

Зональная дифференциация фауны растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) на востоке Русской равнины

Zonal differentiation of the fauna of herbivorous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) in the East of the Russian plain

С.В. Дедюхин
S.V. Dedyukhin

Удмуртский государственный университет, ул. Университетская 1/1, Ижевск 426034 Россия. E-mail: Ded@udsu.ru
Udmurt State University, Universitetskaya Str. 1/1, Izhevsk 426034 Russia.

Ключевые слова: жуки-фитофаги, Chrysomeloidea, Curculionoidea, восток Русской равнины, фауна, зональная дифференциация.

Key words: phytophagous beetles, Chrysomeloidea, Curculionoidea, East of the Russian plain, fauna, zonal differentiation.

Резюме. Проведён анализ зональной дифференциации фауны растительноядных жуков востока Русской равнины (от средней тайги до северной степи). На трансекте бореального экотона наблюдается коренная перестройка структуры фауны (таксономической, зоогеографической и экологической). Максимальный уровень видового богатства (1200 видов; 97 % видов) приходится на лесостепную зону. Напротив, таёжная фауна характеризуется низким видовым богатством (включает около половины видов). На подзональном уровне наибольшим разнообразием характеризуется фауна южной лесостепи (1142 видов; 89 %). От средней тайги до южной лесостепи видовое богатство жуков-фитофагов увеличивается более чем в 2 раза, а состав фауны изменяется на 64 %.

Зональные фауны в пределах востока Русской равнины не однородны. Различия между подзональными фаунами одной зоны более весомы, чем между фаунами контактирующих подзон соседних зон. Это обусловлено тем, что большинство видов жуков-фитофагов связано с незональными местообитаниями, а также ярко выраженным в регионе явлением экстразональности.

В рамках изучаемой территории установлены три широтные группы фаун растительноядных жуков: северная (средней тайги, южной тайги и северной подтайги), южная (южной лесостепи и северной степи) и переходная между ними (южной подтайги и северной лесостепи).

Сравнительный анализ фаун разных групп жуков-фитофагов (уровня надсемейства, семейства и подсемейства) показал, что при сохранении общих тенденций зональных изменений наглядно проявляются специфические для каждой из них особенности. В частности, широтная дифференциация фауны Curculionidae выражена более резко, чем фауны Chrysomelidae. При этом в южном направлении доля в фауне настоящих долгоносиков в сравнении с листоедами возрастает. Если в таёжных фаунах разнообразие Curculionidae и Chrysomelidae соизмеримо, то в лесостепных и степных — долгоносиков почти в 1,5 раза больше, чем листоедов.

Abstract. Analysis of zonal differentiation of herbivorous beetle fauna of the East of the Russian plain (from middle taiga to the northern steppe) was conducted. A radical trans-

formation of fauna structure (taxonomical, zoogeographical and ecological) on the transect of boreal ecotone is observed. The maximum level of species richness (1200 species; 97 % of the species) is in the forest-steppe zone. In contrast, the taiga fauna is characterized by low species richness (includes about half of the species). The southern forest-steppe is characterized by the greatest diversity of fauna on a subzone level (1142 species, 89 %). Species richness of phytophagous beetles increases by more than 2 times, and the composition of the fauna is changed to 64 % from middle taiga to the southern forest-steppe.

Zonal faunas within of the East of the Russian plain are not uniform. The differences between the faunas of subzones of one zone are more significant than between the faunas of contiguous subzones of neighboring zones. This is caused by the fact that most species of herbivorous beetles are associated with azonal habitats and by the phenomenon of extrazonality pronounced in this region.

There are three latitudinal groups of faunas of herbivorous beetles in the East of the Russian plain: north (fauna of middle taiga, southern taiga and northern subtaiga), south (fauna of the southern forest-steppe and northern steppe) and transition between them (fauna of the southern subtaiga and northern forest-steppe).

The comparative analysis of faunas of different groups of phytophagous beetles (on the level of superfamily, family and subfamily) showed that while the general trends of zonal changes are the same, specific features for each of them are evident. In particular, the latitudinal differentiation in the fauna Curculionidae expressed more sharply than in the fauna Chrysomelidae. Proportion of weevils in comparison to leaf beetles in the fauna increases in the southern direction. If the taiga fauna diversity of Chrysomelidae and Curculionidae is comparable, in the forest steppe and steppe — the there are almost 1.5 times more weevils than leaf beetles.

Введение

Территория исследований включает восточную часть Русской равнины на западе ограниченную Приволжской возвышенностью (включительно), на

востоке — Предуральем. В широтном плане она охватывает региональный отрезок бореального экотона (от южной тайги до южной лесостепи), с включением прилегающих к нему с севера и юга подзон (средней тайги и северной степи). Восток Русской равнины (далее ВРР) представляет переходную в зоогеографическом плане территорию, характерная особенность биоты которой — выраженные симпатрия и синтопия элементов западнопалеарктической, сибирской и центральноазиатской фаун [Дедюхин, 2010, 2012a, 2013, 2014b, 2015a, b (Dedyukhin, 2010, 2012a, 2013, 2014b, 2015a,b); Дедюхин и др., 2015 (Dedyukhin et al., 2015)].

Так как в работе проводится сравнительный анализ зональных и подзональных фаун жуков-фитофагов ВРР, а определение границ природных зон и подзон до настоящего момента являются предметом дискуссий (как ландшафтоведов, так и ботаников-географов¹), необходимо обозначить принимаемые нами пространственные выделы (рис. 1). Средняя тайга занимает южную половину Республики Коми (кроме крайнего юга) [Долгин, Беньковский, 2011 (Dolgin, Bien'kowskii, 2011)], север Кировской области и Пермского Края. Её южная граница проходит по верховьям Камы и Вятки [Зубарева, 1997 (Zubareva, 1997); Овёснгов, 1997 (Ovyosnov, 1997)]. Южная тайга включает центральные части Кировской обл. [Зубарева, 1997 (Zubareva, 1997)], Пермского края [Овёснгов, 1997 (Ovyosnov, 1997)] и северную треть Удмуртии [Шадрин, 1999 (Shadrin, 1999)]. Зона подтайги (смешанных темнохвойно-широколиственных лесов) занимает южную треть Вятско-Камского региона и Среднего Предуралья, разделяясь на северную и южную подзоны [Фокин, 1929 (Fokin, 1929); Овёснгов, 1997 (Ovyosnov, 1997)]. Граница между ними проходит по устью р. Кильмезь, г. Ижевску и югу Пермского края (по линии Чайковский – Барда – Орда). Рубеж между подтайгой и лесостепью на ВРР наиболее целесообразно проводить по высокому правобережью субширотного отрезка Нижней Камы и прилегающих районов Нижней Вятки [Мильков, 1986 (Mil'kov, 1986)]. Северная подзона лесостепи включает север Ульяновской и Самарской областей, большую часть территории Татарстана (за исключением севера и крайнего юго-востока), северную половину равнинного Башкортостана. Южная лесостепь — большую часть Ульяновской и центральные районы Самарской областей, Бавлинский р-н Татарстана, северо-запад Оренбуржья и южную половину равнинной территории Башкортостана. Условная граница между северной и южной лесостепью проходит примерно по линии Сенгилей – Сергиевск –

Бавлы – Белебей – оз.Аслыкуль – Давлеканово – Толбазы.

Южная граница современной лесостепи в Заволжье в некоторых работах [Чибилёв, 1996 (Chibilyov, 1996); Зоны..., 1999 (Zones..., 1999)] принимается по самому северо-западу Оренбуржья (примерно по долинам рек М. Кинель и Б. Кинель). Однако, по нашему мнению, наиболее обосновано её более южное простираие: по долине р. Самары (в среднем и нижнем течении), Бузулукскому бору и северным отрогам Общего Сырта [Ступишин, 1964 (Stupishin, 1964); Атлас..., 1993 (Atlas..., 1993)]. Так же считает и Шаповалов [2012a, b (Shapovalov, 2012a, b)], основываясь на данных по распространению жуков в Оренбуржье. На Приволжской возвышенности, в связи с распространением лесостепных ландшафтов далеко к югу, рубеж (точнее переходная полоса) между южной лесостепью и северной степью проходит по северной части Саратовской области примерно по широте г. Петровска [Макаров, 2016 (Makarov, 2016)]. Южная граница северной (типичной) степи пролегает в южной части Саратовского Заволжья, по самому югу Самарской области (по р. Большой Иргиз) и вдоль субширотного отрезка р. Урал в Оренбуржье [Ступишин, 1964 (Stupishin, 1964); Атлас..., 1993 (Atlas..., 1993); Макаров, 2016 (Makarov, 2016)] (рис.1).

В предыдущих обобщающих работах автора по фауне жуков-фитофагов ВРР осуществлены общая её характеристика [Дедюхин, 2016a (Dedyukhin, 2016a)] и анализ трофических связей растительноядных жесткокрылых на этой территории [Дедюхин, 2016b (Dedyukhin, 2016b)]. Цель данной статьи — комплексная оценка закономерностей дифференциации фауны (видового богатства, таксономической, зоогеографической и экологической структуры) вдоль зонально-подзонального трансекта бореального экотона ВРР.

Ранее нами рассмотрена широтная дифференциация фауны жесткокрылых в пределах Удмуртской Республики [Дедюхин, 2004 (Dedyukhin, 2004)] и установлены основные природные рубежи, ограничивающие распространение жуков-фитофагов на севере бореального экотона ВРР (в рамках Вятско-Камского междуречья) [Дедюхин, 2012a, b (Dedyukhin, 2012a, b)]. Главные тенденции пространственного изменения фауны жуков-долгоносиков в Ульяновской области показаны Исаевым [1994a (Isaev, 1994a)], а жесткокрылых в Оренбургской области — Шаповаловым [2012b (Shapovalov, 2012b)]. Однако анализ зонального распространения растительноядных жуков (как и других групп насекомых) с охватом всей территории ВРР проводится впервые.

Материал и методика

В основу статьи положен материал, собранный автором в ходе многолетних (1990–2015 гг.) эколого-фаунистических исследований растительноядных жуков, с применением традиционных подходов и

¹ В связи с континуальностью переходов между зональными и подзональными выделами на равнинных территориях границы между ними обычно имеют «размытый» характер в виде более или менее протяжённых полос [Мильков, 1986 (Mil'kov, 1986)], поэтому выбор того или иного линейного рубежа не может не содержать элементов субъективизма [Стурман, 1997 (Sturman, 1997)].

методов, охвативших все подзональные выделы и ландшафтные провинции бореального экотона ВРР. Кроме того, обобщены данные из нескольких десятков публикаций других исследователей. Основные из них — фаунистические обзоры по отдельным регионам: Лебедев [1906 (Lebedev, 1906)]; Яковлев [1910 (Yakovlev, 1906)]; Шернин [1974 (Shermin, 1974)]; Юферев [2001 (Yuferev, 2001)]; Исаев [1994a, b, 2000, 2005 (Isaev, 1994a, b, 2000, 2005)]; Исаев, Зотов [2003 (Isaev, Zotov, 2003)]; Егоров, Исаев [2006 (Egorov, Isaev, 2006)]; Кадастр... [2007 (Cadastre..., 2007)]. В статье использованы также сведения по региональным фаунам средней тайги и северной степи, прилегающим к бореальному экотону с севера и юга. Имеющийся значительный оригинальный материал по ним, удалось дополнить литературными сведениями о видовом составе жуков-фитофагов как по северо-востоку Европейской России [Седых, 1974 (Sedykh, 1974)]; Медведев и др., 2001 (Medvedev et al., 2001)]; Долгин, Беньковский, 2011 (Dolgin, Bien'kowskii, 2011)], так и по Степному Приуралью и югу Приволжской возвышенности [Немков, 2011 (Nemkov, 2011)]; Шаповалов, 2012a (Shapovalov, 2012a)]; Забалуев, 2014, 2015 (Zabaluev, 2014, 2015)], а также из работ, охватывающих европейскую часть России в целом [Определитель..., 1965 (Key..., 1965)]; Беньковский, 2004, 2011 (Bien'kowskii, 2004, 2011)]. Кроме того, учтены ранее неопубликованные материалы по жукам Оренбургской и Саратовской областей, любезно предоставленные Р.В. Филимоновым (Санкт-Петербург) и И. А. Забалуевым (Саратов). В результате можно констатировать сопоставимо высокую степень изученности видового состава растительноядных жуков в сравниваемых территориальных выделах.

Статистический анализ проведен с помощью пакетов программ Microsoft Excel и Statistica v. 6.1. Для сравнения видового состава выделов использовался коэффициент Жаккара.

$$K_j = \frac{c}{a + b - c};$$

где a — количество видов в первой из сравниваемых фаун, b — количество видов во второй фауне, c — количество видов, общих для 1-й и 2-й фаун.

