

УДК 595.768 (470.4/5)

**ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И КОРМОВАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ  
РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ ЖУКОВ (COLEOPTERA: CHRYSOMELOIDEA,  
CURCULIONOIDEA) НА ВОСТОКЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ**

© С. В. Дедюхин

Удмуртский государственный университет  
ул. Университетская, 1/1, Ижевск, 426034, Россия  
E-mail: Ded@udsu.ru  
Поступила 20.12.2015

Обобщены данные по трофическим связям жесткокрылых с растениями на востоке Русской равнины и рассмотрена в сравнительном плане степень пищевой специализации разных групп жуков-фитофагов. По широте регионального трофического спектра в надсем. Curculionoidea в целом (и семействах Curculionidae и Arionidae в частности) лидирующее положение занимают монофаги и узкие олигофаги, а в надсем. Chrysomeloidea (и сем. Chrysomelidae) — умеренные и широкие олигофаги. При этом среди долгоносикообразных жуков 2/3 видов фауны (66 %) тесно связаны с растениями одного рода; напротив, в надсем. Chrysomeloidea почти 40 % видов способны развиваться на разных родах одного семейства при значительно меньшей доле узкоспециализированных форм (43 %). Более высокий уровень кормовой специализации долгоносиков (Curculionidae, Arionidae), а также зерновок (Bruchidae) в сравнении с листоедами (Chrysomelidae), вероятно, обусловлен эндофагией личинок большинства видов данных семейств.

Анализ распределения жуков по кормовым растениям показал, что трофически специализированные формы в пределах востока Русской равнины освоили растения из 65 семейств (около 60 % региональной флоры). При этом распределение жуков по семействам растений очень неравномерно. Подавляющее большинство специализированных видов (78 %) сосредоточено на 15 семействах растений, из них на 3 семействах (Asteraceae, Fabaceae, Brassicaceae) в сумме живет более 1/3 видов (37 %). Монофаги и узкие олигофаги отмечены на 201 роде растений из 59 семейств. Многоядные формы зарегистрированы на 58 семействах.

Своеобразие распределения жуков-фитофагов по кормовым растениям (в сравнении с другими группами растительноядных насекомых) заключается в высокой доле видов, развивающихся на ценофобах (в особенности из сем. Brassicaceae), характерных для пионерных стадий сукцессий с разреженным травянистым покровом, при незначительном числе видов, тесно связанных со злаками и осоками. Наиболее ярко выражены эти особенности в фауне жуков-долгоносиков (Curculionidae).

*Ключевые слова:* жуки-фитофаги, Chrysomeloidea, Curculionoidea, восток Русской равнины, трофическая специализация, кормовые растения.

Надсемейства Chrysomeloidea и Curculionoidea — крупнейшие группы растительноядных жесткокрылых, имеющие тесные трофические и топические связи с растениями, которые выработались на основе разных морфологических и экологических адаптаций, что определяет важность сравнительного подхода при их изучении.

Фауна листоедов и долгоносиков отдельных регионов востока Русской равнины к настоящему времени изучена с высокой степенью полноты (Лебедев, 1906; Яковлев, 1910; Шернин, 1974; Исаев, 1994а, б, 2000, 2005, 2007; Юферев, 2001; Исаев, Зотов, 2003; Исаев и др., 2004; Дедюхин и др., 2005; Егоров, Исаев, 2006; Кадастр..., 2007; Дедюхин, 2011а, б, 2012, 2013а, 2014а, б, 2015; Yunakov et al., 2012; Дедюхин и др., 2015, и др.). С учетом неопубликованных данных автора на этой территории в общей сложности зарегистрирован 1251 вид жуков-фитофагов из изученных групп, из них Curculionidae — 586 видов, Chrysomelidae — 429, Apionidae — 101 вид.

Во многих из перечисленных работ указываются трофические связи видов. Однако разносторонний анализ пищевой специализации фауны долгоносикообразных жуков ранее выполнен лишь в Ульяновской обл. (Исаев, 1994а) и Вятско-Камском междуречье (Дедюхин, 2013б), а обобщенная характеристика пищевой специализации разных групп растительноядных жуков и сравнительный анализ трофических связей листоедов и долгоносиков на востоке Русской равнины ранее не проводились. Нам неизвестны подобные работы и в других частях Палеарктики.

#### ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Восток Русской равнины (далее ВРР) занимает обширную территорию, расположенную в пределах 53—60° с. ш., 48—57° в. д. и включает лесостепь Приволжской возвышенности, Низменного и Высокого Заволжья, Вятско-Камский регион, Среднее и отчасти Южное (лесостепное) Предуралье. ВРР входит в региональный отрезок бореального экотона от юга средней тайги до южной лесостепи включительно. Общая протяженность этого природного надрегиона с севера на юг составляет около 900 км, с запада на восток — около 500 км. Здесь находятся следующие административные регионы: Удмуртия, Татарстан, Чувашия, Кировская, Ульяновская области, север и центр Самарской и северо-запад Оренбургской областей, Пермский край и Башкортостан (на восток до Урала).

В основу статьи положен фаунистический и экологический материал, собранный автором в течение многолетних (1990—2015 гг.) исследований, охвативших большую часть территории ВРР. Трофические связи жуков устанавливались с применением комплекса методов, основными из которых были сбор с кормовых растений (путем стряхивания жуков в сачок с растений конкретных видов, ручного сбора с поверхности растений, обкашивания крон деревьев и кустарников, раскопок в основании растений) и регистрация фактов питания жуков и личинок. В необходимых случаях для уточнения и проверки возможности питания видов на растении ставились лабораторные эксперименты в садках, а также собирались части растений (корни, стебли, плоды), содержащие личинок или куколок, с последующим выведением имаго в лабораторных условиях. Некритическое использование данных, полученных при сборах с растений (особенно в ходе энтомологического кошения), может приводить к ошибкам в определении основного кормового спектра видов (засорение его случайными для фитофага растениями), что отмечалось неоднократно (Медведев, Рогинская, 1988; Богачева, Ольшванг, 1998; Беньковский, 2011). Поэтому единичные находки жуков на растении, а также отмеченные факты пробного или дополнительного питания не учитывались, а полученные данные сопоставлялись с литературными сведениями по известным кормовым растениям видов.

Поскольку круг кормовых растений на протяжении всего ареала вида обычно шире, чем в отдельных его частях, необходимо разграничивать ис-

тинный (по всему ареалу) и условный (региональный) трофические спектры (Исаев, 1994б; Дмитриева, 2006; Дедюхин, 2013б). При анализе фауны мы учитывали лишь связи видов с растениями на исследуемой территории.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

С учетом оригинального материала и критического анализа всех литературных источников, в которых содержатся сведения о кормовых связях жуков-фитофагов на ВРР, с высокой степенью полноты удалось определить круг основных кормовых растений у подавляющего большинства (1198) видов изучаемой фауны.

Ниже проведен анализ кормовой специализации растительноядных жесткокрылых ВРР по широте трофического спектра и по распределению фитофагов между систематическими группами кормовых растений.

### АНАЛИЗ ШИРОТЫ ТРОФИЧЕСКИХ СПЕКТРОВ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ ЖУКОВ ФАУНЫ ВРР

Наглядным критерием степени кормовой специализации таксонов растительноядных насекомых выступает соотношение в них трофических групп.

Существует ряд экологических классификаций растительноядных насекомых по широте трофического спектра (например, Емельянов, 1964; Jolivet, 1983; Медведев, Рогинская, 1988; Исаев, 1994в; Дмитриева, 2006; Гордеева, 2009; Беньковский, 2011; Дедюхин, 2013б), в разной степени детализированных. В данной статье принята обобщенная классификация, уже использованная ранее для анализа региональных фаун долгоносиков (Исаев, 1994а; Хрисанова, 2006), с выделением следующих трофических групп.

1. **Монофаги.** Виды, в регионе трофически тесно связанные с одним или немногими очень близкими видами (в пределах секции или подсекции) растений. В большинстве случаев можно говорить об условной монофагии, когда фитофаг связан с одним видом растений только в пределах региона, но полный кормовой спектр его более широк.

