphaga–Phytophaga)]. Ulyanovsk: Vektor-S. 256 p. (in Russ.).
- Isaev A.Yu., Zotov A.A. [The find in the Ulyanovsk region *Adosomus roridus* Pall. (Coleoptera, Curculionidae) and additional data on the fauna and ecology of Cleoninae southeast forest-steeps of the Middle Volga] // *Priroda Simbirskogo Povol'z'ya*. 2003, pp. 72–89. (in Russ.).
- [Cadastre of invertebrates Samara Luka: study guide] / G.S. Rosenberg (ed.). Samara: Ofort, 2007. 471 p. (in Russ.).
- Korotyaev B.A. [Materials to knowledge Ceutorhynchus (Coleoptera, Curculionidae) fauna of the USSR and Mongolia] // *Nasekomye Mongolii*. Iss. 7. L.: Nauka, 1980, pp. 167–282. (in Russ.).
- Korotyaev B.A. Materials on the fauna of beetles of the superfamily Curculionoidea of Mongolia and neighboring countries // *Nasekomye Mongolii*. Iss. 11. L.: Nauka, 1990, pp. 216–234. (in Russ.).
- Korotyaev B.A. [The geographical spread of weevils subfamily Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae)] // *Entomologicheskoe Obozrenie*. 2008. V. 87, iss. 4, pp. 854–879. (in Russ.).
- Korotyaev B.A. [Weevils subfamily Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) of Russia and adjacent countries: taxonomy, morphology, lifestyle, distribution]. *Dis. v vide nauchnogo doklada ... doct. biol. nauk*. St.-Petersburg, 2012. 47 p. (in Russ.).
- Krasheninnikov I.M. [Analysis of relict flora of the Urals in relation to the history and paleogeography of the Pleistocene] // *Sovetskaya botanika*. 1937. № 4, pp. 16–45. (in Russ.).
- Legalov A.A. [Contribution to the knowledge of the genus *Kytorhinus* Fisch. (Coleoptera, Chrysomelidae: Bruchinae)] // *Amurskii zoologicheskii zhurnal*. 2011. V. 3, iss. 3, pp. 262–264. (in Russ.).
- Lopatin I.K. [The systematic structure and zoogeographical characteristic fauna of leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of the European part of the USSR] // *Materialy VII mezhdunarodnogo simpoziuma po entomofaune Srednei Evropy*. L.: Nauka, 1979, pp. 179–182. (in Russ.).
- Mil'kov F.N. [The impact of the relief on the vegetation and animal world (bio geomorphological sketches)]. M.: Gosudarstvennoe izdatel'stvo geographicheskoy literatury, 1953. 160 p. (in Russ.).
- Mil'kov F.N. [Physical geography: the doctrine of landscapes and geographical zoning]. Voronezh: Izdatel'stvo Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. 1986. 328 p. (in Russ.).
- Mikhailov Yu.E. [Leaf beetles of Urals (Coleoptera, Chrysomelidae): history and prospects of studying] // *Uspekhi entomologii na Urale: sbornik nauchnykh trudov*. Ekaterinburg: Aerokosmoecologia, 1997, pp. 68–75. (in Russ.).
- Mikhailov Yu.E. [About leaf beetle of the endemic Urals, or that such *Chrysolina poretzkyi* Jacobson (Coleoptera, Chrysomelidae)] // *Izvestiya Chelebinskogo nauchnogo tsentra*. 2006, iss. 1 (31), pp. 114–118. (in Russ.).
- Mikhailov Yu.E. [Contribution to knowledge of the subgenus *Arctolina* of the Genus *Chrysolina* (Coleoptera, Chrysomelidae)] // *Zoologicheskii zhurnal*. 2008, V. 87, № 10, pp. 1211–1219. (in Russ.).
- Mikhailov Yu.E. [Highmountain-foothills disjunction and mountain-belt ecological races in leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae)] // *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2009, № 5, pp. 141–145. (in Russ.).
- Namzalov B.B. [The concept of “Relicts” in geobotany: historical and contemporary approaches] // *Izvestia Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2012. V. 14, № 1 (7), pp. 1799–1804. (in Russ.).
- Pavlov S.I. [Causes and conditions of preservation of the “core” of relict flora and fauna in the Zhiguli and adjacent to them territories] // *Samarskaya Luka. Bulletin*. 2007, № 4, pp. 744–755. (in Russ.).
- Prisnyi A.V. [Extrazonal groups in the fauna of terrestrial insects Southern of Centralrussian upland]. Belgorod: Izdatel'stvo Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta, 2003. 291 p. (in Russ.).
- Sinitin V.M. [The ancient climates of Eurasia. Part 1: Paleogene and Neogene]. L.: Izdatel'stvo Leningradskogo universiteta, 1965. 167 p. (in Russ.).
- Khruloeva O.A., Korotyaev B.A. [Weevils (Coleoptera, Apionidae, Curculionidae) of Wrangel Island] // *Entomologicheskoe Obozrenie*. 1999. V. 78, iss. 3, pp. 648–670. (in Russ.).
- Shadrin V.A. [The main stages of the transformation of the way of flora and preservation of relicts in Udmurtia] // *Vestnik udmurtskogo universiteta*. 1995, № 3, pp. 104–115. (in Russ.).
- Ebel' A.L. [Flora of the north-western part of the Altai-Sayan province: composition, structure, origin, anthropogenic transformation]. *Aftoref. dis...doct. biol. nauk*. Tomsk. 2011. 39 p. (in Russ.).
- Colonnelli E., Knutelski S. Redescription and new records of *Ranunculifilus pseudinclemens* (Dieckmann, 1969), with a key to the species of the genus (Coleoptera: Curculionidae: Ceutorhynchinae). *Genus*. 2005, V. 16, № 4, pp. 619–627.
- Catalogue of Palearctic Coleoptera. V. 8. Curculionoidea II. Loeb I. and Smetana A. (eds.). Leiden, Brill, 2013. 700 p.
- Dubatolov V.V., Kosterin O.E. Nemoral species of

Lepidoptera (Insecta) in Siberia: a novel view on their history and the timing of their disjunctions. *Entomologica Fennica*. 2000. V. 11, pp. 141–166.
Legalov A.A., Dudko R.Yu., Zinovyev E.V. Subfossil weevils (Coleoptera, Curculionoidea) from the central part of West Siberia provide evidence of range expansion during the last glaciations. *Quaternary International*. 2015. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.11.043>

Об авторе

Дедюхин Сергей Викторович, кандидат биологических наук, доцент кафедры экологии животных
ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет»
426034, Ижевск, ул. Университетская, 1 (корп. 1); Ded@udsu.ru; 89124616378

Zinovyev E.V. A. history of ground-beetle faunas of West Siberia and the Urals during the Late Pleistocene to Holocene. In: Back to the Roots and Back to the Future? Towards a New Synthesis between Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology. Sofia, Moscow, Pensoft Publishers, 2008, pp. 89–99.

Поступила в редакцию 01.03.2016

About the author

Dedyukhin Sergej Viktorovich, candidate of Biology, Associate professor of Department of animal ecology
Udmurt State University. Universitetskaya st., 1/1, Izhevsk, Russia, 426034; Ded@udsu.ru; 89124616378