Картина связей между зональными и подзональными фаунами определялась с помощью кластерного анализа. Дендрограммы кластеризации строили с применением формулы Евклидова расстояния (меры различия).

$$D_{jk} = \sqrt{\sum_{i=1}^n (n_{ij} - n_{ik})^2};$$

где $(n_{ij} - n_{ik})$ — различия в присутствии i -го вида между j -м и k -м участками.

На предварительном этапе анализа объединение в кластеры осуществлялось разными способами. Для стандартизации представленных данных в статье в качестве основного был взят метод Варда. По нашему мнению, он наиболее объективно отражает отно-

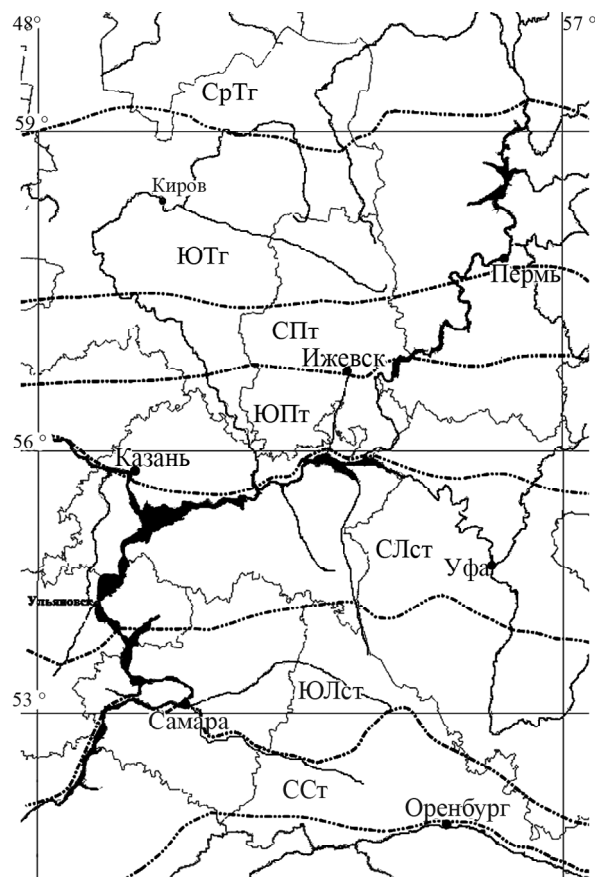


Рис. 1. Карта-схема природных подзон востока Русской равнины. Обозначения: СрТг — средняя тайга (южная половина); ЮТг — южная тайга; СПг — северная подтайга; ЮПг — южная подтайга; СЛст — северная лесостепь; ЮЛст — южная лесостепь; ССт — северная степь. Штрихпунктирной линией обозначены подзональные рубежи.

Fig. 1. Map of landscape subzones of eastern part of Russian Plain. Designations: СрТг — middle taiga (southern part); ЮТг — southern taiga; СПг — northern subtaiga; ЮПг — southern subtaiga; СЛст — northern forest-steppe; ЮЛст — southern forest-steppe; ССт — northern steppe. Subzones are limited with dash line.

шения между сравниваемыми фаунами, так как позволяет выделять большее число кластеров малого объема. При этом если картина, полученная с использованием этого метода, имеет значительные отличия от других подходов, то это обсуждается особо.

Результаты и обсуждение

Изменение видового богатства и таксономической структуры. Как следует из таблицы 1, основным трендом пространственной дифференциации фауны жуков-фитофагов на ВРР выступает возрастание видового богатства от тайги до лесостепи. При этом в лесостепной зоне зарегистрировано подавляющее большинство видов (1200; 97 % общего видового богатства в 3 зонах). Напротив, в тайге обитает лишь чуть более половины (53 %) из отме-

Таблица 1. Видовое богатство основных групп жуков-фитофагов в зональных фаунах востока Русской равнины
Table 1. Species richness of the main groups of phytophagous beetle faunas in zones of the East of the Russian plain

Таксоны	Природные зоны		
	Тайга	Подтайга	Лесостепь
CHRYSOELOIDEA	275 (57 %)	336 (69 %)	470 (97 %)
Cerambycidae	11 (25 %)	12 (30 %)	38 (100 %)
Chrysomelidae	254 (60 %)	316 (74 %)	414 (97 %)
Donaciinae	29 (97 %)	27 (90 %)	27 (90 %)
Criocerinae	7 (58 %)	11 (92 %)	12 (100 %)
Clytrinae	8 (40 %)	12 (60 %)	20 (100 %)
Cryptocephalinae	35 (60 %)	37 (64 %)	58 (100 %)
Chrysomelinae	42 (69 %)	54 (89 %)	59 (97 %)
Galerucinae	21 (66 %)	25 (78 %)	31 (97 %)
Alticinae	85 (50 %)	115 (68 %)	166 (98 %)
Cassidinae	19 (61 %)	24 (77 %)	31 (100 %)
Bruchidae	7 (33 %)	8 (38 %)	20 (95 %)
CURCULIONOIDEA	370 (50 %)	525 (70 %)	726 (97 %)
Anthribidae	7 (41 %)	9 (53 %)	17 (100 %)
Anthribinae	6 (55 %)	8 (73 %)	11 (100 %)
Urodontinae	0 (0 %)	1 (17 %)	6 (100 %)
Rhynchitidae и Attelabidae	15 (71 %)	18 (86 %)	22 (100 %)
Apionidae	55 (55 %)	83 (82 %)	101 (100 %)
Dryophthoridae и Eirrhinidae	10 (53 %)	12 (71 %)	15 (88 %)
Curculionidae	277 (49 %)	395 (69 %)	556 (97 %)
Molytinae	21 (84 %)	23 (92 %)	22 (88 %)
Lixinae	14 (22 %)	25 (38 %)	62 (100 %)
Baridinae	5 (25 %)	8 (40 %)	20 (100 %)
Ceutorhynchinae	77 (52 %)	104 (70 %)	145 (97 %)
Curculioninae	77 (48 %)	118(73 %)	156 (98 %)
Bagoinae	9 (47 %)	14 (74 %)	18 (89 %)
Hyperinae	12 (62 %)	17 (81 %)	20 (95 %)
Entiminae	55 (50 %)	73 (67 %)	99 (91 %)
ВСЕГО	645 (53 %)	862 (70 %)	1200 (97 %)

Примечание. В скобках показана доля (в %) от общего числа видов таксона в анализируемых зональных фаунах востока Русской равнины (концентрация видового богатства).

Note. In brackets the share (in %) from total number of species of a taxon in the analyzed zonal faunas of the East of the Russian plain is shown (the concentration of species richness).

ченных на ВРР форм. Обусловлено это тем, что на трансекте бореального экотона у большинства видов жуков-фитофагов (свыше 60 %) проходят широтные (в основном северные) границы ареалов.

Существенное уменьшение биоразнообразия от лесостепи до тундры можно считать общей закономерностью [Чернов, Пенев, 1993 (Чернов, Ренев, 1993)], но для растительноядных жуков она проявляется гораздо более резко, чем для многих других групп животных. Например, в фауне пауков (группе много-ядных хищных беспозвоночных) в северном направ-

лении наблюдается лишь постепенное снижение видового богатства [Есюнин, 1995 (Esyunin, 1995)].

Наибольшее число видов в лесостепи отмечается ряде работ, в частности, при анализе широтного распределения жуков-листоедов в европейской части России [Беньковский, 2011 (Bien'kowskii, 2011)], жуков-долгоносиков Западносибирской равнины [Легалов, 2006 (Legalov, 2006)] (по фауне Curculionidae европейской части России подобные работы отсутствуют), а также при комплексном анализе членистоногих Западной Сибири [Мордкович и др., 2002

(Mordkovich et al., 2002)]. Наличие флористического максимума в пределах лесостепной зоны показано при характеристике широтных закономерностей изменения видового богатства флоры Восточной Европы [Морозова, 2008 (Mozozova, 2008)].

Роль лесостепи как центра разнообразия растительных жуков (и биоты в целом), вероятно, обусловлена комплексом факторов: пограничным эффектом между лесными и травянистыми биомами, мозаичностью ландшафтной среды на фоне сложного рельефа, оптимальными для жуков-фитофагов климатическими условиями (сравнительно хорошей теплообеспеченностью при отсутствии выраженного дефицита влаги), очень высоким флористическим богатством и сложной историей формирования её фауны. Однако, следует отметить, что строго специфичные для лесостепи формы немногочисленны, так как лесостепные по сути виды, обладая повышенной толерантностью, по соответствующим местообитаниям могут проникать в другие (особенно соседние) подзоны [Арнольди, 1965 (Arnol'di, 1965); Чернов 1975 (Chernov, 1975); Мордкович и др., 2002 (Mordkovich et al., 2002)]. Кроме того, являясь наиболее экологически ёмкой территорией, лесостепь аккумулирует большое число разных по происхождению видов [Мордкович и др., 2002 (Mordkovich et al., 2002)]. Доказательством этого служит очень высокая концентрация здесь реликтовых форм [Исаев, 1994а (Isaev, 1994a); Дедюхин, 2015б (Dedyukhin, 2015b)], в том числе азиатского происхождения (например, *Chrysolina ordinata* (Gebl.), *Ch. roddi* (Jacobs.), *Ceutorhynchus weisei* Schtze., *C. potanini* Kor., *C. tesquorum* Kor., *Tychius alexii* (Kor.), *Parameira gebleri* Fst. и ряд др.).

Южный тренд возрастания числа видов хорошо выражен и на подзональном уровне (от средней тайги до южной лесостепи) (табл. 2), но при переходе к северной степи рост видового богатства жуков-фитофагов останавливается (более того оно даже несколько ниже, чем на юге лесостепной зоны). В результате наибольшим разнообразием из анализируемых выделов характеризуется фауна южной лесостепи (1142 видов; 89 %).

Интересно, что в Западной Сибири максимальный уровень разнообразия жуков-долгоносиков (вместе с семьядами) приходится на северную лесостепь, а с южной подзоны уже проявляется выраженная тенденция к существенному уменьшению числа видов [Легалов, 2006 (Legalov, 2006)]. Тогда как на ВРР общее видовое богатство этих групп жуков пика достигает в южной лесостепи и северной степи (где оно практически одинаково) (табл. 2). Мы объясняем это значительными отличиями между восточноевропейской и западносибирской лесостепью как в биотическом, так и в орографическом отношении. Важно отметить и принципиальную разницу в уровне видового богатства долгоносикообразных жуков. Если для лесостепной зоны Западносибирской равнины указано 329 видов надсемейства Curculionoidea [Мордкович и др., 2002 (Mordkovich et al., 2002)], то в лесостепи ВРР

известно 726. При этом в северной лесостепи Западной Сибири зарегистрировано 287 видов семьядов и долгоносиков, в южной — 248, в северной степи — 211 [Легалов, 2006 (Legalov, 2006)], а в аналогичных подзонах на ВРР — 568, 635 и 630 видов!

Отмеченное для фауны жуков-фитофагов незначительное снижение разнообразия в северной степи (табл. 2) связано, вероятно, с определённым уменьшением степени гетерогенности среды и повышением ксеротермности ландшафтов (в сравнении с южной лесостепью). В результате здесь отсутствуют ряд бореальных и северотемператных форм (на юг входящих до лесостепи включительно). С другой стороны, на севере степной зоны в значительной степени обеднена группа пустынно-степных ксерофилов, так как границы ареалов основной массы видов туранского и казахстанского комплексов проходят в подзоне сухих степей (южнее р. Урал), а большинство из распространенных севернее видов (около 45) по солонцам и ксеротермным склонам доходят и до юга лесостепной зоны. В связи с выраженностью рельефа и развитой речной сетью (в том числе и поймы р. Урал) в северной подзоне степи встречаются также абсолютное большинство лугово-степных и опущенных мезофилов, что определяет её близость к лесостепной фауне.

Особо подчеркнем, что максимальная скорость возрастания видового богатства жуков-фитофагов наблюдается на центральном участке бореального экотона (в широкой полосе непосредственного перехода от бореальных к суббореальным ландшафтам). В результате от северной подтайги до северной лесостепи разнообразие фауны увеличивается почти на 1/3 (с 706 до 1019 видов).

Показательно, что фауны средней тайги и южной лесостепи по числу видов различаются почти в 2,2 раза (табл. 2). При этом общими для них являются лишь 440 видов из 1215, отмеченных в этих двух подзонах, а уровень сходства фаун составляет 36 % (коэффициент Жаккара — 0,36). При сравнении фаун средней тайги и северной степи различия ещё более кардинальны (коэффициент Жаккара — 0,33). Коэффициент сходства крайних зональных фаун (тайги и лесостепи) ожидаемо несколько выше, но и здесь составляет всего лишь около 0,5.