2. **Узкие олигофаги.** Группа видов, развитие которых происходит на разных видах одного рода или двух близких родов растений.

3. **Узкодизъюнктивные олигофаги.** Виды развиваются на некоторых видах растений из нескольких не близко родственных родов одного семейства, отсутствуя на ряде других. В этой экологической группе наблюдается выбор растений в пределах семейства, подходящих фитофагу по габитусу либо занимаемым биотопам. Этот тип специализации ближе к широкой олигофагии.

4. **Широкие олигофаги.** Виды, развивающиеся на растениях разных родов одного крупного семейства или двух близких (в таксономическом и экологическом отношениях) семейств (часто включающих древесные формы или гигрофиты). К этой же группе в статье отнесены умеренные олигофаги, трофически ограниченные одной трибой или подсемейством крупного семейства растений. Последний вариант кормовой специализации среди растительноядных жуков встречается часто.

5. **Широккодизъюнктивные олигофаги.** Виды, живущие на некоторых родах растений из 2 (реже 3) систематически не близких семейств, иногда относящихся к разным жизненным формам. Во многих случаях они являются «биотопическими олигофагами», а потенциально — полифагами.

Соотношение групп растительноядных жуков по широте основного регионального трофического спектра в фауне востока Русской равнины

Трофическая группа	Число видов	Доля в фауне (%)
Монофаги	313	26
Узкие олигофаги	365	30.5
Узкодизъюнктивные олигофаги	30	2.5
Умеренные и широкие олигофаги	324	27
Широкодизъюнктивные олигофаги	39	3.5
Полифаги	127	10.5
Всего видов:	1198	100

6. Полифаги — виды, питающиеся на широком круге растений из 3 и большего числа семейств.

В первые две группы входят узкоспециализированные формы (на уровне одного рода растений), в третью и четвертую — широкоспециализированные фитофаги (на уровне семейства растений). Несмотря на то что кормовой спектр широкодизъюнктивных олигофагов и даже большинства полифагов также заметно ограничен, их можно объединить в надгруппу многоядных форм (трофически связанных с несколькими семействами растений).

Как следует из табл. 1, среди жуков-фитофагов подавляющее большинство относится к трофически специализированным формам (1032 вида; 86 % фауны). Монофаги и узкие олигофаги в сумме (681 вид; 56.5 %) резко преобладают над широкими олигофагами (включая умеренных и узкодизъюнктивных) (354 вида; 29.5 %). На долю многоядных видов (полифагов и широкодизъюнктивных олигофагов) приходится лишь 14 % (166 видов).

Очень высокий уровень трофической специализации жуков изученных надсемейств хорошо виден при сравнении с другими группами растительноядных насекомых. Так, по материалам региональных работ, проведенных в Поволжье (Смирнова, 2009; Дюжаева, 2011) и на северо-востоке Европейской России (Зиновьева, 2007), среди гемиптероидных насекомых (Hemipteroidea) преобладают широкие олигофаги, узких олигофагов немного больше лишь среди тлей (Aphidoidea) (при невысокой доле монофагов). Из растительноядных клопов (Heteroptera) до 1/3 видов относится к полифагам. Доминирование полифагов и широких олигофагов над узкоспециализированными формами наблюдается и в фаунах чешуекрылых (Аникин, 1995; Сачков, 1996; Белова, 2011; Аникин, Сусарев, 2014). Многоядность характерна для саранчовых прямокрылых. Из других групп растительноядных жесткокрылых полифагия наблюдается у почвенных личинок большинства видов хрущей (Насекомые..., 1974) и щелкунов (Черепанов, 1957; Насекомые..., 1974). Лишь среди антофильных блестянок (Nitidulidae) и хортфильных златок (Buprestidae) значительную долю составляют узкие олигофаги (Определитель..., 1965; Насекомые..., 1974; Курочкин, 2007).

#### СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТРОФИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ РАЗНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ ЖУКОВ

Надсемейства Chrysomeloidea и Curculionoidea существенно различаются по соотношению групп с разной шириной спектра трофических связей (табл. 2). В обоих надсемействах преобладают трофически специализированные формы. Принципиальные отличия заключаются в том, что в надсем.

Таблица 2

Доля групп с разной широтой основного регионального трофического спектра в надсемействах и семействах растительноядных жуков в фауне востока Русской равнины

Таксоны	Число видов и доля в фауне (%)					
	Монофаги	Узкие олигофаги	Узкодизъюнктивные олигофаги	Умеренные и широкие олигофаги	Широкодизъюнктивные олигофаги	Полифаги
<b>Надсем. CHRYSOMELOIDEA</b>						
Cerambycidae	64 (12.5)	147 (30.5)	5 (1)	185 (38)	27 (6.5)	56 (11.5)
Chrysomelidae	8 (22)	5 (14)	—	18 (50)	1 (3)	4 (11)
Bruchidae	47 (10.5)	137 (32)	3 (1)	161 (38)	26 (5.5)	52 (13)
	10 (45)	5 (23)	1 (4.5)	6 (27.5)	—	—
<b>Надсем. CURCULIONOIDEA</b>						
Rhynchitidae, Attelabidae	251 (35.5)	218 (30.5)	25 (3)	141 (20)	11 (1.5)	71 (10)
Apionidae	2 (9.5)	8 (38)	—	9 (43)	—	2 (9.5)
Nanophyiidae	43 (43.5)	45 (46.5)	1 (1)	10 (10)	—	—
Erirhinidae	6 (60)	4 (40)	—	—	—	—
Curculionidae	3 (23)	2 (15.5)	1 (8)	4 (30.5)	—	3 (23)
	191 (34)	158 (28)	23 (4)	117 (21)	10 (1.5)	66 (11.5)

Curculionoidea лидирующее положение занимают монофаги и узкие олигофаги (в целом 66 %), а в надсем. Chrysomeloidea — умеренные и широкие олигофаги (39 %), при низком проценте монофагов (12.5 %). Показательно и соотношение многоядных форм. Если в надсем. Chrysomeloidea к полифагам и ширококодизъюнктивным олигофагам относится 17 % видов, то в надсем. Curculionoidea — всего 11.5 %. При этом из переходных трофических групп среди Curculionoidea больше узкодизъюнктивных олигофагов, а среди Chrysomeloidea — ширококодизъюнктивных. Интересно также, что доля узких олигофагов в этих надсемействах практически одинакова (по 30.5 %).

Налицо различие и в степени трофической специализации ведущих семейств растительноядных жуков: Chrysomelidae и Curculionidae (табл. 2). У листоедов пищевая специализация в основном выражена на уровне семейств растений (39 %) и в меньшей степени — на уровне родов (32 %), а у долгоносиков — на уровне отдельных родов и видов растений, причем региональные монофаги (34 %) заметно преобладают над узкими олигофагами (28 %). Напротив, среди листоедов монофагов всего чуть больше 10 %, тогда как многоядных форм — 18.5 %.

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

В семействах Arionidae и Nanophyidae наблюдается максимальная из всех групп жуков доля узкоспециализированных форм (при отсутствии полифагов). Очень высокой степенью трофической специализации (68 % монофагов и узких олигофагов) характеризуются и близкие к листоедам зерновки (Bruchidae). Все виды из этих групп проходят развитие внутри органов растений. Напротив, в фауне веткорезов и трубкавертов (Rhynchitidae и Attelabidae), большинство видов которых развиваются в подрезанных самкой побегах или в листовых бочонках, преобладают широкие олигофаги (43 %). В этих случаях личинка питается погибающими или отмершими тканями, в которых физиологические механизмы защиты растений подавлены.

### **Трофическая специализация подсемейств листоедов и долгоносиков.**

Как следует из табл. 3, степень трофической специализации в разных подсемействах листоедов и долгоносиков имеет существенные, а порой и кардинальные отличия. По данному критерию все они достаточно четко разделяются на 3 группы.

