

Зоологические исследования

УДК 595.768

С.В. Дедюхин

ФОРМИРОВАНИЕ ГРУППИРОВОК ЖУКОВ-ФИТОФАГОВ (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE И CURCULIONOIDEA) НА АДВЕНТИВНЫХ И КУЛЬТИВИРУЕМЫХ РАСТЕНИЯХ В УСЛОВИЯХ УДМУРТИИ

На основе многолетних исследований проведен анализ группировок растительноядных жуков из надсемейства Curculionoidea и семейства Chrysomelidae на культивируемых и адвентивных видах растений на территории Удмуртии. Состав листоедов и долгоносикообразных жуков на чужеродных растениях в условиях Удмуртии довольно богат (в совокупности включает около 250 видов). Рассмотрены особенности консорциев на традиционно культивируемых, недавно интродуцированных, естественно распространившихся и случайно занесенных в регион видах растений. На растениях, в регионе считающихся адвентивными, обнаружено 135 видов; на культивируемых растениях – 172 вида жуков. Из числа последних на сельскохозяйственных культурах отмечено 99 видов, на интродуцентах, используемых в озеленении или цветоводстве – 55 видов, на растениях природной флоры, интродуцированных из других регионов – 86 видов. Консорциев видов завозных растений, как правило, в той или иной степени обеднены, при этом их основу составляют местные виды фитофагов. К инвазионным достоверно можно отнести лишь 22 вида. В сравнении со структурой региональной фауны на интродуцентах повышена доля умеренных и широких олигофагов.

Ключевые слова: жуки-фитофаги, Chrysomelidae, Curculionoidea, культивируемые растения, адвентивные растения, Удмуртия.

Долгоносики (Curculionoidea) и листоеды (Chrysomelidae) – одни из самых разнообразных групп отряда Coleoptera, важнейшей биологической особенностью которых является высокий уровень пищевой специализации, сочетающийся с исключительной широтой трофических связей с разными группами и жизненными формами растений. Благодаря этому они могут служить модельными группами для выявления закономерностей формирования консорциев насекомых-фитофагов, в том числе на адвентивных и культивируемых видах растений.

Фауна листоедов (включая зерновок) и долгоносикообразных жуков Удмуртии к настоящему времени изучена с высокой степенью полноты [1-11]. В публикациях в общей сложности указано 495 видов долгоносикообразных жуков, 294 вида листоедов и 9 видов зерновок (подсем. Bruchinae). При этом для большинства видов установлен круг кормовых растений в регионе.

Состав жесткокрылых, трофически связанных с сельскохозяйственными культурами, на территории СССР был в значительной степени установлен, а данные еще в середине 1970 гг. были обобщены во 2 томе справочника «Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур» [12]. Неплохо изучен состав энтомокомплексов зеленых насаждений некоторых городов России [13-17] и Донбасса [18; 19]. Напротив, специальные исследования, посвященные составу комплексов насекомых-фитофагов адвентивных [20; 21] и интродуцированных в Ботанические сады [22; 23] растений, до настоящего времени носят эпизодический характер. Кроме того, в последние годы вышел ряд крупных работ по инвазионным видам насекомых России [24-28], включая и растительноядных жуков. Проводятся работы по изучению инвазионной фауны жесткокрылых и в некоторых регионах РФ (в частности, в Чувашии [29-31]).

Адвентивная фракция флоры (как и вся флора региона) в УР к настоящему времени хорошо изучена [32]. Она характеризуется высоким видовым богатством и по последним опубликованным данным насчитывает 1216 видов (включая археофиты), что составляет около 55 % видов всей флоры республики. При этом к стабильному элементу флоры из них относится лишь 194 вида [33], а 54 вида считаются наиболее агрессивными инвазионными формами (включены в Черную книгу УР) [34]. По способу вселения в адвентивной флоре преобладают случайно занесенные виды (676 видов; 55,6 %). К преднамеренно занесенным, встречающимся и за пределами культуры, относится менее половины адвентивных растений (516 видов; 42,4 %) [33].