Наглядны результаты кластерного анализа зональных и подзональных фаун. На зональном уровне наблюдается устойчивая связь лесных фаун (тайги и подтайги) и специфичность фауны лесостепи (рис. 2). Однако в результате кластеризации подзональных фаун неожиданно вскрывается следующая закономерность: более тесные связи отмечаются между соседними фаунами из разных зон, а не между подзональными фаунами одной зоны. При построении дендрограммы методом Варда (рис. 3) выделяются три кластера: северный (куда входят фауны таёжных подзон и северной подтайги), южный (с фаунами южной лесостепи и северной степи) и промежуточный (включающий фауны южной подтайги и север-

Таблица 2. Видовое богатство основных групп жуков-фитофагов в подзональных фаунах востока Русской равнины
Table 2. Species richness of the main groups of phytophagous beetle faunas in subzones of the East of the Russian plain

Таксоны	Природные подзоны						
	Средняя тайга	Южная тайга	Северная подтайга	Южная подтайга	Северная лесостепь	Южная лесостепь	Северная степь
CHRYSOMELOIDEA	223 (45 %)	268 (54 %)	276 (55 %)	329 (66 %)	394 (79 %)	444 (89 %)	432 (87 %)
Cerambycidae	8 (20 %)	11 (28 %)	12 (30 %)	11 (28 %)	15 (38 %)	37 (93 %)	39 (98 %)
Chrysomelidae	212 (49 %)	251 (57 %)	258 (59 %)	311 (71 %)	363 (83 %)	387 (89 %)	368 (84 %)
Donaciinae	26 (87 %)	28 (93 %)	27 (90 %)	27 (90 %)	27 (90 %)	21 (70 %)	17 (57 %)
Criocerinae	5 (42 %)	7 (58 %)	10 (83 %)	10 (83 %)	11 (92 %)	11 (92 %)	11 (92 %)
Clytrinae	6 (30 %)	8 (40 %)	9 (45 %)	11 (55 %)	17 (85 %)	19 (95 %)	19 (95 %)
Cryptocephalinae	31 (52 %)	35 (58 %)	36 (60 %)	37 (62 %)	49 (82 %)	56 (93 %)	55 (92 %)
Chrysomelinae	42 (64 %)	42 (64 %)	42 (64 %)	53 (80 %)	55 (83 %)	55 (83 %)	51 (77 %)
Galerucinae	18 (55 %)	21 (64 %)	18 (55 %)	25 (76 %)	27 (82 %)	28 (85 %)	28 (85 %)
Alticinae	61 (35 %)	84 (49 %)	88 (51 %)	113 (66 %)	140 (81 %)	155 (90 %)	152 (88 %)
Cassidinae	16 (51 %)	19 (61 %)	20 (65 %)	24 (77 %)	27 (87 %)	30 (97 %)	29 (94 %)
Bruchidae	3 (13 %)	6 (27 %)	6 (27 %)	7 (32 %)	20 (91 %)	20 (91 %)	21 (95 %)
CURUCULIONOIDEA	292 (37 %)	373 (48 %)	430 (55 %)	517 (66 %)	624 (80 %)	697 (89 %)	688 (88 %)
Anthribidae	6 (35 %)	7 (41 %)	8 (41 %)	9 (53 %)	12 (71 %)	16 (94 %)	15 (88 %)
Anthribinae	6 (55 %)	6 (55 %)	7 (64 %)	8 (73 %)	11 (100 %)	10 (91 %)	9 (82 %)
Urodontinae	-	1 (17 %)	1 (17 %)	1 (17 %)	1 (17 %)	6 (100 %)	6 (100 %)
Rhynchitidae и Attelabidae	12 (52 %)	15 (65 %)	15 (63 %)	18 (75 %)	21 (88 %)	21 (92 %)	21 (88 %)
Apionidae	44 (44 %)	56 (55 %)	70 (69 %)	79 (78 %)	96 (94 %)	96 (95 %)	89 (88 %)
Dryophthoridae и Eirrhinidae	10 (59 %)	10 (59 %)	10 (59 %)	12 (71 %)	13 (76 %)	15 (82 %)	13 (76 %)
Curculionidae	214 (35 %)	279 (46 %)	320 (52 %)	390 (64 %)	472 (77 %)	539 (88 %)	541 (89 %)
Molytinae	18 (67 %)	21 (78 %)	22 (81 %)	23 (85 %)	21 (78 %)	21 (78 %)	20 (74 %)
Lixinae	6 (9 %)	14 (20 %)	20 (29 %)	24 (34 %)	36 (51 %)	62 (89 %)	69 (99 %)
Baridinae	3 (14 %)	5 (23 %)	5 (23 %)	8 (36 %)	11 (50 %)	20 (91 %)	22 (100 %)
Ceutorhynchinae	55 (36 %)	79 (52 %)	84 (55 %)	104 (68 %)	124 (81 %)	138 (90 %)	134 (88 %)
Curculioninae	62 (36 %)	78 (46 %)	91 (53 %)	115 (67 %)	143 (84 %)	149 (87 %)	149 (87 %)
Bagoinae	8 (40 %)	9 (45 %)	12 (57 %)	14 (70 %)	17 (85 %)	18 (90 %)	18 (90 %)
Hyperinae	12 (52 %)	12 (52 %)	13 (73 %)	16 (70 %)	17 (74 %)	20 (87 %)	21 (91 %)
Entiminae	45 (41 %)	54 (49 %)	62 (56 %)	73 (66 %)	90 (82 %)	98 (89 %)	96 (87 %)
ВСЕГО	516 (40 %)	642 (50 %)	706 (55 %)	847 (66 %)	1019 (80 %)	1142 (89 %)	1122 (88 %)

Примечание. В скобках показана доля (в %) от общего числа видов таксона в анализируемых подзональных фаунах востока Русской равнины (концентрация видового богатства).

Note. In brackets the share (in %) from total number of species of a taxon in the analyzed subzone faunas of the East of the Russian plain is shown (the concentration of species richness).

ной лесостепи). Объединение в группы способом одиночной связи (рис. 4) выявляет несколько иную картину: фауны южной подтайги и северной лесостепи последовательно сближены с северной группой фаун, что не отменяет установленной закономерности.

Подтверждает обоснованность этого вывода и расчет коэффициента Жаккара. Если между фаунами южной тайги и северной подтайги он составля-

ет — 0,86, то между фаунами северной и южной подтайги всего 0,79. Сходство в видовом составе жуков-фитофагов южной лесостепи и северной степи — 90 %, а двух подзональных фаун лесостепи — лишь те же 79 %.

Близость фауны северной подтайги к таёжным фаунам объясняется её обеднёностью. Как показано ниже, во всех фаунах северного кластера основное ядро составляют температурные и полизональные

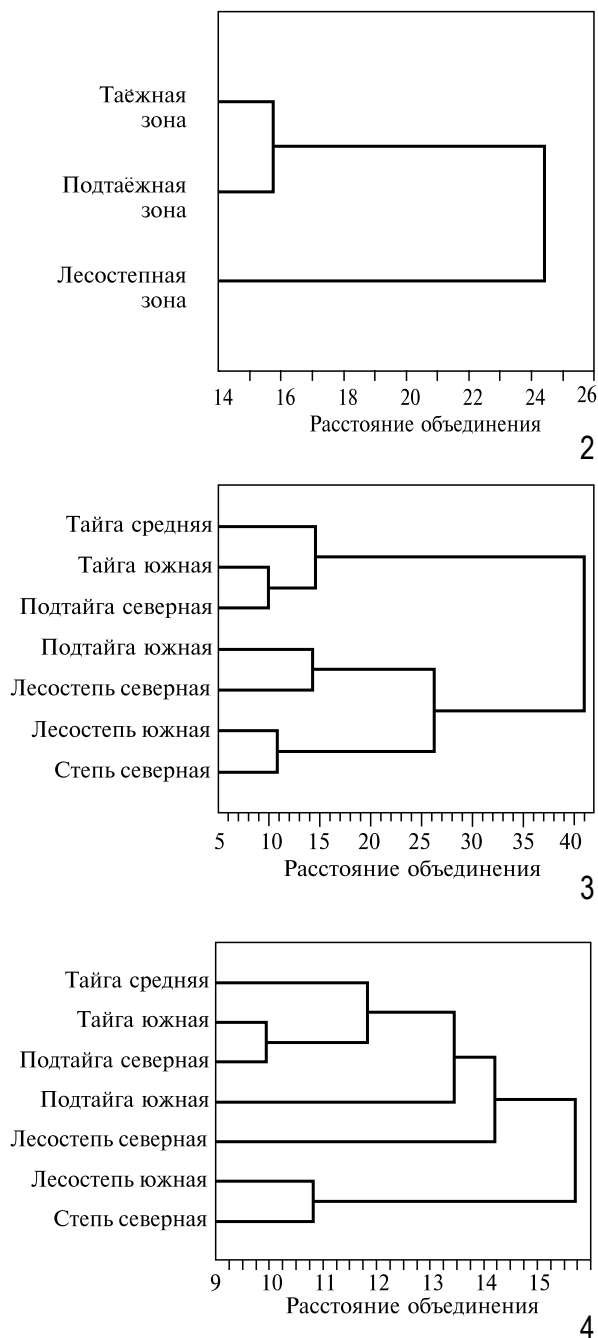


Рис. 2–4. Дендрограмма кластеризации фаун жуков-фитофагов ВРР: 2 — зональные фауны (Евклидово расстояние, метод Варда); 3 — подзональные фауны (Евклидово расстояние, метод Варда); 4 — подзональные фауны (Евклидово расстояние, метод одиночной связи).

Figs 2–4. Dendrogram of clusterization of phytophagous beetles faunas of the East of the Russian plain: 2 — zonal faunas (Euclidean distance, Ward's method); 3 — subzonal faunas (Euclidean distance, Ward's method); 4 — subzonal faunas (Euclidean distance, single linkage method).

формы (при сравнительно большой доле бореальных видов). Напротив, в южной подтайге, при сохранении подавляющего большинства видов, встречающихся севернее, происходит существенное

увеличение разнообразия за счёт экстразонального проникновения сюда значительной группы суббореальных (лесостепных, степных и неморальных) фаунистических элементов. Это и определяет наличие весомых связей между фаунами южной подтайги и северной лесостепи. Последнее во многом обусловлено заметным сходством в орографии. Как отмечают Дедков с соавт. [1974 (Dedkov et al., 1974)], зрелый денудационный рельеф юга Вятско-Камского междуречья с резкой асимметрией водораздельных склонов (с крутыми южными склонами и пологими северными) аналогичен такому в лесостепи Высокого Заволжья. При этом у значительной части лесостепных видов жуков прослеживаются языки ареалов в южную подтайгу (у немногих и севернее) по долинам крупных рек меридионального направления (Кама в среднем течении и Вятка). Кроме того, сложный рельеф и неоднократные перемещения зональных границ в течение плейстоцен–голоцена привели к наличию лесостепных анклавов растений и связанных с ними насекомых на междуречных пространствах подтайги Вятско-Камского региона. Иначе говоря, связи фаун южной подтайги и северной лесостепи помимо прочего обусловлены региональными особенностями.

Близость фаун южной лесостепи и северной степи тоже можно объяснить сходством в ландшафтных условиях этих подзон, а именно мозаичным взаимопроникновением в них сообществ как степного, так и лесостепного типа. В результате в настоящее время здесь на фоне доминирования открытых остепнённых и сегетальных ландшафтов, присутствуют островные участки лиственных лесов (за исключением Жигулёвских гор и Бузулукского бора, где преобладает лесная растительность). При этом, если на юге лесостепи дубравы произрастают на склонах и местами на водоразделах, то на севере степной зоны они тоже довольно широко представлены, хотя и уходят (а вслед за ними соответствующие сообщества насекомых) в понижения рельефа и поймы. Напротив, как отмечалось выше, на север степи и на самый юг лесостепи по ксеротермным склонам, песчаным массивам и солонцам проникают группировки степных ксерофилов (отсутствующие в северной лесостепи).

Таким образом, можно констатировать, что основные широтные рубежи, ограничивающие распространение растительоядных жуков, на ВРР далеко не всегда соответствуют зональным границам — обычно они сдвинуты к северу примерно на одну подзону. Вероятно, это объясняется тем, что большая часть видов жуков-фитофагов концентрируется в разных типах интразональных (в широком смысле) местобитаний с выраженным рельефом, а одни из наиболее богатых сообществ, в которых наблюдается концентрация форм, характерных для более южной подзоны (а также реликтов), представлены в склоновых урочищах [Дедюхин, 2010, 2012a, 2013, 2014b, 2015a, b (Dedyukhin, 2010, 2012a, 2013, 2014b, 2015a, b)]. Кроме того, разнообразные комплексы листоедов и

долгоносиков складываются в рудеральных и сегетальных биотопах. Поэтому облик фауны растительноядных жуков широтного выдела того или иного ранга не отражает в полной мере зональных особенностей (особенно в регионах с развитым рельефом), но ярко демонстрирует ландшафтно-биотопическую мозаику территории, а также исторические моменты её развития.