Наиболее высоким уровнем трофической специализации обладают два крупнейших подсемейства долгоносиков (Ceutorhynchinae и Curculioninae), характеризующихся доминированием монофагов и узких олигофагов (78 % Ceutorhynchinae и 83 % Curculioninae). Обращает на себя внимание также практически полное отсутствие среди представителей этих подсемейств видов, связанных более чем с одним семейством растений (полифагов и ширококодизъюнктивных олигофагов). Высокой степенью кормовой специализации отличаются еще 4 подсемейства Curculionidae (Lixinae, Molytinae, Variidinae и Vagoinae), в которых также почти отсутствуют полифаги, но на фоне

## Соотношение трофических групп в подсемействах листоедов (Chrysomelidae) и долгоносиков (Curculionidae) фауны востока Русской равнины

Таксоны	Число видов и доля в фауне (%)					
	Монофаги	Узкие олигофаги	Узкодизъюнктивные олигофаги	Умеренные и широкие олигофаги	Широкодизъюнктивные олигофаги	Полифаги
<b>Сем. CHRYSOMELIDAE</b>						
Donaciinae	47 (10.5)	137 (33)	3 (1)	161 (38)	26 (5.5)	52 (13)
Criocerinae	7 (25)	12 (43)	—	5 (18)	1 (3.5)	3 (10.5)
Clytrinae	3 (25)	1 (8.5)	—	8 (66.5)	—	—
Cryptosephalinae	—	3 (14.5)	—	6 (28.5)	6 (28.5)	6 (28.5)
Chrysomelinae	4 (7)	7 (12.5)	1 (1.5)	15 (26)	7 (12.5)	23 (40.5)
Galerucinae	5 (8)	30 (49)	—	22 (36)	2 (3.5)	2 (3.5)
Alticinae	6 (19.5)	10 (32)	—	5 (16)	2 (6.5)	8 (26)
Cassidinae	17 (9.5)	57 (33.5)	1 (0.5)	81 (48)	8 (4.5)	8 (4.5)
	3 (10)	8 (26.5)	1 (3.5)	16 (53.5)	2 (6.5)	—
<b>Сем. CURCULIONIDAE</b>						
Molytinae	191 (34)	158 (28)	23 (4)	117 (21)	10 (1.5)	66 (11.5)
Lixinae	9 (37.5)	7 (29)	—	8 (33.5)	—	—
Baridinae	18 (29.5)	13 (22)	6 (10)	21 (34.5)	3 (5)	—
Scutorhynchinae	9 (45)	2 (10)	1 (5)	8 (40)	—	—
Curculioninae	75 (50.5)	41 (27.5)	6 (4)	25 (17)	1 (0.5)	1 (0.5)
Bagoinae	66 (41.5)	68 (42.5)	3 (2)	22 (14)	—	1 (0.5)
Hyperinae	7 (37.5)	6 (31.5)	1 (5)	3 (16)	1 (5)	1 (5)
Entiminae	1 (5)	8 (38)	3 (14)	9 (43)	—	—
	3 (3)	11 (11)	1 (1)	19 (19)	6 (6)	61 (61)

большого количества узкоспециализированных форм (от 51 до 69 %) наблюдается и довольно высокая доля широких олигофагов (21—45 %). Во всех этих группах абсолютное большинство видов развивается внутри растений, а немногочисленные представители эктофагов на стадии личинки (роды *Pelenotus* и *Cionus*) — филлофаги.

Вторая группа подсемейств характеризуется преобладанием олигофагов (узких и широких) при небольшом участии монофагов и полифагов (последних в некоторых подсемействах нет). Это в первую очередь трофически специализированные группы листоедов (*Alticinae*, *Chrysomelinae*, *Cassidinae*, *Stiocerinae*), а из долгоносиков — *Hyperinae*. Для них характерно превалирование на стадии личинки эктофагии (филлофагии или ризофагии) при сохранении тесных связей с растениями в течение всего онтогенеза. Сходная картина, но с повышенной долей в основном спектре узких олигофагов, наблюдается в подсем. *Dopaciinae*, представленном водными и болотными формами. Личинки радужниц живут под водой и высасывают соки из корней, корневищ или листьев (Беньковский, 2011).

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

**Общая характеристика распределения жуков-фитофагов по семействам растений.** Первой и до настоящего времени единственной попыткой комплексного анализа закономерностей распределения насекомых по кормовым растениям (на уровне родов и семейств) в пределах бывшего СССР стала статья Емельянова (1967). Из-за недостатка сведений о долгоносикообразных жуках они не были использованы при анализе. Впоследствии важнейшие особенности распределения этой крупнейшей группы растительноядных жуков по таксонам кормовых растений и закономерности формирования группировок долгоносиков на растениях в разных частях ареала были отражены в работах Коротяева с соавт. (Коротяев, Чолокава, 1989; Konstantinov et al., 2009; Коротяев, 2012). В частности, были показаны связь значительной части видов долгоносиков с растениями-ценофобами и относительная обедненность их комплексов на эдификаторах растительного покрова. В настоящее время анализ распределения по семействам кормовых растений проводится в большинстве эколого-фаунистических работ, посвященных листоедам или долгоносикам (Дубешко, Медведев, 1989; Исаев, 1994а; Дмитриева, 2006; Беньковский, 2011, и др.), он выполнен и автором на примере фауны долгоносикообразных жуков Вятско-Камского междуречья (Дедюхин, 2013б). Однако до настоящего времени ни в одном исследовании нет такого анализа обоих этих ведущих надсемейств жуков-фитофагов.

Всего растительноядные жуки из изученных групп отмечены на 75 семействах сосудистых растений из примерно 115 семейств (65 %) аборигенной флоры ВРР. Еще один вид, по литературным данным (Mazur, 2005), — монофаг на листостебельном мхе [*Ricciocarpus natans* (L.) Corda]. Если из этой группы исключить семейства отделов папоротниковидных и плауновидных, на представителях которых местные виды жесткокрылых не развиваются, то доля заселяемых семейств хвощевых, голосеменных и цветковых растений составит около 75 %. Специализированные формы отмечены на 65 семействах, что подчеркивает важнейшую роль кормовых связей в эволюции этих групп растительноядных жесткокрылых.



В основном жуки-фитофаги связаны с покрытосеменными. Из 1037 трофически специализированных видов региональной фауны лишь 4 обитают на хвощах и 24 вида (21 вид долгоносикообразных жуков и 3 вида листоедов) — на хвойных. Кроме того, в южной лесостепи не исключено обнаружение долгоносиков на эфедре (*Ephedra distachya* L.) (Ephedraceae) [один такой вид — *Platypteronyx ?auritus* (Kirsch) — найден автором в степной зоне на юге Оренбургской обл.].

Из цветковых изучаемые группы жесткокрылых явно предпочитают растения из класса двудольных (Magnoliopsida). С однодольными (Liliopsida) тесно связан лишь 91 вид (8.8 %), из них 55 видов Chrysomeloidea (11.2 % от фауны фитофагов из этого надсемейства) и 36 видов Curculionoidea (4.9 % фауны).

Распределение разнообразия растительноядных жесткокрылых по семействам кормовых растений очень неравномерно. По общему числу связанных с ними видов лидирующее положение занимают 5 семейств: Asteraceae (210 видов), Fabaceae (180), Salicaceae (136), Brassicaceae (118) и Rosaceae (107) (табл. 4). Еще на 5 семействах представлено более чем по 50 видов растительноядных жуков.

По количеству специализированных форм жуков-фитофагов резко преобладают 3 семейства: Fabaceae (137 видов), Asteraceae (137 видов) и Brassicaceae (118 видов), на которых в сумме обитает 37 % монофагов и олигофагов. Из этого числа 244 вида трофически ограничены одним родом (или двумя близкими родами) кормовых растений (36 % монофагов и узких олигофагов). При этом на 15 семействах специализировано 808 видов (78 %), а на остальных 50 — лишь 222 (22 %). На 35 семействах известно до 5 специализированных видов, а на 21 из них зарегистрировано всего по 1 или 2 вида жуков. Эти факты подтверждают представления Емельянова (1967) о различиях между консорциями растительноядных насекомых.