Сведения о составе жуков-фитофагов на культивируемых и адвентивных растениях республики содержатся в ряде предыдущих работ автора [3-8; 10], в том числе и в статьях, посвященных составу листоедов и долгоносиков Ботанического сада УдГУ [5; 6]. В работе проводится первая попытка обобщения данных по этому вопросу в регионе.

Материалы и методы исследований

В основу работы положен фаунистический и экологический материал, собранный автором в течение многолетних исследований (1995–2018 гг.), охвативших всю территорию УР. При изучении региональных трофических связей жуков применялся подход «кормовое растение – фитофаг», который позволяет наиболее эффективно и достоверно выявить трофический спектр видов и установить группировки фитофагов, связанных с определенными видами растений [35]. Случайные находки видов жуков на растениях (в частности, связанные с их миграционной активностью) не учитывались. Для проверки возможности питания видов на растениях в ряде случаев ставились лабораторные эксперименты в садках.

Сборы жуков с культивированных и адвентивных растений проводились в разного рода рудеральных и сегетальных местообитаний: полях, пустырях, приусадебных участках в сельских населенных пунктах и садово-огородных участках в городской черте, на улицах, парках и скверах г. Ижевска, Воткинска, Глазова. Обширный материал был собран в результате многолетнего стационарного изучения жуков-фитофагов на территории Ботанического сада Удмуртского университета (Ижевск) (далее БС). Коллекция БС на период основных исследований (с 2005 по 2010 г.) насчитывала около 1400 таксонов, среди них плодово-ягодные (72 вида) и использующиеся в озеленении древесные и кустарниковые породы (95 видов), а также экспозиции декоративных, культурных, лекарственных травянистых растений и более 100 особо охраняемых видов региональной и федеральной флоры [36]. Экземпляры более 100 интродуцированных видов растений из разных регионов России (Удмуртия, Башкортостан, Татарстан, Бурятия, Пермский и Краснодарский края, Оренбургская и Иркутская области) в это время произрастали также в составе многовидовых экспозиций и на альпийской горке на приусадебном участке автора, расположенном в пределах БС [6].

Исследованиями охвачены и комплексы жесткокрылых в сообществах растений, складывающихся вдоль автомобильных и, особенно, железнодорожных путей (как на юге, так и на севере УР), в которых присутствуют одни из самых богатых группировок адвентивных растений. Однако данные по ним пока следует рассматривать как предварительные (актуально проведение более детальных исследований).

Результаты и их обсуждение

Общая характеристика фауны жуков-фитофагов на интродуцированных и адвентивных растениях. Всего с культивируемыми и адвентивными растениями в УР трофические связи установлены у 241 вида (147 видов долгоносикообразных жуков из 5 семейств, 91 вид листоедов, 3 вида зерновок) из 780 видов фауны фитофагов этих групп УР¹ (30,6 %). То есть с растениями, появившимися в УР в результате деятельности человека, в той или иной степени связан без малого каждый третий вид региональной фауны листоедов и долгоносиков.

При этом на растениях, в регионе считающихся адвентивными, обнаружено 135 видов; на культивируемых растениях – 172 вида жуков. Из числа последних на сельскохозяйственных культурах отмечено 99 видов, на интродуцентах, используемых в озеленении или цветоводстве – 55 видов, на растениях природной флоры, интродуцированных из других регионов в Ботанический сад УдГУ, а также на приусадебные и садово-огородные участки – 86 видов. Из этих видов многие встречаются как на интродуцентах, так и на адвентивных растениях (тем более, что большая часть из культивируемых растений в той или иной мере натурализуются), но имеется и значительное число видов, характерных только для культивируемых или, напротив, адвентивных растений.

Показательно соотношение на не аборигенных растениях групп фитофагов с разной широтой трофического спектра (табл.). В сравнении со структурой региональной фауны в целом, на них повышена доля широких и умеренных олигофагов, то есть видов, способных обитать на разных родах в пре-

¹ Без учета ксилофильных видов долгоносикообразных жуков.