Зональная дифференциация разных групп жуков-фитофагов. Помимо общей характеристики пространственной дифференциации фауны растительноядных жуков, особый интерес представляет сравнительный анализ зонального распределения фаун таксонов высокого ранга (уровня надсемейства, семейства и подсемейства).

В обоих надсемействах (*Chrysomeloidea* и *Curculionoidea*) по направлению от средней тайги до южной лесостепи наблюдается закономерное увеличение видового богатства (табл. 2, 3). При этом во всех зонах бореального экотона преобладают долгоносикообразные жуки, но с продвижением на юг их участие в фауне закономерно возрастает. Если в тайге на долю этого надсемейства приходится 57,3 %, то в лесостепи уже 60,5 %. На трансекте бореального экотона число видов надсемейства *Curculionoidea* увеличивается в 2,4 раза (при коэффициенте Жаккара между фаунами средней тайги и южной лесосте-

пи — 0,34), а фитофагов из надсемейства *Chrysomeloidea* — лишь в 2 раза (при коэффициенте Жаккара — 0,39).

Общий тренд увеличения разнообразия в южном направлении сохраняется во всех семействах растительноядных жуков, обычно с максимумом в южной лесостепи. Однако детальная картина этих изменений может существенно различаться. Важно подчеркнуть, что степень зональной дифференциации фауны того или иного семейства на трансекте бореального экотона определяется в первую очередь долей видов, распространённых до его северной границы. Так, по концентрации видового богатства (далее КВБ) в средней тайге (от фауны ВРР в целом), достаточно чётко выделяются три группы семейств: (1) *Chrysomelidae*, *Rynchitidae* с *Atelabidae*, *Dryophthoridae* с *Eirrhinidae* (КВБ в средней тайге — 50–60 %); (2) *Anthribidae*, *Apionidae* и *Curculionidae* (КВБ — от 35 % до 44 %); (3) *Bruchidae* и хортобионтные *Cerambycidae* (до средней тайги доходят лишь 10–20 % видов). Однако во всех семействах КВБ в южной лесостепи выше 80 % (а у многих более 90 %) (табл. 3).

В семействах, сохраняющих довольно высокий уровень видового богатства в тайге, большую долю занимают формы, развивающиеся на древесной или околоводной растительности. Во второй группе (за

Таблица 3. Ареалогическая структура зональных и подзональных фаун растительноядных жуков востока Русской равнины

Table 3. Arealogical structure of zonal and subzonal herbivorous beetle faunas of the East of the Russian plain

Комплексы	Всего	Зоны			Подзоны						
		Тайга	Подтайга	Лесостепь	Средняя тайга	Южная тайга	Северная подтайга	Южная подтайга	Северная лесостепь	Южная лесостепь	Северная степь
Зоогеографическая структура											
Голарктический	4	8	6	4	10	8	7	6	5	4	4
Транспалеарктический	27	29	24	18	32	28	27	24	21	19	18
Западно-центрально-палеарктический	34	39	39	36	35	39	40	39	38	36	36
Западнопалеарктический	25	14	19	24	13	14	16	19	22	23	22
Центральнопалеарктический	13	2	4	13	1	2	3	4	8	13	15
Субтрансевразиатский	6	8	7	5	8	7	7	6	5	4	4
Поясно-зональная структура											
Бореальный и северотемператный	9	16	12	7	21	16	13	11	8	5	4
Полизональный	32	59	47	34	70	60	56	48	40	34	33
Южнотемператный	17	21	17	18	13	22	24	24	21	18	18
Суббореальный	43	4	18	42	1	4	8	18	32	43	46

Примечание. В ячейках указана доля (%) от числа видов, зарегистрированных в определенной зональной или подзональной фауне.

Note. In cells the share (%) of number of the types registered in a certain zone or subzone fauna is given.

исключением Arionidae) также значительное число видов связано с древесным ярусом. Напротив, среди Bruchidae и хортофильных Cerambycidae таковые отсутствуют. Резкое увеличение числа видов травяных усачей и зерновок происходит только в пределах лесостепной зоны: у первых — в южной лесостепи (в основном за счёт появления представителей рода *Dorcadion*, а также многих видов рода *Phytoecia*), у вторых — уже в северной лесостепи. Последнее мы связываем с очень высоким уровнем флористического богатства в луговых степях бобовых (Fabaceae) (к которым специализировано подавляющее большинство зерновок).

Показательная картина вырисовывается при сравнении подзонального распределения семейств Chrysomelidae и Curculionidae, включающих на ВРР 87 % и 78 % видов в соответствующих надсемействах (рис. 5). Несмотря на то, что по числу видов на ВРР настоящие долгоносики почти в 1,4 раза превосходят листоедов, в средней тайге видовое богатство этих семейств практически равно. Только начиная с северной подтайги долгоносики начинают заметно преобладать (в 1,2 раза), а в северной степи по числу видов их почти в 1,5 раза больше, чем листоедов.

При этом фауна Curculionidae южной лесостепи в 2,5 раза богаче фауны средней тайги (КВБ — 35 % в средней тайге, 88 % — в южной лесостепи; коэффициент Жаккара — 0,32); тогда как фауна Chrysomelidae — лишь в 1,8 раза (КВБ — 49 % фауны в средней тайге, 89 % — в южной лесостепи; при коэффициенте их сходства — 0,42). Таким образом, степень широтно-зональной дифференциации долгоносиков на трансекте бореального экотона заметно выше, чем листоедов, что, вероятно, отражает их большую зависимость от климатических условий. Отчасти это может быть объяснено тем, что у многих подсемейств листоедов имеются вторичные центры

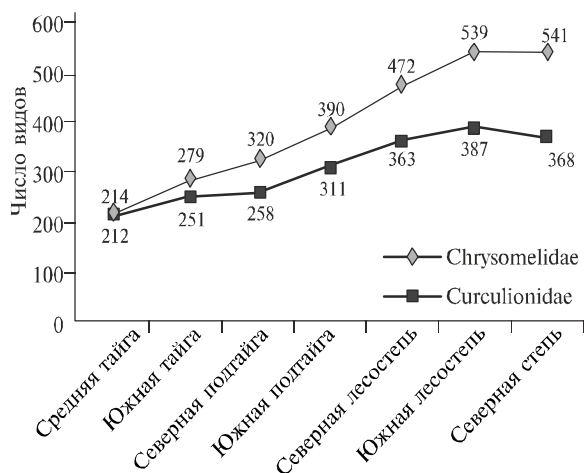


Рис. 5. Видовое богатство Chrysomelidae и Curculionidae в подзонах востока Русской равнины

Fig. 5. Species richness of Chrysomelidae and Curculionidae in subzones of the East of the Russian plain

видообразования в лесных зонах умеренного пояса (Donaciinae, значительная часть Cryptocephalinae и Chrysomelinae). Напротив, важнейшим центром разнообразия целого ряда крупных групп куркулионид (особенно Lixinae, Baridinae, трибы Tychiini) выступают аридные области Древнего Средиземья. Другая возможная причина более резкого спада видового богатства долгоносиков к северу, являющихся более трофически специализированной группой, чем листоеды [Дедюхин, 2016б (Dedyukhin, 2016b)], — значительное снижение в тайге флористического разнообразия (так как утрата видов кормовых растений в первую очередь отрицательно сказывается на монофагах и узких олигофагах).

Дендрограммы, построенные в результате дифференцированного анализа подзональных фаун семейств Chrysomelidae и Curculionidae (рис. 6 и рис. 7), близки к дендрограмме, полученной при анализе жуков-фитофагов в целом. Во всех случаях выделяются три группы фаун, а границы разделения кластеров не соответствует зональным. Однако при анализе листоедов промежуточный кластер сближен с северной группой фаун, а долгоносиков, напротив, с южной.

Представители разных подсемейств листоедов и долгоносиков характеризуются существенными различиями в экологии, что отражается и на картине их пространственной дифференциации. Тем не менее, для подавляющего большинства групп сохраняется общий тренд увеличения разнообразия от средней тайги к южной лесостепи (табл. 3). Исключение составляет подсемейство Donaciinae, в котором происходит снижение видового богатства в южном направлении. Высокий уровень разнообразия радужниц отмечается от средней тайги до северной лесостепи, максимума достигая в южной тайге (КВБ — 90 %), но на юге лесостепи — этот показатель составляет 70 %, а в степной зоне опускается до 60 %. Следует особо подчеркнуть, что все представители подсемейства связаны с водной или околородной растительностью, т. е. обитают исключительно в интразональных местообитаниях. Наши данные в целом соответствуют выводам Беньковского [2011 (Bien'kowskii, 2011)], который также отмечает в данной группе южный тренд снижения разнообразия (от тайги до пустынной зоны включительно), объясняя эти факты как вторичным центром разнообразия подсемейства в умеренных и холодных поясах Европы, так и большим количеством в тайге постоянных водоёмов. Последний фактор важен в первую очередь в связи тем, что развитие водных личинок радужниц идёт несколько лет [Беньковский, 2011 (Bien'kowskii, 2011)].

Обращает на себя внимание сравнительно низкий уровень изменения видового богатства (в 1,3 раза) в крупном и экологически неоднородном подсемействе Chrysomelinae. Однако видовой состав хризомелин при этом трансформируется существенно (степень сходства фаун средней тайги и южной лесостепи составляет 58 %), так как исчезновение ряда дендрофильных форм на юге лесос-

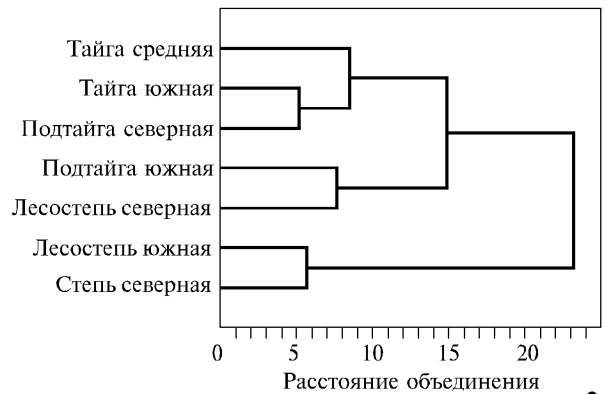
степной зоны компенсируется за счёт появления группы степных хортобионтов. В подсемействе *Cryptocerphalinae* в лесных подзонах резко преобладают виды, связанные с древесно-кустарниковой растительностью. На юге бореального экотона, при сохранении подавляющего большинства дендробионтов, добавляется обширная группа степных скрытоглавов (особенно из подрода *Asionus*), что и определяет заметное увеличение разнообразия криптоцефалин в южной лесостепи, где в сравнении с фауной средней тайги видовое богатство выше в 1,9 раза. Особенно сильно эта тенденция выражена в близком к скрытоглавам подсемействе *Clytrinae* (в 2,4 раза), в котором отмечается значительно меньшая доля дендробионтов, а со степными ландшафтами связано большинство видов.

Резкое увеличение разнообразия к югу наблюдается в крупнейшем подсемействе листоедов — *Alticinae*. Если в средней тайге встречается лишь 35 % региональной фауны подсемейства, то в южной лесостепи — около 90 %. Это, по-видимому, обусловлено значительным увеличением флористического богатства травянистых растений в южной подтайге и, особенно, в лесостепи (с травами связано подавляющее большинство листоедов-блошек). Лесостепь и северная степь — центры разнообразия и подсемейства *Cassidinae*, все местные представители которого связаны с травянистыми растениями. Однако относительное видовое богатство щитоносок в тайге (КВБ — 51 %) гораздо выше, чем в подсемействах *Alticinae* и *Clytrinae*.

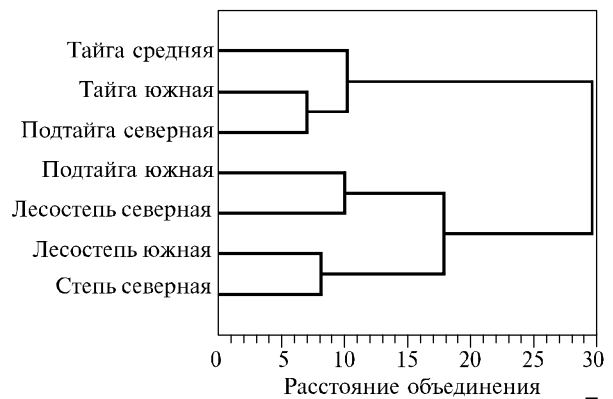
Среди *Curculionidae* наиболее близки к обобщённой картине тенденции изменения видового богатства в крупнейших и экологически неоднородных подсемействах: *Ceutorhynchinae*, *Curculioninae* и *Entiminae*. Во всех этих группах в средней тайге встречается 30–40 % видов фауны ВРР, в южной тайге — около 50 %, в подтайге — около 70 %, в северной лесостепи — 80–85 %; в южной лесостепи — 85–90 %; на севере степной зоны — чуть более 80 % видов.