Наиболее разнообразные группировки олигофагов и монофагов связаны с представителями крупных семейств растений, однако из этой закономерности есть исключения. Например, число специализированных видов на таких обширных группах, как злаки и осоки, меньше, чем на ивовых (представленных на ВРР всего двумя родами).

Неравномерно распределение по семействам растений форм жуков с узкой и широкой специализацией (табл. 4). Виды, развивающиеся на растениях одного рода, преобладают на представителях семейств Fabaceae, Asteraceae, Lamiaceae, Polygonaceae и Plantaginaceae. Напротив, широкие олигофаги составляют большинство среди фитофагов Rosaceae и Chenopodiaceae. Примерно равное соотношение узкоспециализированных форм и широких олигофагов наблюдается среди потребителей Brassicaceae, Surrageae и Boraginaceae.

Многоядные виды найдены на растениях из 58 семейств, в том числе на Asteraceae (73 вида), Salicaceae (68 видов), Rosaceae (67 видов), Betulaceae (60 видов) и Fabaceae (40 видов) (табл. 4). На буковых (Fagaceae), представленных на ВРР всего 1 видом (*Quercus robur* L.), обитает 16 региональных монофагов и 46 многоядных видов. Среди потребителей 22 семейств растений, содержащих наиболее богатые группировки жуков, присутствуют как трофически специализированные, так и многоядные формы. Однако распределение видового богатства полифагов по семействам растений принципиально отличается от такового у олигофагов и монофагов. Они преобладают среди фитофагов 3 семейств древесных растений (Rosaceae, Betulaceae и Fagaceae), лишь немного уступая олигофагам на Salicaceae и Rosaceae. Показательно, что отношение числа видов дендро-тамнобионтов к числу хортобионтов среди трофически специализированных форм на ВРР составляет 1 : 4.5, а среди многоядных видов (полифагов и широкодизъюнктивных олиго-

Распределение трофических групп жуков надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea на ведущих семействах кормовых растений на востоке Русской равнины

Семейство	Всего	Сп	М	Оу	Ош	ИСП (%)	Мн
1. Asteraceae	210	137	45	44	48	65	73
2. Fabaceae	180	137	39	61	37	78	43
3. Salicaceae	136	68	10	40	18	50	68
4. Brassicaceae	118	110	33	22	56	93	7
5. Rosaceae	107	40	7	13	20	37	67
6. Betulaceae	89	29	9	13	7	36	60
7. Lamiaceae	82	58	21	20	17	71	24
8. Polygonaceae	72	37	14	10	13	51	35
9. Fagaceae	62	16	16	—	—	26	46
10. Poaceae	59	36	4	5	27	61	23
11. Cyperaceae	42	20	1	10	9	48	22
12. Plantaginaceae	41	32	12	18	2	78	9
13. Chenopodiaceae	39	25	5	3	17	64	14
14. Boraginaceae	36	29	9	5	15	81	7
15. Pinaceae	33	25	14	3	8	76	8
16. Ranunculaceae	30	16	5	9	2	53	15
17. Apiaceae	27	20	4	—	14	74	9
18. Caryophyllaceae	25	20	1	11	8	80	5
19. Euphorbiaceae	21	19	2	15	2	90	2
20. Scrophulariaceae	20	15	5	6	4	75	5
21. Lythraceae	19	16	9	4	3	84	3
22. Malvaceae	15	12	4	5	3	80	3

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

фагов) — 1 : 2.5. Большое количество полифагов на древесных растениях и на злаках объясняется максимальным обилием растений этих групп в биоценозах, а также отсутствием у них специфических вторичных метаболитов, высокотоксичных для насекомых-фитофагов.

Обращает на себя внимание чрезвычайно низкое число многоядных форм на крестоцветных (отмечено всего 7 таких видов, из которых большинство — широкодизъюнктивные олигофаги), что, вероятно, связано с эффективными биохимическими барьерами этих растений против многоядных форм. Отсутствием либо очень малым количеством полифагов характеризуются также семейства Euphorbiaceae, Lythraceae и Alliaceae, с которыми связаны довольно крупные группировки специализированных форм.

Уровень своеобразия комплексов фитофагов на семействах растений наглядно можно показать отношением числа трофически специализированных форм к общему количеству зарегистрированных на семействе видов.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Исаев (1994в) для оценки защищенности растений определенного семейства от трофически неспециализированных видов предложил сходный по смыслу индекс — отношение числа олигофагов к числу полифагов.

Так, из 10 наиболее богатых консорциев на уровне семейств растений самой высокой степенью специфичности отличаются комплексы на крестоцветных (индекс специфичности равен 93 %), подорожниковых (78), бобовых (78), губоцветных (71) и сложноцветных (65 %). Из семейств растений, характеризующихся средними показателями видового богатства связанных с ними жуков, наиболее специфичными группировками обладают молочайные (90 %), дербенниковые (84 %), бурачниковые (81 %), гвоздичные и мальвовые (по 80 %), сосновые (76 %), норичниковые (74 %). Все они имеют эффективные средства защиты от многоядных фитофагов (специфичный для каждой группы комплекс токсичных вторичных метаболитов). Например, у крестоцветных — это цианогенные серосодержащие гликозиды, у бобовых — другие группы цианогенных гликозидов и алкалоиды, у гвоздичных — сапонины, у сосновых — эфирные масла и смолы (Яковлев, Челомбитко, 1990). Напротив, низкая доля трофически специализированных форм (и соответственно высокий процент полифагов) наблюдается в группировках жуков-фитофагов на буковых (индекс специфичности — 26 %), березовых (36 %), розоцветных (37 %) и ивовых (50 %), что подтверждает сниженность биохимических барьеров древесных растений для многоядных видов.

Распределение жуков-фитофагов по семействам растений существенно отличается от такового в других группах насекомых. Так, наиболее крупные комплексы гемиптероидных (цикадовых, тлей и клопов) связаны со злаками (Емельянов, 1964, 1965, 1967; Смирнова, 2009). Очень высокий процент фитофагов злаков наблюдается и среди чешуекрылых, особенно булавоусых (Кошкин, 2012). В региональных лепидоптерофаунах по многообразию их немного превосходят лишь потребители сложноцветных (Аникин, 1995; Сачков, 1996), тогда как среди растительноядных жесткокрылых по числу специализированных видов комплекс фитофагов злаков занимает только 8-е место. С другой стороны, среди жуков отмечается наибольшая из всех отрядов насекомых доля видов, связанных с крестоцветными.

**Распределение надсемейств жуков-фитофагов по семействам растений.** Ширина спектра заселяемых семейств растений у двух надсемейств примерно одинакова. Трофически специализированные виды и подвиды Curculionoidea зарегистрированы на 53 семействах, Chrysomeloidea — на 50. Представители обоих надсемейств жуков отмечены на 41 семействе растений, в том числе на 24, освоенных наибольшим числом видов жуков. Таким образом, трофические спектры двух надсемейств жуков-фитофагов на уровне семейств растений существенно перекрываются (почти на 65 %). Возможно, это связано со сходством в обменных процессах видов из этих групп и, следовательно, значительным сходством их возможностей в обезвреживании определенного круга растительных токсинов при выработке трофических связей, что в свою очередь, вероятно, объясняется относительной филогенетической близостью Chrysomeloidea и Curculionoidea.

Однако по соотношению видового богатства на разных семействах растений эти два надсемейства жуков существенно различаются. Так, из 22 семейств растений, на которых зарегистрировано более 10 специализированных видов жуков-фитофагов, представители надсем. Curculionoidea резко преобладают на 10 (в том числе на Fabaceae, Brassicaceae, Plantaginaceae, Scrophulariaceae, Caryophyllaceae), а виды Chrysomeloidea — только на 3 (Poaceae, Superaceae, Euphorbiaceae). Высокое видовое богатство представителей обоих надсемейств наблюдается на 9 семействах (в том числе Asteraeae, Salicaceae, Rosaceae, Lamiaceae, Polygonaceae, Betulaceae).