делах одного семейства (или подсемейства) растений и снижена доля узко специализированных форм (монофагов и узких олигофагов). В целом это согласуется с мнением А.Ф. Емельянова [37] о низкой доле среди вредителей культурных растений узкоспециализированных форм.

Число видов и доля растительноядных жуков (Chrysomelidae, Bruchinae, Curculionoidea) с разной шириной трофического спектра на культивируемых и адвентивных видах растений Удмуртии

| Трофические группы | Число видов | Доля | Число видов в фауне УР | Доля в фауне УР |
|-------------------------------|-------------|--------|------------------------|-----------------|
| Монофаги | 35 | 14,5 % | 192 | 24,6 % |
| Узкие олигофаги | 58 | 24,1 % | 223 | 28,6 % |
| Умеренные и широкие олигофаги | 115 | 47,7 % | 255 | 32,7 % |
| Полифаги | 33 | 13,7 % | 110 | 14,1 % |
| Всего | 241 | 100 % | 780 | 100 % |

Мы связываем это с тем, что широкие олигофаги легко переходят с произрастающих вблизи дикорастущих видов на культуры, относящиеся к тому же семейству растений (тем более, что последние часто представлены в большем обилии).

Примеры подобного рода многочисленны. В частности, в БС УдГУ на культурных и интродуцированных ревенях (*Rheum* spp.) обитает комплекс широких олигофагов гречишных: *Chaetocnema concinna* (Marsh.), *Perapion violaceum* (Kby.), *Perapion marchicum* (Hbst.), *Apion frumentarium* (L.), *A. rubiginosum* Grill, *Rhinoncus leucostigma* Marsh., *Rh. pericarpus* L. (= *Rh. castor* F.), *Hypera rumicis* (L.), *Lixus bardanae* (F.). Из них сильно вредят, в отдельные годы вызывая раннее увядание побегов ревеней, 2 вида долгоносиков (*Lixus bardanae* и *Hypera rumicis*). В лекарственном отделе БС растения из разных родов сем. Lamiaceae (*Mentha*, *Lophanthus*, *Monarda*, *Hyssopus*) повреждают блошки *Longitarsus lycopi* (Foudr.) и *L. ferrugineus* (Foudr.), в природе также встречающиеся на губоцветных [5; 6].

Иногда широкие олигофаги могут питаться даже на интродуцентах из семейств, отсутствующих в местной флоре. Например, автором осенью (после уборки крестоцветных культур) неоднократно наблюдалось массовое питание нескольких видов крестоцветных блошек (*Ph. undulata* Kutsch., *Ph. cruciferae* (Gz.), *Ph. atra* (F.)) венчиками настурции (*Tropaeolum majus* L.) из сем. Tropaeolaceae (систематически близкого к крестоцветным).

Инвазионные виды жуков-фитофагов в фауне УР. В консорции адвентивных и культивируемых растений могут входить как местные, так и инвазионные виды жесткокрылых. Комплексный анализ ареалов, ландшафтно-биотопического распределения в регионе и трофических связей видов жуков-фитофагов позволил установить, что адвентивными на территории Удмуртии могут обоснованно считаться лишь 22 вида (менее 3 % фауны УР), еще 39 к таковым могут быть причислены лишь предположительно (криптогенные, или условно адвентивные) (часть из них могли попасть в агроценозы из естественных региональных резерватов). То есть, недавними вселенцами в фауну являются не более, чем 25 % видов, обитающих в УР на культивируемых и адвентивных растениях (или 8 % от фауны этих групп УР).

В целом низкая доля инвайдеров в фаунах растительноядных насекомых, вероятно, общее явление. Так инвазионными для территории европейской части России считаются лишь 30 видов листоедов, зерновок, семяеда, трубоквертов и долгоносиков [27] (при этом некоторые из них для всей этой территории таковыми, вероятно, не являются, хотя и проявляют выраженные тенденции к антропогенному расширению своих ареалов)². Заметим, что незначительная доля адвентивных видов жуков-фитофагов резко контрастирует с очень высоким видовым богатством и долей адвентивных растений во флоре УР (1216 видов; около 55 % флоры УР).