Curculioninae и *Entiminae* включают как обширные трибы, связанные с древесно-кустарниковой растительностью (*Ellescini*, *Acalyptini*, *Anthonomini*, *Curculionini*, *Phyllobiini*, *Polydrusini*), так и трибы, виды которых живут исключительно на травянистых растениях в основном в степных и луговых экосистемах (*Cionini*, *Tychiini*, *Mecinini*, *Omiini*, *Trachyphloeini*, *Sitonini*, большинство *Otiorhynchini*). Если в первой группе фауна южной лесостепи богаче фауны средней тайги лишь в 1,5 раза (за исключением *Curculionini*), то в трибах *Tychiini* и *Mecinini* — в 4 раза.

В подсемействе *Ceutorhynchinae* подавляющее большинство видов обитает на травянистых растениях. Однако в отличие от двух других подсемейств, довольно обширная группировка скрытохоботников связана с прибрежно-водными местообитаниями, а часть имеет открытоживущих на растениях личинок (*Phytobiini*). Кроме того, в этом подсемействе явно преобладают ценофобы, связанные с пионерными стадиями травянистых экосистем [Коротяев, Чоло-



6



7

Рис. 6–7. Дендрограмма кластеризации подзональных фаун *Chrysomelidae* (6) и *Curculionidae* (7) востока Русской равнины (Евклидово расстояние. Метод Варда).

Figs 6–7. Dendrogram of clusterization subzonal faunas of *Chrysomelidae* (6) and *Curculionidae* (7) the East of the Russian plain (Euclidean distance. Ward's method).

кава, 1989 (Korotyaev, Cholokava, 1989); Коротяев, 2012 (Korotyaev, 2012)], в результате некоторые степные по происхождению виды по антропогенно нарушенным биотопам вслед за сорной и культурной растительностью в настоящее время распространены далеко к северу.

Максимальное увеличение видового богатства от средней тайги до степи включительно происходит в подсемействах *Lixinae* и *Baridinae*. Если в средней тайге отмечено лишь 9 % видов ликсин и 14 % баридин, известных на ВРР, то в южной лесостепи — около 90 %, а в северной степи — 100 %. Подавляющее большинство представителей этих групп обитают в ксеротермных местообитаниях и аридных зонах, развиваясь на травянистых растениях в основном из семейств *Chenopodiaceae*, *Asteraceae* и *Brassicaceae*. Исключением составляют виды рода *Limnobaris*, трофически связанные с болотными и околотовными осоковыми (но и они на юг доходят до степной зоны). При этом специфические для лесных зон виды в этих подсемействах на ВРР отсутствуют. Кроме того, личинки ликсин и баридин — эндофаги, в подавляющем большинстве питающиеся в корнях или прикорневых частях стебля (что, как будет показано ниже, дополнительно

сдерживает их проникновение на север). Лишь цветожила (триба *Larinini*), развиваются в антодиях сложноцветных из трибы *Cardueae* (разнообразие которой также резко возрастает при продвижении к югу). Для сравнения в подсемействе *Hypereginae*, представители которого имеют открытоживущую личинку, в тайге обитает около 50 % видов фауны ВРР.

Таким образом, снижение видового богатства к северу происходит более резко в подсемействах, в которых преобладают виды, развивающиеся в корнях или на корнях (*Lixinae*, *Varidinae*, подавляющее большинство *Alticinae*), чем в тех, где доминируют формы, личинки которых трофически связаны с наземными частями растений, особенно эктофагов — *Chrysomelinae*, *Galerucinae*, *Cassidinae*, *Hypereginae*. Это обусловлено тем, что последние успевают пройти развитие в тайге за короткий вегетационный период в условиях относительно невысоких температур [Беньковский, 2011 (Ben'kowskii, 2011)]. Это не относится к почвенным детритофагам (в частности *Cryptoccephalinae*), развитие которых не зависит от жизненных циклов кормовых растений и растянуто на несколько лет.

С другой стороны, дополнительно замедляет развитие ризофагов и повышенная увлажненность таёжных почв, что ещё более затрудняет их прогревание. Эти выводы вероятно справедливы и в отношении семейств. Так сравнительно большая доля в тайге *Chrysomelidae* может быть связана с тем, что наземная эктофагия на стадии личинки характерна для многих листоедов (34 % фауны ВРР), но только для некоторых групп долгоносиков (большинство *Hypereginae*, а также представители родов *Cionus*, *Pelenomus*, *Neophytobius*), в сумме составляющих лишь 7 % региональной фауны семейства. Таким образом, одной из важнейших причин различий в зональном размещении разных групп жуков-фитофагов выступает локализация личиночной стадии.

Зональные изменения таксономической структуры фаун листоедов и долгоносиков. Помимо изменения уровня видового богатства дифференциация фаун семейств жуков-фитофагов проявляется и в трансформации её таксономической структуры (в частности, в соотношении подсемейств). В фауне листоедов ВРР наиболее разнообразное подсемейство — *Alticinae* (39 %); значительно меньше *Chrysomelinae* (15 %) и *Cryptoccephalinae* (13 %). Сходное соотношение наблюдается и в фауне Русской равнины в целом [Медведев, 1993 (Medvedev, 1993)]. На ВРР по направлению к югу, во-первых, возрастает доля *Alticinae* (с 29 % в средней тайге до 40 % в южной лесостепи и северной степи), во-вторых, если в таёжных и подтаёжных зонах, а также в северной лесостепи *Cryptoccephalinae* заметно уступают *Chrysomelinae* (в средней тайге — 14,5 % и 20 % от фауны семейства; в северной лесостепи — 13,5 % и 15 %), то в южной лесостепи скрытоглавы не меньше (по 14,5 %), а в северной степи даже больше, чем хризомелин (14,5 % и 13 % соответственно). Интерес-

но, что по Медведеву [1993 (Medvedev, 1993)] и Беньковскому [2011; (Ben'kowskii, 2011)] преобладание криптоцефалин над хризомелинами начинается лишь с полупустынной зоны европейской части России и Казахстана. Сдвиг смены индекса фауны в северном направлении, по-видимому, обусловлен повышенным процентом южностепных форм на юге лесостепи ВРР (в сравнении с лесостепными регионами, лежащими западнее). С другой стороны существенные отличия в таксономической структуре фауны северной и южной лесостепи подчеркивают пространственную неоднородность лесостепной фауны региона.

Среди долгоносиков во всех зонах и подзонах преобладают *Curculioninae* (27–30 %), *Ceutorhynchinae* (24–27 %) и *Entiminae* (17–21 %), хотя процентное соотношение подсемейств варьирует. В частности, в южном направлении закономерно уменьшается доля *Entiminae* (с 21 % до 17 %) и *Molytinae* (с 9 % до 3,5 %) и увеличивается участие в фауне *Lixinae* (2 % в средней тайге до 12–13 % в южной лесостепи и северной степи). Данная тенденция, несомненно, продолжается и южнее. По литературным сведениям [Тер-Минасян, 1967 (Ter-Minasyan, 1967); Легалов, 1998 (Legalov, 1998); Арзанов, 2013 (Arzanov, 2013)], *Lixinae* входят в число 3 преобладающих подсемейств долгоносиков в аридных областях (от юга степной до пустынной зоны).

Близкие закономерности зонального распределения долгоносиков отмечены ранее для Западной Сибири [Легалов, 1998, 2006 (Legalov, 1998, 2006)]. Однако, имеется и ряд отличий. Так *Ceutorhynchinae* во всех анализируемых подзонах ВРР по видовому богатству стоят на втором месте (24–27 %) (незначительно уступая лишь *Curculioninae*), тогда как в Западной Сибири от тайги до северной лесостепи скрытохоботники занимают лишь третье место (уступая также энтиминам), при более низкой общей доле в фауне от тайги до лесостепи (19–20 %).

Широтная дифференциация зоогеографической структуры фауны. На фоне общего преобладания в фауне ВРР западно-центральнопалеарктических, западнопалеарктических и транспалеарктических (с трансевразийскими) форм проявляются следующие широтные тенденции (табл. 3). Во-первых, к югу закономерно снижается участие представителей транспалеарктического (с 32 % в средней тайге до 18 % в северной степи), голарктического (с 8 % в тайге до 4 % в лесостепи и с 10 % в средней тайге до 4 % в северной степи) и субтрансевразийского (вместе с повожско-центрально-восточнопалеарктическим) (с 8 % до 5 % в лесостепи и 4 % в северной степи) комплексов. Во-вторых, резко увеличивается доля западнопалеарктических (вместе с европейскими) (с 13–14 % в тайге до 22–24 % в лесостепи и северной степи) и особенно центральнопалеарктических форм (с 1–2 % в тайге до 13 % в южной лесостепи и 15 % в северной степи), причем резкий рост числа видов с центральнопалеарктичес-

кими ареалами начинается только в лесостепи. Однако даже на севере степной зоны они не входят в тройку наиболее разнообразных комплексов.

Сходные тенденции установлены для листоедов и долгоносиков. В частности, от средней тайги до северной степи доля голарктического комплекса в фауне Chrysomelidae снижается с 8 % до 4 %, в фауне Curculionidae — с 11 % до 4 %; а участие центрально-палеарктических форм в фауне листоедов возрастает с 1 % до 15 %, долгоносиков — с 2 % до 19 % соответственно.

Широтная дифференциация поясно-зональной структуры фауны. В фауне бореального экотона ВРР преобладают суббореальные элементы, на которые приходится 41 % фауны (с учетом фауны северной степи — эта цифра возрастает до 43 %). С добавлением к ним южнотемператных форм общая доля видов, тяготеющих к южной части умеренного надпооя, составляет свыше 60 %. Заметно менее разнообразны виды с полизональным распространением (полизональные и широкотемператные формы) (33 % фауны). На северный комплекс (бореальную, арктобореальную и северотемператную группы) приходится в сумме лишь менее 9 % видового состава фауны [Дедюхин, 2016а (Dedyukhin, 2016a)].

При анализе пространственной дифференциации поясно-зональной структуры фауны выявляются следующие закономерности (табл. 3; рис. 8). От средней тайги до северной лесостепи лидирующее положение занимает полизональный комплекс. При этом в таёжных фаунах на его долю приходится большинство видов (60–70 %), в подтайге — около половины

фауны (56 % в северной и 48 % в южной подтайге), а в северной лесостепи опускаясь до 40 %. Принципиальные изменения структуры фауны происходят в южной лесостепи и северной степи, где на первое место по видовому богатству выходит суббореальный комплекс (43 % и 46 % соответственно), а виды с полизональными ареалами составляют лишь треть фауны (33–34 %).

Трансформация фауны на трансекте бореального экотона идет в первую очередь в результате кардинальных изменений разнообразия суббореального комплекса. Если в тайге присутствуют единичные степные и неморальные виды [Дедюхин, 2012б (Dedyukhin, 2012b)], то в подтайге их число увеличивается на порядок (свыше 150 видов), а лесостепи же возрастает до 500 видов! При этом выраженный и зрелый рельеф обуславливает четкое проявления на ВРР правила предварения, что приводит к сдвигу границ ареалов суббореальных и южнотемператных видов в северном направлении примерно на одну подзону. Вероятно, это и выступает главной причиной наблюдаемого несовпадения основных эколого-зоогеографических рубежей у растительноядных жуков с границами между природными зонами.