На 23 семействах растений развиваются виды лишь одного надсемейства. Из них на 13 (в частности на Campanulaceae, Lemnaceae, Papaveraceae, Fumariaceae, Violaceae) встречаются только Curculionoidea, на 10 семейств

вах (в том числе Convolvulaceae, Solanaceae, Asparagaceae, Rubiaceae, Linaceae, Cannabaceae, Dipsacaceae) — только Chrysomeloidea. Следует отметить, что вьюнковые, льновые и коноплевые специфичны для Chrysomeloidea лишь в региональной фауне, в Азии на растениях из этих семейств обитают немногочисленные виды долгоносиков. Показательно, что все семейства растений, заселяемые представителями лишь одной из групп жуков-фитофагов, содержат немногие их виды (не более 7), а на 12 из них известно по 1 или 2 специализированных вида.

**Распределение семейств растительноядных жуков по семействам кормовых растений.** Распределение по семействам растений трофически специализированных форм в разных семействах жуков-фитофагов имеет гораздо более существенные различия, чем на уровне надсемейств.

Монофаги и олигофаги в сем. Curculionidae представлены на 50 семействах растений. Наиболее разнообразные группировки наблюдаются на Brassicaceae (76 видов), Asteraceae (64 вида), Fabaceae (59 видов) и Salicaceae (35 видов) (табл. 5). Напротив, они малочисленны на таких крупных семействах, как Poaceae, Superaceae, Ariaceae. В целом долгоносики явно преобладают на большинстве (11 из 19) наиболее заселяемых жуками семействах растений.

Трофически специализированные виды листоедов присутствуют на 33 семействах растений региональной флоры, в том числе на Asteraceae (54 вида), Brassicaceae (32 вида), Salicaceae (31 вид) и Lamiaceae (30 видов). Значительные их группировки содержат также Superaceae (17 видов), Poaceae (16 видов), Euphorbiaceae (15 видов), Betulaceae (14 видов) и Boraginaceae (12 видов). При этом на осоковых, злаках и молочайных специализированные виды листоедов преобладают над другими группами жуков, а на березовых и бурачниковых видовое богатство Chrysomelidae и Curculionidae одинаково. С другой стороны, обращают на себя внимание чрезвычайно малое число специализированных форм листоедов на Fabaceae [*Derocrepis rufipes* (L.) и *Altica carinthiaca* (Wse.)] и отсутствие их на ряде семейств, заселяемых долгоносиками.

Распределение других семейств жуков-фитофагов по семействам растений еще более неравномерное. Два из них наиболее разнообразны на Fabaceae: Arionidae (54 вида; 53.5 % от числа видов семейства в региональной фауне) и Bruchidae (18 видов; 81 %); по числу специализированных видов на бобовых семееды (Arionidae) приближаются к долгоносикам. Именно присутствие обширных группировок жуков из этих 3 семейств (Curculionidae, Arionidae и Bruchidae) определяет лидирующее положение Fabaceae (наравне с Asteraceae) по общему числу специализированных видов жуков-фитофагов.

Семееды развиваются на 11 семействах растений, при этом среди растительноядных жуков они преобладают на Malvaceae (9 из 12 видов, специализированных на мальвовых). Значительные группировки присутствуют также на гречишных (10 видов) и губоцветных (8 видов). Подавляющее большинство видов сем. Nanophytidae тесно связано с Lythraceae (9 видов). На дербенниковых это доминирующая группа среди жуков-фитофагов, а 1 реликтовый вид [*Pericartiellus telephii* (Bed.)] живет на очитках (сем. Crassulaceae). 12 из 15 видов сем. Eriirhinidae тесно связаны с однодольными (в основном околоводными злаками и осоковыми), 2 — с хвощами (*Grypus equiseti* и *G. brunnirostris*) и 1 (*Tanysphyrus ater*), вероятно, с водным мхом.

Среди усачей, развивающихся на травянистых растениях, наибольшее число видов олигофагов связано со злаками (8), гораздо меньше их на сложноцветных (4 вида). Только сем. Cerambycidae представлено специализированными видами на ворсянковых (Dipsacaceae) (3 вида). Еще на 7 семейств

Таблица 5

Распределение по ведущим семействам кормовых растений трофически специализированных видов из разных семейств жуков-фитофагов на востоке Русской равнины

Семейство растений	Надсемейства Chrysomeloidea и Curculionoidea					
	Chrysomelidae	Bruchidae	Rhynchitidae и Ateulabidae	Eirrhinidae	Apionidae	Curculionidae
1. Fabaceae	4	18	—	—	54	59
2. Asteraceae	54	—	—	—	11	64
3. Brassicaceae	32	—	—	—	—	76
4. Salicaceae	31	—	3	—	1	35
5. Lamiaceae	30	—	—	—	8	17
6. Rosaceae	12	—	12	—	—	15
7. Polygonaceae	9	—	—	—	10	19
8. Chenopodiaceae	11	1	—	—	—	12
9. Poaceae	16	—	—	4	—	6
10. Plantaginaceae (включая <i>Linaria</i> и <i>Veronica</i> )	11	—	—	—	—	21
11. Betulaceae	12	—	3	—	1	14
12. Boraginaceae	12	—	—	—	—	12
13. Cyperaceae	17	—	—	4	—	3
14. Pinaceae	3	—	—	—	—	20
15. Euphorbiaceae	15	—	—	—	—	1
16. Caryophyllaceae	4	—	—	—	—	15
17. Fagaceae	1	—	1	—	—	14
18. Ranunculaceae	7	—	1	—	—	5
19. Apiaceae	7	—	—	—	—	7
20. Scrophulariaceae	3	—	—	—	—	11
21. Lythraceae	3	—	—	—	9	1
22. Malvaceae	2	—	—	—	10	1

вах (Fabaceae, Euphorbiaceae, Linaceae, Apiaceae, Boraginaceae, Scrophulariaceae, Ranunculaceae) в регионе известно от 1 до 3 видов этого семейства.

**Распределение подсемейств листоедов и долгоносиков по семействам растений.** В 7 подсемействах листоедов и 8 подсемействах долгоносиков, представленных в региональной фауне значительным числом видов, количество заселяемых семейств составляет от 5 до 31. При этом наиболее богатые трофически специализированными формами подсемейства имеют и наиболее широкие трофические спектры на уровне семейств растений. Так, 3 крупнейших подсемейства: Alticinae (157 видов), Curculioninae (159 видов) и Ceutorhynchinae (139 видов) связаны соответственно с 31, 16 и 23 семействами растений.

Земляные блошки (Alticinae) большого разнообразия достигают на 7 семействах, в том числе на Brassicaceae (27 видов), Lamiaceae (18 видов), Euphorbiaceae (18 видов), Boraginaceae и Asteraceae (по 13 видов). Подсем. Curculioninae включает крупные группировки на Salicaceae (32 вида) и Fabaceae (29 видов), а также на Plantaginaceae s. l. (20 видов). Напротив, большинство скрытнохоботников (Ceutorhynchinae) специализировано на Brassicaceae (61 вид), но достаточно богатые их группы связаны также с Polygonaceae (16 видов), Asteraceae (14), Lamiaceae (14), Boraginaceae (12 видов).

### Специализация к группам растений на уровне родов жуков-фитофагов.

Кормовая специализация наиболее ярко проявляется на уровне таксонов фитофагов более низкого ранга, чем подсемейство (триба или род). Из 89 трофически специализированных родов, представленных в фауне ВРР тремя и большим числом видов, 51 (57 %) ограничен только одним семейством кормовых растений. Еще у 31 рода жуков (35 %) также имеется наиболее предпочитаемое кормовое семейство, хотя отдельные виды могут специализироваться и на растениях из других групп. И только виды 7 родов относительно равномерно распределены между несколькими семействами растений. Наибольшее число родов жуков-фитофагов специализировано на Fabaceae (14), в том числе *Tychius* (27 видов), *Protapion* (11), *Cyanapion* (7), *Bruchus* (8) и *Bruchidius* (7 видов из 9). 11 родов представлено исключительно либо преимущественно видами, живущими на Asteraceae, среди них *Larinus* (14), *Ceratapion* (8), *Diplapion* (4), *Baris* (4) и *Cyphocleonus* (4 вида).