В частности обращает на себя внимание резкая разница в видовом богатстве и доле суббореального комплекса между фаунами северной (58 видов; 8 % фауны) и южной подтайги (149 видов; чуть менее 18 %). При этом лугостепные и неморальные (дубравные) формы проникают в южную подтайгу в первую очередь по экстразональным (долинным и склоновым) местообитаниям, а в северной лесостепи реликтовые популяции ряда степных форм концент-

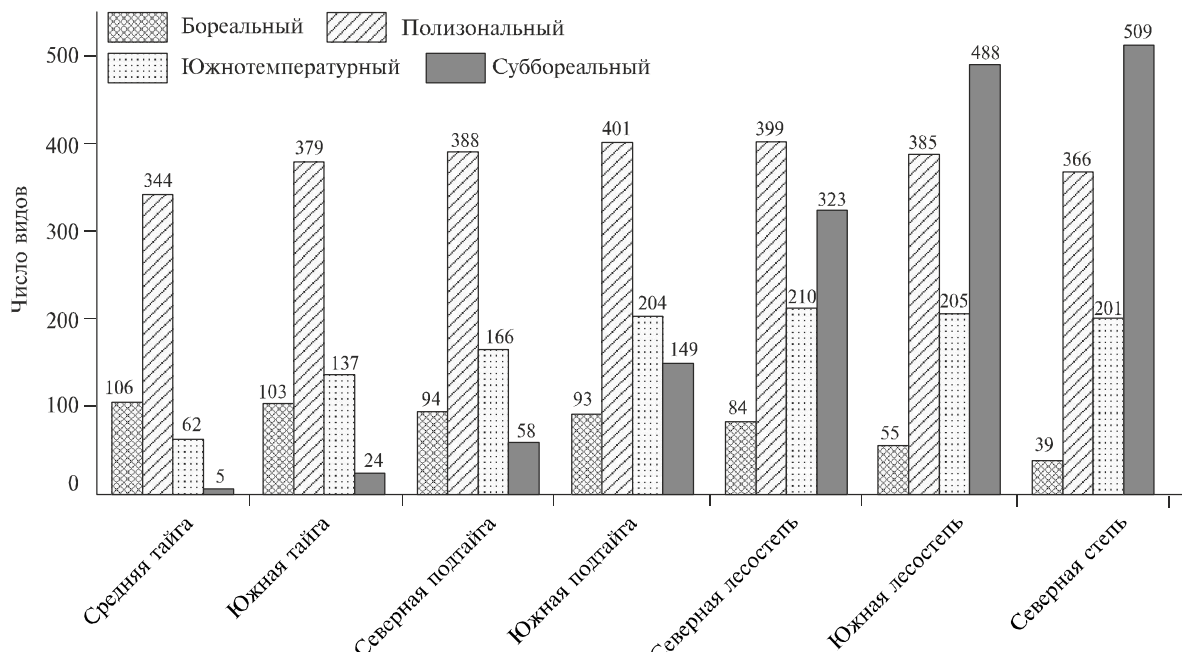


Рис. 8. Видовое богатство основных поясно-зональных комплексов в подзональных фаунах жуков-фитофагов востока Русской равнины.

Fig. 8. Species richness of basic belt-zonal complexes in subzonal phytophagous beetle faunas of the East of the Russian plain.

рируются лишь на известняковых склонах Кунгурской островной лесостепи [Дедюхин, 2011, 2014a (Dedyukhin, 2011, 2014a)].

Аналогичная картина, но на другом уровне видового богатства суббореальных форм, наблюдается между северной (323 вида; 32 %) и южной лесостепью (488 видов; 43 %), причём в последней подзоне резкое возрастание их числа также идёт в основном за счёт экстразонального проникновения по каменистым степям и солонцам видов, характерных для более южной зоны (степной). Тогда как разница между фаунами южной лесостепи и северной степи, где отмечено максимальное количество суббореальных видов, по этому показателю (как и в целом по видовому богатству) невелика.

В южном направлении закономерно снижается как видовое богатство (со 106 до 39 видов), так, особенно, доля бореального комплекса. Если в средней тайге он составляет 21 % фауны, в южной тайге — 16 %, в подзонах подтайги — 13 % и 11 % соответственно, то в северной лесостепи — лишь 8 %, а в южной лесостепи и на севере степной зоны всего 4–5 %. Однако это не оказывает первостепенного влияния на общий состав фауны, так как количество северных элементов почти в 7 раз меньше видового богатства южных (суббореальных и южнотемператных) форм.

Таким образом, наиболее значительные изменения в ареалогической структуре фауны происходят на отрезке от северной подтайги до южной лесостепи (рис. 8). При этом фауны южной подтайги и северной лесостепи в зонально-поясном отношении выступают как переходные между фаунами бореального (тайги и северной подтайги) и суббореального (южная лесостепь и северная степь) типов. Это согласуется с результатами, проведённого выше кластерного анализа подзональных фаун (рис. 3).

Картина изменений поясно-зональной структуры фауны Curculionidae имеет значительное сходство с установленной при анализе фауны жуков-фитофагов в целом (но к югу у долгоносиков наблюдается ещё более резкий рост доли суббореального комплекса), напротив, у листоедов налицо существенные отличия от неё. Во-первых, у хризомелид во всех подзонах полизональный комплекс составляет основу фауны (в южной лесостепи и северной степи наравне с суббореальным), хотя его доля существенно снижается (с 64 % в средней тайге до 38 % в северной степи); во-вторых, на суббореальный комплекс даже в южных подзонах приходится менее 40 % (36–39 %) видов. Преобладание в фауне Chrysomelidae вдоль всего трансекта бореального экотона полизональных и ширококонтинентальных видов отражает меньшее влияние климатических факторов на распространение листоедов (в сравнении с долгоносиками) и, как следствие, меньшую степень дифференциации фауны в широтном направлении.

Напротив, в фауне долгоносиков суббореальный комплекс, уже начиная с южной подтайги, играет

весомую роль (21 % относительно 13 % в фауне листоедов). В северной лесостепи к суббореальным относятся более трети видов куркулионид (35 %), в южной лесостепи — 46 %, а в северной степи — почти половина (49 %). Тогда как виды с полизональными ареалами в южной лесостепи и северной степи составляют лишь 31 % и 29 % соответственно.

Зональная дифференциация структуры фауны по широте трофического спектра видов. Для всех зональных фаун жуков-фитофагов характерно преобладание групп олигофагов, весомая доля региональных монофагов и незначительный процент многоядных форм (табл. 4). Однако соотношения трофических групп в широтном направлении также претерпевают заметные изменения. Структура фауны лесостепной зоны соответствует таковой на ВРР в целом. По направлению к северу наблюдаются следующие тенденции: увеличение доли широких олигофагов (с 30 до 35 %), а также полифагов (с 13 до 16 %) и уменьшение участия монофагов (с 26 до 20 %). При этом процент узких олигофагов остаётся почти неизменным (около 30 %). Кроме того, если в лесостепи форм с узкой кормовой специализацией (монофагов и узких олигофагов) — 56 %, то в таёжной зоне — лишь 51 % (в средней тайге — 49 %).

Из двух ведущих семейств значительные зональные изменения происходят в структуре фауны Curculionidae. Если в тайге среди долгоносиков почти равное соотношение монофагов, узких и широких олигофагов (по 28–30 %), а на долю узкоспециализированных форм приходится 57 %, то в лесостепи существенно преобладают монофаги (33 %), при заметном снижении доли широких олигофагов (25 %). Общее же число монофагов и узких олигофагов возрастает до 61 %. Ещё более выражена данная тенденция при сравнении подзональных фаун. В фауне средней тайги монофаги заметно уступают любой из групп олигофагов (25 % и 30–31 % соответственно), а узкоспециализированные формы составляют лишь 45 %. В южной лесостепи, при значительном преобладании монофагов (34,5 %) над узкими и широкими олигофагами (по 26–27 %), данный показатель составляет 62 %. При этом во всех зонах наблюдается низкий процент многоядных форм (13–14 %)

Напротив, в фауне листоедов соотношение групп по широте трофического спектра существенных широтных изменений не претерпевает: во всех зональных и подзональных фаунах лидирующее положение занимают широкие олигофаги (40–42 %), заметно меньше узких олигофагов (29–31 %), при умеренной доле полифагов (19–21 %) и низкой — монофагов (10–12 %). Хотя доля узкоспециализированных форм также несколько возрастает к югу (с 39 % в тайге до 41 % в лесостепи).

Зональная дифференциация фитобионтной структуры фауны. Общий анализ распределения растительноядных жуков по жизненным формам растений показал резкое преобладание в фауне ВРР потребителей трав (69 %), при сравнительно неболь-

Таблица 4. Параметры экологической структуры зональных и подзональных фаун растительноядных жуков востока Русской равнины
 Table 4. Parameters ecological structure zonal and subzonal faunas of herbivorous beetle of the East of the Russian plain

Группы	Всего	Зоны			Подзоны						
		Тайга	Подтайга	Лесостепь	Средняя тайга	Южная тайга	Северная подтайга	Южная подтайга	Северная лесостепь	Южная лесостепь	Северная степь
По широте основного регионального трофического спектра, %											
Монофаги	26	21	24	26	20	21	23	24	24	26	25
Узкие олигофаги	30	30	30	30	29	30	30	30	30	30	30
Широкие олигофаги	30	34	32	30	35	34	33	32	31	30	31
Полифаги	14	15	14	14	16	15	15	14	14	14	13
По связям с жизненными формами растений, %											
Хортобионты	69	56	62	69	53	56	60	62	66	70	72
Гидатобионты и гидатохортобионты	8	12	10	7	13	12	11	10	9	7	6
Дендробионты и тамнобионты	19	25	22	19	27	25	23	23	21	19	18
Дендро-хортобионты	4	7	6	5	7	7	6	5	4	4	4
По среде обитания личинок, %											
Надземные	59	61	63	60	61	61	62	63	62	60	59
Почвенные и корневые	36	31	31	35	30	32	31	31	32	36	37
Водные	5	8	6	5	9	8	7	6	6	4	4
По локализации личинок внутри или вне растения, %											
Эндофаги	57	51	55	57	48	52	55	55	56	58	58
Эктофаги	43	49	45	43	52	48	45	45	44	42	42

шой доле видов, связанных с древесно-кустарниковой (19%; не считая ксилофильных форм), а также водной и прибрежной растительностью (8%). Главная зональная тенденция изменения фитобионтной структуры фауны — заметное увеличение в южном направлении доли хортобионтов и уменьшение участия дендробионтов, а также гидатобионтов (табл. 4). Если в тайге дендробионты составляют 25%, а хортобионты — 56% фауны, то в подтайге — 22 и 62%, а в северной степи 18 и 72% соответственно. При этом от средней тайги до северной степи процент водных и околоводных форм снижается с 13 до 6%. Следует отметить, что данные закономерности проявляются не вследствие снижения разнообразия дендро- и гидатобионтов (максимальное видовое богатство этих групп также отмечается в лесостепи), а за счёт гораздо более резкого возрастания в южном направлении видового богатства хортобионтов.

Тенденции зональных изменений фитобионтной структуры фаун листоедов и долгоносиков схожи и соответствуют установленным для растительноядных жуков в целом. При этом в южном направлении у листоедов несколько более выражено уменьшение

доли гидатобионтов (с 16 до 6%), а у долгоносиков — дендробионтов (с 33 до 20%).

Зональная дифференциация фауны по среде обитания личинок. В этой части работы мы постарались оценить влияние среды обитания личинок (подземная, надземная или водная) на характер зонального размещения видов. Результаты анализа показали, что в южном направлении возрастает участие в фауне видов, развивающихся в почве или в корнях растений (в данном аспекте анализа эти группы рассматриваются вместе), однако ярко выражена эта тенденция лишь начиная с южной лесостепи. Если от средней тайги до северной лесостепи на виды, имеющие почвенных личинок, приходится 30–32% фауны, то в южной лесостепи и северной степи — уже 36–37%. При этом последовательно снижается доля водных форм (с 9 до 4%). Зональные тенденции группы видов, проходящих развитие в надземных органах растений, сложнее. От средней тайги до южной подтайги их процент несколько возрастает (с 61 до 63%), далее от северной подтайги начинает снижаться (62%), минимума достигая в северной степи (59%) (табл. 4).

При сравнении ведущих семейств выявляются существенные отличия между ними, как в общей структуре фаун, так и в тенденциях их пространственных изменений. Если среди долгоносиков повсеместно преобладают формы, развивающиеся в надземной части растений (свыше 60 %), то в фауне листоедов соотношение видов, имеющих почвенных и надземных личинок сопоставимо (50 и 42,5 % соответственно).

В семействе Curculionidae в южном направлении несколько снижается доля видов, развивающихся в надземных частях растений (65 % в средней тайге и 61 % в южной лесостепи и северной степи), и увеличивается процент форм с почвенной личинкой (от 29–30 % в лесных подзонах и северной лесостепи до 33 % в южной лесостепи и 35 % в северной степи). Последнее происходит в основном вследствие резкого возрастания видового богатства подсемейства Varidinae и триб Cleonini и Otiorhynchini. Напротив, по данным Легалова [1998, 2006 (Legalov, 1998, 2006)] в фауне долгоносиков лесостепи Западной Сибири среди всех зон (от тундры до пустынь Средней Азии) отмечен минимальный процент форм, связанных с подземной частью растений (28 %), а резкое увеличение их роли начинается лишь со степной зоны. Это, вероятно, также является отражением существенных отличий поволжско-приуральской и западносибирской лесостепи.

В семействе Chrysomelidae южный тренд возрастания доли видов, развивающихся в почве, ещё более значительный, а при переходе от южной подтайги к лесостепи происходит перестройка структуры фауны. Если в тайге и подтайге виды с почвенными или корневыми личинками (39–44 %) несколько уступают по разнообразию формам, развивающимся на листьях или в стеблях растений (46–47 %), то в лесостепи и северной степи начинают заметно преобладать над ними (48–52 и 42–44 %, соответственно).

При этом, в обоих семействах к югу происходит закономерное снижение процента в фауне водных и прибрежно-водных форм: с 14 до 6 % в фауне листоедов и с 6 до 5 % в фауне долгоносиков.

Дополнительным подтверждением отмеченных закономерностей могут служить результаты сравнительного анализа двух крупнейших подсемейств листоедов и долгоносиков (Alticinae и Ceutorhynchinae). При этом среди земляных блошек преобладают виды с почвенной личинкой (70 %), тогда как среди скрытохоботников, наоборот, больше форм, развивающиеся в надземных частях растений (72 %). Однако на юге бореального экотона в обеих группах наблюдается заметное увеличение участия видов, имеющих личинок-ризофагов. Так у Alticinae от средней тайги до южной подтайги таковых 64–66 %, в северной лесостепи уже 70 %, в южной лесостепи и северной степи — 72–73 %. В фауне Ceutorhynchinae, процент видов с корневыми личинками, незначительно увеличиваясь от средней тайги до северной лесостепи (18–21 %), резко возра-

стает в южной лесостепи и северной степи (по 29 %).

Зональные особенности проявляются и при сравнении групп, выделенных по локализации личинок внутри или вне растения (табл. 4). В южном направлении закономерно возрастает доля эндофагов (с 48 % в средней тайге до 58 % в южной лесостепи и северной степи). Лишь в тайге соотношение обеих групп примерно равно, при этом подзона средней подтайги — единственная, в которой несколько больше эктофагов (52 %).

Раздельный анализ надземных и подземных экто- и эндофагов выявил сходные тенденции. Следует отметить, что среди форм, проходящих развитие на надземных органах растений, резко преобладают эндофаги (73 к 27 %), а среди видов, развивающихся в почве, гораздо больше эктофагов (включая личинок-детритофагов) (72 к 28 %). Так если участие эндоризофагов от таёжной до лесостепной зоны возрастает на 3 % (с 25 до 28 %), то надземных эндофагов — на 7 % (с 68 до 75 %). От средней тайги до северной степи эти показатели ещё более существенны: на 9 % увеличивается относительная доля внутритканевых ризофагов (с 23 до 31 %), на 11 % — эндофагов надземных частей растений (с 63 до 74 %).

В целом возрастание в лесостепной и степной зонах процента эндофагов (как надземных, так и корневых) отражает южный тренд увеличения доли видов, тесно связанных с растениями, особенно трофически специализированных форм (монофагов и узких олигофагов).

Зональная дифференциация распределения жуков-фитофагов по семействам кормовых растений. Интересны широтные тренды изменений картины распределения трофически специализированных видов жуков (монофагов и олигофагов) по семействам кормовых растений. При этом ряд параметров проявляет заметное постоянство. Во-первых, во всех зонах и подзонах по числу видов жуков-фитофагов значительно преобладают 3 (редко 4) семейства растений. На семейство, занимающее по этому показателю лидирующее положение, приходится 12–15 % фауны, а на первые 3, наиболее заселяемые жуками-фитофагами, — более трети (35–37 %) всех трофически специализированных видов. Во-вторых, практически постоянно число семейств растений (11–12), содержащих 3 % фауны и выше, а общая доля специализированных на них видов в пределах бореального экотона составляет около 2/3 (74–76 %).

Существенно варьируют в широтном градиенте такие показатели как: общее число семейств растений, на которых есть специализированные формы жесткокрылых (от 46 в средней тайге до 63 в северной степи); состав наиболее заселяемых семейств растений; видовое богатство и относительная доля видов жуков на конкретных семействах растений.

В тайге и подтайге максимальное число трофически специализированных видов растительноядных жуков содержат Fabaceae (13 % фауны), Salicaceae

(12 %) и Asteraceae (11 %), в лесостепи на лидирующее положение выходят группировки на Asteraceae и Fabaceae (по 13 %), а третье место приходится на фитофагов Brassicaceae (10 %). Таким образом, если в лесных зонах в первую тройку по этому показателю входят как семейства древесных, так и травянистых растений, то в лесостепной зоне — семейства, включающие только травы.

Значительные различия в структуре фауны наблюдаются между двумя подзонами тайги. Средняя тайга — единственная, где первое место занимают потребители ивовых (14 %, с минимальным отрывом от таковых на бобовых), а третье и четвертое делят группировки жуков на сложноцветных и березовых (по 8,5 %). Тогда как структура фауны южной тайги (по соотношению видов на 11 наиболее заселяемых семействах растений) близка к таковой северной подтайги. В обеих фаунах наиболее богатыми являются комплексы на Fabaceae (12 и 14 %), Salicaceae (12 и 11 %) и Asteraceae (по 11 %). Тенденция возрастания доли фитофагов бобовых продолжается и далее: в южной подтайге и северной лесостепи (14 и 15 % видов), на второе же место в этих подзонах выходят группировки на Asteraceae (по 11 и 12 %), доля фитофагов Salicaceae, напротив, сокращается до 10 и 9 % соответственно. При этом в северной лесостепи выравнивается число видов на Salicaceae и Brassicaceae. В южных подзонах (южной лесостепи и северной степи) лидирующее положение занимают фитофаги на Asteraceae (14 %) (правда, практически наравне с таковыми на Fabaceae), третьи по количеству видов — потребители крестоцветных (10 %).

Выявленные закономерности подчеркивают несоответствие основных широтных рубежей, за которыми следует коренная перестройка фауны растительноядных жуков, с зональными границами и неоднородный характер фаун на уровне природных зон.

Показательны также тенденции изменения видового богатства и доли группировок жесткокрылых на конкретных семействах растений. В южном направлении в фауне существенно увеличивается доля видов на сложноцветных [с 9 % (38 видов) в средней тайге до 14 % (131 вид) в северной степи], крестоцветных [с 7 % (31 вид) до 10,5 % (99 видов) соответственно], губоцветных [с 1,5 % (6 видов) до 5–5,5 % (50–54 вида)], бурачниковых [с 0,7 % (3 вида) до 3 % (27 видов)], маревых [с 0,5 % (2 вида) до 3 % (27 видов)], молочайных [с 0,5 % (2 вида) до 2 % (18 видов)], мальвовых [с 0 до 1,3 % (12 видов)]. Напротив, наблюдается снижение участия в фауне фитофагов ивовых (с 14 % в средней тайге до 7 % в северной степи), берёзовых (с 8 до 3 %), сосновых (с 5 до 1 %), лютиковых (с 2 до 1 %). Однако в большинстве этих группировок (за исключением форм, специализированных на Pinaceae и отчасти Betulaceae) видовое богатство в южных подзонах не уменьшается или даже несколько возрастает, и во всех из них число видов в подтайге несколько больше, чем в средней тайге.

Закономерности широтных изменений распределения по кормовым растениям, выявляемые при анализе отдельных семейств, имеют ряд специфических особенностей. В первую очередь это касается небольших экологически однородных групп (Bruchidae, Nanophyidae, Dryophthoridae, Eirrhinidae), но также справедливо и для ведущих семейств (Chrysomelidae, Curculionidae, а также Arionidae). При дифференцированном анализе листоедов и настоящих долгоносиков налицо довольно резкие отличия, как с обобщёнными данными по жукам-фитофагам, так и в сравнении этих групп друг с другом.

Во-первых, в фауне Chrysomelidae в верхней части спектра отсутствуют фитофаги бобовых (в связи с общим низким числом на них специализированных видов листоедов), тогда как от средней тайги до северной степи это семейство растений относится к числу первых двух, наиболее заселяемых долгоносиками.

Во-вторых, листоеды ивовых во всех подзонах входят в число 3 ведущих группировок (опускаясь с первого места в тайге до третьего в южной лесостепи и северной степи). Напротив, в семействе Curculionidae фитофаги Salicaceae (наравне с Fabaceae) преобладают только в таёжной зоне, в подтайге делят 3 место с Asteraceae, а в лесостепи значительно уступают группировкам на Brassicaceae, Fabaceae и Asteraceae.

В-третьих, в южной части бореального экотона в подзональных фаунах листоедов резко преобладают фитофаги Asteraceae, а 2 и 4 места занимают группы на Brassicaceae и Lamiaceae. Напротив, в фауне Curculionidae, начиная с южной лесостепи, лидирующее положение переходит к фитофагам крестоцветных (Brassicaceae), тогда как группировки видов на сложноцветных занимают лишь третье место (незначительно уступая таковым на бобовых). Таким образом, в лесостепной и степной зонах наиболее богатые комплексы долгоносиков складываются на семействе растений, составляющем основу пионерных стадий сукцессий. Показательно, что значительной доля долгоносиков крестоцветных остаётся и в подтайге, и в тайге. Это согласуется со взглядами о чрезвычайно высоком видовом богатстве кукулионид на растениях-ценофобах [Коротяев, Чолокава, 1989 (Korotyaev, Cholokava, 1989); Коротяев, 2012 (Korotyaev, 2012)].

Таким образом, общие тенденции изменения фауны растительноядных жуков, проявляющиеся под влиянием явления зональности, наиболее объективно выявляются на подзональном уровне при комплексном подходе с использованием обобщённых данных по разным группам. При этом в связи с чрезвычайно высоким таксономическим и экологическим разнообразием жуков-фитофагов можно предположить, что установленные хронологические закономерности в значительной степени справедливы и для фауны трофически специализированных растительноядных насекомых в целом.

Выводы

1. На зональном трансекте востока Русской равнины (от средней тайги до южной лесостепи и северной степи) происходит коренная перестройка фауны растительноядных жуков, сопровождаемая резким увеличением видового богатства (в 2,2 раза), трансформацией её таксономической, зоогеографической и экологической структуры. При этом видовой состав фаун на уровне подзон изменяется примерно на 65 %, а центр регионального разнообразия жуков-фитофагов приходится на южную лесостепь (1142 видов; 89 %).

2. В подзональных фаунах северной части бореального экотона и отчасти в его центре преобладают полизональные и широколиственные виды, в южной лесостепи и северной степи на первое место по разнообразию выходит группа суббореальных (степных и неморальных) элементов.

3. В южном направлении закономерно возрастает доля трофически специализированных видов (монофагов и узких олигофагов), видов, связанных с травянистыми растениями, форм, развивающихся на корнях растений, а также эндофитофагов.

4. Установлены три широтные группы фаун: северная (обеднённая и тривиальная), южная (чрезвычайно разнообразная и специфичная) и центральная, которая одновременно является и наименее однородной. Первая включает фауны средней тайги, южной тайги и северной подтайги, вторая — фауны южной лесостепи и северной степи. Переходное между ними положение занимают фауны южной подтайги и северной лесостепи.

5. Главные широтные пределы, ограничивающие распространение растительноядных жуков на ВРР, не соответствуют зональным границам (они сдвинуты к северу примерно на одну подзону), а различия между подзональными фаунами одной зоны более весомы, чем между фаунами контактирующих подзон соседних зон. Из зональных рубежей существенное влияние на дифференциацию фауны оказывает лишь переход от подтайги к лесостепи. Поэтому зональные фауны не могут считаться пространственно однородными, что накладывает объективные методологические трудности на использование их в качестве основных единиц традиционного метода сравнительной фаунистики (во всяком случае, в отношении насекомых). Таковыми должны выступать фауны природных подзон (наименьших выделов, в которых ведущую роль играют климатические факторы).

6. Зональная дифференциация фауны в семействе Curculionidae более существенна, чем в семействе Chrysomelidae, что проявляется в частности в возрастании относительной доли первых по направлению к югу. Если в таёжных фаунах видовое богатство этих семейств соизмеримо, то в лесостепных и степных — долгоносиков почти в полтора раза больше, чем листоедов. При этом от средней тайги до

южной лесостепи состав фауны Curculionidae меняется на 68 %, а Chrysomelidae — на 58 %.

Благодарности

Автор 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, Р.В. Филимонову (Санкт-Петербург) и И.А. Забалуеву (Саратов) за предоставление собственных данных, а также всем коллегам и энтомологам-любителям, способствовавшим проведению полевых исследований.