Обращает на себя внимание, что с бобовыми и сложноцветными связано очень малое число специализированных родов листоедов. Виды, связанные с Asteraceae, преобладают лишь в роде *Cassida* (15 из 27 видов). Однако среди щитоносок есть группы видов, живущих на Caryophyllaceae, Lamiaceae и Chenopodiaceae. Только 4 рода жуков специализированы на Brassicaceae, однако два из них очень обширные: *Ceutorhynchus* (все 58 видов) и *Phyllotreta* (20 из 22 видов). Исключительно на Malvaceae живут представители 1 рода листоедов (2 вида *Podagrica*) и 3 родов апионид (*Aspidapion*, *Pseudapion* и *Rhopalapion*). Бурачниковыми ограничены все 12 видов долгоносиков рода *Mogulones*.

Три близких рода долгоносиков (*Mecinus*, *Gymnetron* и *Rhinusa*) специализированы на Plantaginaceae s. l. При этом 7 видов рода *Gymnetron* живут исключительно на верониках (*Veronica*), 3 из 5 видов *Mecinus* — на подорожниках (*Plantago*) (еще 2 — на *Linaria*), а 6 из 8 видов *Rhinusa* — на льнянках (*Linaria*).

Показательно, что отдельные виды специализированных родов переходят обычно на семейства растений, близкородственные основному. Так, 2 вида рода *Rhinusa* (из 8) трофически связаны с коровяками (*Verbascum*) (Scrophulariaceae), при этом льнянки (*Linaria*), как и вероники (*Veronica*), лишь недавно были перенесены из норичниковых в подорожниковые (Angiosperm Phylogeny Group, 2009). Некоторые представители родов *Bruchela* [*B. rufipes* (Ol.) и *B. suturalis* (F.)] и *Phyllotreta* [*Phyllotreta procera* (L. Redt.) и *Ph. nodicornis* (Marsh.)] живут на Resedaceae, а большинство видов этих родов связано с крестоцветными. Долгоносики рода *Sibinia* развиваются в основном на гвоздичных, но 1 вид (*S. beckeri* Tourn.) — монофаг на *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze из близкого к гвоздичным сем. Plumbaginaceae (в степной и полупустынной зонах на кермеках живут еще несколько видов сибиний).

**Трофическая специализация жуков-фитофагов на родах и видах растений.** О высоте уровня пищевой специализации растительноядных жуков свидетельствует то, что свыше половины видов фауны (676; 64 %) по основному региональному трофическому спектру ограничены одним или двумя очень близкими родами растений (из них 209 видов Chrysomeloidea и 467 видов Curculionoidea). При этом по меньшей мере с 201 родом растений из 59 семейств флоры ВРР связаны специфические виды жуков-фитофагов. Таким образом, в среднем на 1 роде растений, освоенном жуками, специализируются по 3—4 вида. Распределение их по родам растений далеко от равномерного.

Наиболее богатые группировки таких форм связаны со многими древесными и кустарниковыми породами: *Salix* (28 видов), *Populus* (18), *Quercus* (16), *Pinus* (14), *Betula* (12). Гораздо меньшим количеством специфических

видов характеризуются роды *Ulmus* (6 видов), *Alnus* (6 видов), *Corylus* (4 вида), *Spiraea* (3 вида), *Calluna* (3). 10 видов обитает на кустарниковых бобовых *Chamaecytisus* и *Genista* (из них большинство встречается как на раkitнике, так и на дроке). С рядом родов, включающих древесные и кустарниковые формы (*Picea*, *Abies*, *Padus*, *Acer*, *Lonicera*), связаны лишь по 1 или 2 узких олигофага либо монофага. На видах *Rosa*, *Rubus*, *Sorbus*, *Cotoneaster*, *Amygdalus* и *Malus* развивается ряд умеренных олигофагов розоцветных, часто отдающих предпочтение растениям одного или двух близких родов, но формы, ограниченные лишь одним родом, также единичны или отсутствуют. Специализированные виды на *Tilia*, *Rhamnus*, *Euonymus* в региональной фауне неизвестны.

Наиболее крупные группировки видов, специализированных к определенным родам травянистых растений, сложились на *Artemisia* (24 вида; из них 10 монофагов), *Trifolium* и *Amaria* (18/6), *Centaurea* (16/12), *Euphorbia* (16/2), *Rumex* (15/6), *Astragalus* (14/6), *Lathyrus* (14/8), *Plantago* (12/6), *Vicia* (11/1), *Medicago* (10/2), *Verbascum* (11/4), *Lythrum* (10/9), *Veronica* (10/4), *Persicaria* (8/5), *Linaria* (8/2), *Erysimum* (вместе с *Syrenia*) (8/1), *Stachys* (7/6), *Salvia* (7/1). По 5 или 6 видов монофагов и узких олигофагов включают консорции *Berteroa* (6), *Campanula* (6), *Hypericum* (6), *Sparganium* (5), *Allium* (5), *Carex* (5), *Ranunculus* (5), *Rorippa* (5), *Alyssum* (5), *Melilotus* (5), *Cuscuta* (5), *Carduus* (5), по 3 или 4 вида — еще 28 родов травянистых растений.

Все наиболее заселяемые специализированными фитофагами роды травянистых растений характеризуются высоким видовым богатством в местной флоре и включают крупные, многолетние, обильно и постоянно встречающиеся в луговых и степных экосистемах региона растения. Роды, содержащие по 5 или 6 видов узких олигофагов и монофагов, представлены либо растениями пионерных стадий сукцессий (особенно Brassicaceae), либо эдификаторами околородных экосистем (*Carex*), либо обычными, но не доминантными двудольными растениями степными и луговых сообществ.

При этом практически на всех родах как древесных, так и травянистых растений, включающих 10 и более специализированных видов фитофагов (за исключением *Medicago* и *Trifolium*), имеются представители из обоих надсемейств жуков. Однако сходный уровень видового богатства листоедов и долгоносиков наблюдается лишь на тополях (*Populus*) (8 и 10 видов) и подорожниках (*Plantago*) (по 6 видов). Листоедов и усачей в сумме несколько больше на *Salix*, *Artemisia* и особенно на *Euphorbia*. На других 8 родах (в том числе на всех бобовых) резко преобладают долгоносикообразные жуки.

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

В целом мнение о том, что трофически специализированные насекомые предпочитают виды растений, обильно представленные в биоценозах (Емельянов, 1965, 1967), для жуков-фитофагов справедливо. Однако вывод о высоком разнообразии растительоядных насекомых на эдификаторах ландшафта (Емельянов, 1965, 1967) на примере изученных групп жест-

кокрылых подтверждается лишь отчасти. Например, очень мало листоедов и долгоносиков на елях [*Picea obovata* (Ledeb.) Turcz., *P. fennica* (Regel) Kom.] и пихте (*Abies sibirica* Ledeb.) — основных лесообразующих породах зональных биоценозов подтайги и тайги; а из лиственных деревьев — на липе (*Tilia cordata* L.) и кленах (*Acer platanoides* L. и *A. tataricum* L.), важных компонентах широколиственных и смешанных лесов ВРР. Не отличаются повышенным разнообразием жуки на злаках и осоках — эдификаторах многих травянистых экосистем, тогда как в других группах насекомых (особенно гемиптероидных и дневных чешуекрылых) на Роасеае представлены одни из наиболее разнообразных консорциев (Емельянов, 1967). Напротив, как уже отмечалось, богатые видами комплексы долгоносиков и листоедов складываются на растениях-ценофобах, в частности из семейства крестоцветных.

## ВЫВОДЫ

1. Для изученных групп жуков-фитофагов характерен высокий уровень пищевой специализации к определенным таксонам кормовых растений (обычно на уровне родов или триб, реже на уровне отдельных видов или целых семейств). В сравнении с другими группами растительноядных насекомых (Acridoidea, Hemipteroidea, Lepidoptera, Melolonthinae и Elateridae) в надсемействах Chrysomeloidea и Curculionoidea невелика доля полифагов и широких олигофагов. При этом ведущие семейства долгоносиков (Curculionidae и Arionidae) в целом более специализированы, чем листоеды (Chrysomelidae), что отражается в преобладании среди первых региональных монофагов и узких олигофагов, а среди вторых — широких и умеренных олигофагов. Это, вероятно, обусловлено эндофагией личинок большинства видов первых и, следовательно, более тесными их связями с кормовыми растениями.