Литература

- Arnol'di K.V. 1965. [The forest-steppe of Russian plain and its attempt to zoogeographic and tsenologic characteristics based on the study of insects] // Trudy Tsentral'no-chnozoomnogo zapovednitsa. No.8. P.138–166. [In Russian].
- Arzanov Yu.G. 2013. [Weevils around the lake Baskunchak] // Issledovaniya prirodnogo kompleksa okrestnostei ozera Baskunchak. Volgograd: Volgogradskoe nauchnoe izdatel'stvo. P.8–21. [In Russian].
- [Atlas of the Orenburg Province]. 1993. Moskva: Federal'naya sluzhba geodezii i kartografii Rossii. 40 p. [In Russian].
- Bien'kowskii A.O. 2004. Leaf-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New key to subfamilies, genera and species. Moscow. 278 p.
- Bien'kowskii A.O. 2011. [Leaf beetles of the European part of Russia (according to the materials of the doctoral dissertation)]. Moskva: Lambert Academic Publishing. 535 p. [In Russian].
- [Cadastre of invertebrates Samara Luka: study guide]. 2007. Rosenberg G.S. (Ed.). Samara: Ofort. 471 p. [In Russian].
- Chernov Yu.I. 1975. [Natural Zonality and the Animal World of Land]. M.: Mysl. 222 p. [In Russian].
- Chernov Yu.I., Penev L.D. 1993. [Biological diversity and climate] // Uspekhi sovremennoi biologii. Vol.113. No.5. P.515–531. [In Russian].
- Chibilev A.A. 1996. [Natural heritage of the Orenburg area. Study Guide]. Orenburg: Orenburgskoe knizhnoe isdatel'stvo. 384 p. [In Russian].
- Dedkov A.P., Malysheva O.N., Porman S.R., Rozhdestvenskii A.V. 1974 [The ancient surface alignment and outlier relief in Udmurtia] // Razvitiye sklonov i vyравnivanie rel'efa. Kazan': Isdadel'stvo Kazanskogo universiteta. P.64–67. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2004. [Ecological-faunistic analysis of beetles (Coleoptera) of Udmurtia: diversity, distribution, allocation]. Aftoreferat dissertatsii...kandidata biologicheskikh nauk. Izhevsk. 20 p. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2010. [Results and prospects of the exploration of Curculionoidea and Chrysomeloidea beetles in plains of the eastern part of European Russia] // Entomologicheskie issledovaniya v Severnoi Azii. Materialy Sibirskoi zoologicheskoi konferentsii. Novosibirsk. P.69–71. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2011. [Peculiarities of the phytophagous beetle fauna in the north part of insular Kungur forest-steppe] // Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. No.2. P.20–28. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2012a. [The beetles weevils (Coleoptera, Curculionoidea) of the Vyatka-Kama interfluvium: fauna, distribution, ecology]. Izhevsk: Udmurtskii Universitet. 340 p. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2012b. [Eco-geographical boundaries as the limits of distribution of insects in the Vyatka-Kama interfluvium (the example of phytophagous beetles: Coleoptera,

- Chrysomeloidea, Curculionoidea] // Problemy prikladnoi i regional'noi geographii. Materialy Vserossiiskoi konferentsii. Izhevsk: Udmurtskii Universitet. P.224–230. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2013. [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: struktura, dinamika, okhrana. Sbornik statei mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii. Penza: Isdatel'stvo PGU. P.289–291. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2014a. [New data on the fauna and ecology of the weevils (Coleoptera, Curculionoidea) Vyatka-Kama region and Middle Preduralye] // Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Seriya 6. Biologiya. Nauki o zemle. Vol.1. P. 73–84. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2014b. [On the fauna and ecology of phytophagous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) of the Trans-Volga and the Cis-Urals areas] // Entomologicheskoe Obozrenie. Vol.93. No.3. P.568–593. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2015a. Diversity of herbivorous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) in steppe reserves forest-steppe of the High Zavolzhie and Preduralye // Stepi Severnoi Evrasii. Materialy VII mezhdunarodnogo simposiuma. Orenburg: Pechatnyi dom «Dimur». P.291–293 [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2015b. [Diversity of herbivorous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) in steppe communities in the forest-steppe of the high Trans-Volga region] // Entomologicheskoe Obozrenie. Vol.94. No.3. P.626–650. [In Russian].
- Dedyukhin S.V., 2016a. Taxonomic and chorological analysis of the herbivorous beetles fauna (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionoidea) of the East of Russian plain // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.15. No.1. P. 1–11. [In Russian].
- Dedyukhin S.V., 2016b. Trophic links and feed specialization of herbivorous beetles (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionoidea) in the East of the Russian plain Entomologicheskoe Obozrenie. Vol.95. No.1. P. ? (In litt.) [In Russian].
- Dedyukhin S.V., Sozontov A.N., Esyunin S.L. 2015. [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 6. Biologiya. Nauki o zemle. Vol.1. P.66–77. [In Russian].
- Dolgin M.M., Bien'kowskii A.O. 2011. [Fauna of European North-East Russia. Vol. VIII. Part 3. Leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae)]. Sankt-Peterburg: Nauka, 291 p.
- Egorov L.V., Isaev A.Yu. 2006. [On the composition of the fauna of some families Curculionoidea beetles (Coleoptera: Curculionoidea: Nemonychidae, Apionidae, Nanophyidae, Dryophthoridae, Eriirhinidae, Curculionidae) of Chuvashia] // Nauchnye trudy GPZ "Prisurskii". Materialy yubileinoi konferentsii «Osobo ohranyaemye pryrodnye territorii v Privolzhskom Federal'nom okruge». Cheboksary: KLIO. P.10–50. [In Russian].
- Esyunin S.L. 1995. [Diversity of spider fauna of the Urals: major trends and their determinants] // Uspekhi sovremennoi biologii. Vol.115. No.3. P.316–325. [In Russian].
- Fokin A.D. 1929. [A short essay of the vegetation of Vyatka Krai] // Vyatskii Krai: V pomoshch roditelyu. Vyatka. P.1–20. [In Russian].
- Isaev A.Yu. 1994a. [Ecological and faunistic review of the weevils (Coleoptera: Apionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) of the Central part of the Middle Volga region]. Aftoref. diss... kand. biol. nauk. Sankt-Peterburg. 35 p. [In Russian].
- Isaev A.Yu.1994b. [Ecological-faunistic review of weevils (Coleoptera: Apionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) from Ulyanovsk Province]. Ulyanovsk. 77 p. [In Russian].
- Isaev A.Yu. 1996. [Review of weevils (Coleoptera: Apionidae, Curculionidae) of Zhiguli Natural Reserve] // Samarskaya Luka. Vol.5. P.153–179. [In Russian].
- Isaev A.Yu. 2000. [Additional data on the weevil fauna (Coleoptera, Curculionoidea: Apionidae, Dryophthoridae, Curculionidae) of Ulyanovsk Province] // Nasekomye I paukoobraznye Ulyanovskoi oblasti. Priroda Ulyanovskoi oblasti. Vol.9. Ulyanovsk. P.65–82. [In Russian].
- Isaev A.Yu. 2005. [Review of the fauna of leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of the Ulyanovsk Province] // Samarskaya Luka. Bulletin'. Vol.16. P.33–77. [In Russian].
- Isaev A.Yu., Zotov A.A. 2003. [The find in the Ulyanovsk region Adosomus roridus Pall. (Coleoptera, Curculionidae) and additional data on the fauna and ecology of weevils-cleonin southeast forest-steepes of the Middle Volga] // Priroda Simbirskogo Povol'zhyia. Vol.4. P.72–89. [In Russian].
- [Key to Insects of European part of USSR. Vol. 2. Coleoptera and Strepsiptera]. 1965. G.Ya. Bei-Bienko (Ed.). M.–L.: Nauka. 668 p. [In Russian].
- Korotyaev B.A. 2012. [Weevils subfamily Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) of Russia and adjacent countries: taxonomy, morphology, lifestyle, distribution]. Dissertatsiya v vide nauchnogo doklada... doktora biol. nauk. Sankt-Peterburg. 47 p. [In Russian].
- Korotyaev B.A., Cholokava A.O. 1989. [Review of weevils of the subfamily Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) fauna of Georgia] // Entomologicheskoe Obozrenie. Vol.68. No.1. P.154–175. [In Russian].
- Lebedev A.G. 1906. [Materials for the fauna of beetles of Kazan gubernia] // Trudy REO. Vol.37. No.3–4. P.352–438. [In Russian].
- Legalov A.A. 1998. [Latitudinal and zonal distribution of weevils (Coleoptera, Curculionidae) from plains of Western Siberia, Kazakhstan and Central Asia]. Aftoreferat diss... kandid. biol. nauk. Novosibirsk.18 p. [In Russian].
- Legalov A.A. 2006. [Peculiarities of the weevil fauna (Coleoptera: Brentidae, Curculionidae) in the forest-steppe of West-Siberian Plain] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.5. No.3. P.203–205. [In Russian].
- Makarov V.Z. 2016. [Natural features and landscape structure of Saratov Province // Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Saratovskoi oblasti]. http://ccrussia.org/prirodnye_osobennosti_i_struktura.html. [In Russian].
- Medvedev L.N. 1993. [About the use of quantitative method in zoogeography] // Uspekhi sovremennoi biologii. Vol.113. No.6. P.731–740. [In Russian].
- Medvedev A.A., Lobanov A.L., Dolgin M.M. 2001. [New species of Coleoptera in the fauna of European North-East Russia] // Trudy Komi nauchnogo centra UrO Rossiiskoi AN. No.166. P.15–19. [In Russian].
- Mil'kov F.N. 1986. [Physical geography: the doctrine of landscapes and geographical zoning]. Voronezh: Isdatel'stvo Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. 328 p. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Barkalov A.V., Vasilenko S.V., Grishina L.G., Dubatolov V.V., Dudko R.Yu., Zinchenko V.K., Zolotareno G.S. Legalov A.A., Marchenko I.I., Tshernyshev S.E. 2002. [Species richness of arthropods in West-Siberian Plain] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.1. No.1. P.3–10. [In Russian].
- Morozova O.V. 2008. [Taxonomic richness of the Eastern Europe: factors of spatial differentiation]. Moskva: Nauka. 328 p. [In Russian].
- Nemkov V.A. 2011. [Entomofauna of the Steppe Priuralye (history of the formation and study, composition, changes, security)]. M.: Universitetskaya kniga. 316 p.
- Ovyosnov S.A. 1997. [Synopsis of the flora of Perm Province]. Perm': Isdatel'stvo Permskogo gosudarstvennogo universiteta. 252 p. [In Russian].
- Sedykh K.F. 1974. [The animal world of the Komi ASSR. Invertebrates]. Syktyvkar. 192 p. [In Russian].

- Shadrin V.A. 1999. [Enrichment of the flora of Udmurtia: migration, localization prerequisites and conditions] // Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Seriya Biologicheskoe raznoobrazie. No.2. P.13–33. [In Russian].
- Shapovalov A.M. 2012a. [Beetles-barbel of Orenburg Province: fauna, distribution, bionomics]. Trudy Orenburgskogo otdeleniya REO. Orenburg. No.3. 221 p. [In Russian].
- Shapovalov A.M. 2012b. [Botany-geographical zones as the frontiers of the distribution of beetles (Insecta, Coleoptera) in the Orenburg Province] // Materialy VI Mezhdunarodnogo simposiuma. Orenburg. P.173. [In Russian].
- Shernin A.I. 1974. [Order Coleoptera — Beetles] // Zhitovnyi mir Kirovskoi Oblas'ti Vol. 2. Kirov: Isdatel'stvo Kirovskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta. P.111–227. [In Russian].
- Stupishin A.V. A. 1964. [Physico-geographical regionalization of the the Middle Volga region]. Kazan': Izdadel'stvo Kazanskogo universiteta. 197 p. [In Russian].
- Sturman V.I. 1997. [Landscapes of Udmurtia] // Geoekologicheskie problemy Udmurtii: Uchebnoe posobie. Izhevsk: Isdatel'stvo UGU. P.104–124. [In Russian].
- Ter-Minasyan M.E. 1967. [Weevils subfamily Cleoninae fauna USSR (tsvetozhily and stebledy). Tribe Lixini]. Leningrad: Nauka. 142 p. [In Russian].
- Zabaluev I.A. 2014. [Chek-list of weevils (Coleoptera, Curculionidae) of the Saratov Province]. http://coleop123.narod.ru/key/opredslon/spisok_slonov.html. [In Russian].
- Zabaluev I.A. 2015 [New records of weevils (Coleoptera: Curculionidae) in Saratovskaya Oblast'. Part 1]. Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.14. No.2. P.101–104. [In Russian].
- [Zones and types belts of vegetation of Russia and adjacent territories. Map. Scale 1 : 8 000 000] // Serya kart prirody dlya vyshei shkoly. 1999. / G.N. Ogureeva (Ed.). M.: ECOR. [In Russian].
- Zubareva L.A. 1997. [The vegetation cover] // Entsiklopedia Zemli Vyatskoi. Vol.7. Priroda. Kirov: Vyatka. P.343–361. [In Russian].
- Yuferev G.I. 2001. [Order Coleoptera — Beetles] // Zhitovnyi mir Kirovskoi Oblasti. Vol.5. Dopolnenie. Kirov: Isdatel'stvo VGPU. P.120–180. [In Russian].

Поступила в редакцию 28.1.2016