2. В небольших семействах и в подсемействах жуков максимальная степень специализации (с преобладанием монофагов и узких олигофагов) также наблюдается в группах, имеющих внутритканевых личинок (Bruchidae, Arionidae, Ceutorhynchinae, Curculioninae). Напротив, широкими трофическими спектрами характеризуются подсемейства как листоедов, так и долгоносиков (Cryptosephalinae, Clytrinae, Entiminae), личинки которых развиваются в детрите или почве. Промежуточное положение (с существенной долей умеренных и широких олигофагов) занимают подсемейства (Alticinae, Chrysomelinae, Cassidinae, Criocerinae, Huperinae), в которых наблюдается преимущественно эктофитофагия личинок при сохранении тесных связей с растениями в течение всего онтогенеза.

3. Жуки-фитофаги освоили 3/4 семейств (75) местной флоры, из них на 65 представлены трофически специализированные формы. Распределение жуков по семействам растений очень неравномерно. Более 1/3 видов монофагов и олигофагов (37 %) живет всего на 3 семействах (Fabaceae, Asteraeae, Brassicaceae). Подавляющее большинство трофически специализированных видов (78 %) сосредоточено на 15 семействах растений. Узкие олигофаги и монофаги отмечены на 201 роде растений из 59 семейств.

4. Своеобразие трофической специализации жуков-фитофагов к кормовым растениям (в сравнении с другими группами растительноядных насекомых) заключается в высокой доле видов, развивающихся на ценофобах, характерных для пионерных стадий сукцессий с разреженным травянистым покровом, при незначительном числе видов, тесно связанных со злаками и осоками. Особенно ярко выражены эти особенности в фауне жуков-долгоносиков (Curculionidae).



5. Повышенный процент полифагов (в сравнении со специализированными формами) наблюдается на семействах растений, характеризующихся максимальным обилием в биоценозах и фитомассой: на деревьях и кустарниках (*Salicaceae*, *Rosaceae*, *Betulaceae* и *Fagaceae*) и на ведущих семействах однодольных растений (злаки и осоки). Очень малое число видов полифагов способно питаться на растениях, имеющих специфические биохимические средства защиты (*Brassicaceae*, *Euphorbiaceae*, *Alliaceae* и некоторые другие).

6. Специализация к определенному семейству растений обычно четко прослеживается и на уровне родов жуков-фитофагов. Подавляющее большинство родов (92 %), представленных в фауне тремя и большим числом трофически специализированных видов, ограничены 1 семейством растений или отдают ему явное предпочтение.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко благодарен А. О. Беньковскому (Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва) и Б. А. Коротяеву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за помощь в определении видов жуков, а также А. Н. Пузыреву (Удмуртский государственный университет, Ижевск) за помощь в определении кормовых растений.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникин В. В. 1995. Чешуекрылые (Lepidoptera) Нижнего Поволжья: эколого-фаунистический и зоогеографический обзор. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН. 19 с.
- Аникин В. В., Сусарев С. В. 2014. Эколого-таксономический анализ микрочешуекрылых (Microlepidoptera) Мордовии. Известия Саратовского университета. Серия Химия, Биология, Экология. 14 (2): 106—115.
- Белова Н. А. 2011. Трофические группы и кормовая специализация высших разноусых чешуекрылых (Lepidoptera, Metaheterocera) Байкальского заповедника. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 13 (5): 1049—1051.
- Беньковский А. О. 2011. Жуки-листоеды европейской части России (по материалам докторской диссертации). М.: Lambert Academic Publishing. 535 с.
- Богачева И. А., Ольшванг В. Н. 1998. Листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Приобского Севера. Энтомологическое обозрение. 77 (4): 775—786.
- Гордеева Т. В. 2009. Фауна и биомия высших разноусых чешуекрылых (Lepidoptera, Metaheterocera) Бурятии. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Новосибирск: Институт систематики и экологии животных СО РАН. 24 с.
- Дедюхин С. В. 2011а. Материалы по интересным находкам жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea) на востоке Русской равнины. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2: 90—104.
- Дедюхин С. В. 2011б. Особенности фауны жуков-фитофагов (Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) северной части островной Кунгурской лесостепи. Бюллетень МОИП. 2: 20—28.
- Дедюхин С. В. 2012. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология. Ижевск: Издательство «Удмуртский университет». 340 с.
- Дедюхин С. В. 2013а. Особенности комплексов жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) каменистых склонов лесостепи Заволжья и Предуралья. В кн.: Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика, охрана. Сборник статей международной научной конференции. Пенза: Издательство ПГУ. 289—291.

- Дедюхин С. В. 2013б. Трофическая специализация долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) (на примере фауны Вятско-Камского междуречья). Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 1: 68—84.
- Дедюхин С. В. 2014а. Новые данные по фауне и экологии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского региона и Среднего Предуралья. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 1: 73—84.
- Дедюхин С. В. 2014б. К фауне и экологии жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) Заволжья и Предуралья. Энтомологическое обозрение. 93 (3—4): 568—593.
- Дедюхин С. В. 2015а. Разнообразие жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в степных резерватах Высокого Заволжья и Предуралья. В кн.: Степи Северной Евразии. Материалы VII международного симпозиума. Оренбург: Печатный дом «Димур». 291—293.
- Дедюхин С. В. 2015б. Разнообразие растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в степных сообществах лесостепи Высокого Заволжья. Энтомологическое обозрение. 94 (3): 626—650.
- Дедюхин С. В., Никитский Н. Б., Семенов В. Б. 2005. Систематический список жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) Удмуртии. Евразийский энтомологический журнал. 4 (4): 293—315.
- Дедюхин С. В., Созонтов А. Н., Есюнин С. Л. 2015. Интересные находки пауков и растительноядных жуков в лесостепи востока Русской равнины. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 1: 66—77.
- Дмитриева И. Н. 2005. Фауна и особенности экологии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) на севере лесостепи Приволжской возвышенности: Монография. Чебоксары. 180 с.
- Дмитриева И. Н. 2006. Структура биоразнообразия долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) севера лесостепи Приволжской возвышенности. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Нижний Новгород: Нижегородский государственный университет. 24 с.
- Дубешко Л. Н., Медведев Л. Н. 1989. Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Издательство Иркутского университета. 224 с.
- Дюжаева И. В. 2011. Итоги изучения полужесткокрылых насекомых (Insecta, Heteroptera) Средневолжского биосферного резервата. Вестник Волжского университета им. В. Н. Татищева. 12: 25—30.
- Егоров Л. В., Исаев А. Ю. 2006. О составе фауны некоторых семейств куркулиноидных жуков (Coleoptera: Curculionoidea: Nemonychidae, Apionidae, Nanophyidae, Dryophthoridae, Eirrhinidae, Curculionidae) Чувашии. В кн.: Научные труды ГПЗ «Присурский». Материалы юбилейной конференции «Особо охраняемые природные территории в Приволжском федеральном округе. Научная, эколого-просветительская и охранная деятельность». Чебоксары: КЛИО. 13: 10—50.
- Емельянов А. Ф. 1964. Пищевая специализация цикадок (Auchenorrhyncha) на материале фауны Центрального Казахстана. Зоологический журнал. 43 (7): 1000—1009.
- Емельянов А. Ф. 1965. О существенных различиях консорциев доминантов и асектаторов, проявляющихся в распределении цикадок-олигофагов по растениям. Ботанический журнал. 50 (2): 221—223.
- Емельянов А. Ф. 1967. Некоторые особенности распределения насекомых-фитофагов по кормовым растениям. XIX чтения памяти Н. А. Холодковского. Л.: Наука. 28—65.
- Зайцев Ю. М., Медведев Л. Н. 2009. Личинки жуков-листоедов России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 246 с.
- Зиновьева А. Н. 2007. Фауна и экология полужесткокрылых (Heteroptera) европейского Северо-Востока России. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Воронеж: Воронежский государственный университет. 20 с.
- Исаев А. Ю. 1994а. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera: Apionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) центральной части Среднего

- Поволжья. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН. 35 с.
- Исаев А. Ю. 1994б. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera: Arionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) Ульяновской области. Ульяновск. 77 с.
- Исаев А. Ю. 1994в. Пищевая специализация насекомых-фитофагов на примере долгоносикообразных жуков. В кн.: Любичевские чтения. Ульяновск. 46—49.
- Исаев А. Ю. 2000. Дополнительные данные по фауне жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea: Arionidae, Dryophthoridae, Curculionidae) Ульяновской области. В кн.: Насекомые и паукообразные Ульяновской области. Ульяновск. 9: 65—82.
- Исаев А. Ю. 2005. Обзор фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Ульяновской области. Самарская Лука. Бюллетень. Самара. 16: 33—77.
- Исаев А. Ю. 2007. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ч. 3. Ролуфага—Phytophaga. Ульяновск: Вектор-С. 256 с.
- Исаев А. Ю., Егоров Л. В., Егоров К. А. 2004. Жесткокрылые Лесостепи Среднего Поволжья. Каталог. Ульяновск: Издательство УлГУ. 72 с.
- Исаев А. Ю., Зотов А. А. 2003. Находка в Ульяновской области *Adosomus roridus* Pall. (Coleoptera, Curculionidae) и дополнительные данные по фауне и экологии долгоносиков-клеонин юго-востока лесостепи Среднего Поволжья. В кн.: Природа Симбирского Поволжья. 4: 72—89.
- Коротяев Б. А. 2012. Жуки-долгоносики подсемейства Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран: систематика, морфология, образ жизни, распространение. Диссертация в виде научного доклада на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН. 47 с.
- Коротяев Б. А., Чолокава А. О. 1989. Обзор жуков-долгоносиков подсем. Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны Грузии. Энтомологическое обозрение. 68 (1): 154—175.
- Кошкин Е. С. 2012. Трофические связи гусениц булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilioidea) Среднего Приамурья. В кн.: Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. 12: 192—202.
- Курочкин А. С. 2007. Фауна и биония жуков блестянок (Coleoptera: Nitidulidae) и катеретид (Coleoptera: Kateretidae) Красносамарского лесничества (Россия, Самарская область). Вестник Самарского государственного университета. Естественнонаучная серия. 58 (8): 120—128.
- Лебедев А. Г. 1906. Материалы для фауны жуков Казанской губернии. Труды РЭО. 37 (3—4): 352—438.
- Медведев Л. Н., Рогинская Е. Я. 1988. Каталог кормовых растений листоедов СССР. М. 192 с.
- Медведев Л. Н., Дубешко Л. Н. 1992. Определитель листоедов Сибири. Иркутск: Издательство Иркутского университета. 224 с.
- Насекомые и клещи — вредители сельскохозяйственных культур. 1974. II. Жесткокрылые / О. Л. Крыжановский (ред.). Л.: Наука. 334 с.
- Определитель насекомых европейской части СССР. 1965. 2. Жесткокрылые и веерокрылые / Г. Я. Бей-Биенко (ред.). М.; Л.: Наука. 668 с.
- Сачков С. А. 1996. Эколого-фаунистический обзор чешуекрылых (Lepidoptera) Самарской Луки. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН. 18 с.
- Смирнова Н. В. 2009. Биоразнообразие гемиптероидных хортобионтных (Hemipteroidea) насекомых низменного лесного Заволжья. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Нижний Новгород: Нижегородский государственный университет. 25 с.
- Хрисанова М. А. 2006. Биоразнообразие долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Мещерской низменности. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Нижний Новгород: Нижегородский государственный университет. 24 с.
- Черепанов А. И. 1957. Жуки-щелкуны (Coleoptera, Elateridae) Западной Сибири. Новосибирск: Новосибирское книжное издательство. 382 с.

- Шернин А. И. 1974. Отряд Coleoptera — Жесткокрылые. В кн.: Животный мир Кировской области. 2. Киров: Издательство Кировского государственного педагогического института. 111—227.
- Юферев Г. И. 2001. Отряд Coleoptera — Жесткокрылые. В кн.: Животный мир Кировской области (беспозвоночные животные). 5. Дополнение. Киров: Вятский государственный педагогический университет. 120—180.
- Яковлев А. И. 1910. Перечень жесткокрылых, собранных Л. К. Круликовским в окр. г. Уржума Вятской губ. в 1899—1908 гг. и г. Малмыжа той же губернии в 1896—1899 гг. Труды РЭО. 39: 276—324.
- Яковлев Г. П., Челомбитько В. А. 1990. Ботаника: Учебник для фармацевтических институтов и фармацевтических факультетов медицинских вузов. М.: Высшая школа. 367 с.
- Angiosperm Phylogeny Group. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Botanical Journal of the Linnean Society. 161 (2): 105—121.
- Jolivet P. 1983. Insectes et Plantes. Evolution parallele et adaptation. Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon. Numero special. 146 p.
- Konstantinov A. S., Korotyaev B. A., Volkovitsh M. G. 2009. Insect biodiversity in the Palearctic Region. In: R. Footitt, P. Adler (eds). Insect Biodiversity: Science and Society. 1st edition. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing. 107—162.
- Mazur M. 2005. The distribution and ecology of weevils (Coleoptera, Nemonychidae, Attelabidae, Apionidae, Curculionidae) in western Ukraine. Acta zoologica cracoviensia. 45 (3): 213—244.
- Yunakov N. N., Dedyukhin S. V., Filimonov R. V. 2012. Towards the survey of Entiminae weevils (Coleoptera, Curculionidae) of Russia: species occurring in the Volga and Ural regions. Russian Entomological Journal. 21 (1): 57—72.

TROPIC ASSOCIATIONS AND FOOD SPECIALIZATION  
OF THE PHYTOPHAGOUS BEETLES  
(COLEOPTERA: CHRYSOMELOIDEA, CURCULIONOIDEA)  
IN THE EAST OF THE RUSSIAN PLAIN

S. V. Dedyuchin

*Key words:* phytophagous beetles, Chrysomeloidea, Curculionoidea, East of the Russian Plain, trophic specialization, host plants.

SUMMARY

Data on the trophic associations of the coleopterans with plants in the East of the Russian Plain are summarized and comparative analysis of the host specialization of different groups of the herbivorous beetles is performed. In the width of the trophic spectrum, monophagous and narrowly oligophagous species are leading among the Curculionoidea as a whole (and in the families Curculionidae and Apionidae in particular), while moderately and widely oligophagous species prevail in the Chrysomeloidea (and in the family Chrysomelidae). Two-thirds of the regional fauna (66 %) of the Curculionoidea are closely associated with plants of one genus; on the contrary, in the Chrysomeloidea almost 40 % of the species can develop on plants from different genera of one family, the fraction of the narrowly specialized forms comprising only 43 %. The higher level of the trophic specialization of weevils (Curculionidae, Apionidae) and seed beetles (Bruchidae) as compared to Chrysomelidae probably is due to the larval endophagy of the majority of the Curculionoidea.

The analysis of the distribution of the coleopterans over host plants in the East of the Russian Plain has shown that the specialized forms are associated

with plants of 65 families (about 60 % of the regional flora). Distribution of the beetles over plant families is very uneven. The vast majority of the specialized forms (78 %) are associated with plants of 15 families, three of these families (Asteraceae, Fabaceae, Brassicaceae) harbouring in total over one-third of the beetle species (37 %). Monophagous and narrowly oligophagous species are recorded on 201 species of plants from 59 families. Polyphagous species are registered on plants of 58 families.

A specific feature of the distribution of phytophagous beetles over host plants (as compared to other insects) is a high fraction of species developing on coenophobes (on species of the family Brassicaceae in particular), characteristic of the pioneer stages of the successions with thinned herbaceous vegetation, and a small number of species associated with grasses and sedges. This feature is most conspicuous in the true weevil (Curculionidae) fauna.