При этом результатом непреднамеренного завоза из отдаленных регионов являются лишь единичные виды фауны УР. Это два североамериканских по происхождению вида – *Acanthoscelides*

² В частности, *Aspidapion validum*, *Rhopalapion longirostre*, *Lilioceris lili*, по нашему мнению, на части территории востока Русской равнины имеют участки своих естественных ареалов (как и некоторые из их кормовых растений), где встречаются и в природных биоценозах (см. далее).

obtectus (Say) и *Leptinotarsa decemlineata* (Say). Из них фасоловая зерновка развивается в семенах фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.). Колорадский жук связан с пасленовыми, являясь первостепенным вредителем картофеля, а также повреждает баклажан (*Solanum melongena* L.) и изредка томат (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Кроме того, неоднократно в рудеральных биотопах жуки и личинки были отмечены нами на белене (*Hyoscyamus niger* L.), а единичные экземпляры имаго обнаруживаются также на дикорастущем виде паслена (*Solanum dulcamara* L.). Восточномедиземноморский вид *Bruchus pisorum* (L.) на юге УР повреждает горох (но иногда жуки встречается и вдали от полей). На складах вредят зерноядные формы рода *Sitophilus* Schönh. [*S. granarius* (L.), *S. oryzae* (L.)], вероятно восточноазиатского происхождения, имеющие в настоящее время космополитные ареалы; а один партеногенетический вид долгоносика (*Otiorynchus smreczynskii* Smol.), вселенец из стран Европы, – полифаг на интродуцированных и культивируемых кустарниках в г. Ижевске. В УР возможно обитание еще некоторых дальних вселенцев (особенно зерновок и долгоносиков – вредителей запасов зерна), пока не зарегистрированных, а также проникновение в регион новых инвайдеров, но даже с учетом потенциально возможных форм их число невелико.

Большинство адвентивных видов жуков-фитофагов сосредоточено на растениях, постепенно расширяющих свой ареал по антропогенным, а также нарушенным природным местообитаниям. Эта группа почти исключительно включает выходцев из более южных (лесостепной и степной) зон. Так, к ближним вселенцам на территорию УР мы относим ряд видов, трофически тесно связанных со степными по происхождению (в основном также адвентивными) видами растений. Это, в частности, *Aspidapion aeneum* (F.) (на *Malva pusilla* Sm.), *Psylliodes hyoscyami* (L.) (на *Hyoscyamus niger* L.), *Mogulones crucifer* (Pall.) и *M. cynoglossi* (Frauenf.) (на *Cynoglossum officinale* L.), *M. dimidiatus* (Friv.), *M. austriacus* (Bris.) (на *Nonea pulla* L.), *Rhinocyllus conicus* (Flöhl.), *Lixus filiformis* (F.), *Trichosirocalus horridus* (Pz.) (на чертополохах, особенно на *Carduus thoermeri* Weinm.), *Lixus rubicundus* Zoubk. (несколько раз собран на *Atriplex sagittata* Borkh.) и *Asproparthenis foveicollis* (Geb.) (олигофаг маревых) и ряд др. В агроценозах к таковым могут быть отнесены некоторые обитатели сорных растений – *Entomoscelis suturalis* Wse. (на *Raphanus raphanistrum* L.), *Ceuthorhynchus granulicollis* Thoms. (на *Thlaspi arvense* L.), *Brachypera dauci* (Ol.) (на аистнике – *Erodium cicutarium* (L.) L'Her.). Южнее, помимо рудеральных и сегетальных биотопов, все они обитают в нарушенных степях, являясь компонентами сообществ начальных стадий сукцессий степных биоценозов.

Поэтому из видов, не имеющих широкого отрыва от основного ареала, достоверно адвентивными в основном могут считаться лишь виды, в регионе живущие только в антропогенно трансформированных местообитаниях. Исключительно в агроценозах собран *Oprohinus jakovlevi* (Schultze), местами существенно повреждающий луки, как культурные (в том числе *Allium oleracium*), так и интродуцированные в БС [6; 8]. В природе этот вид известен только в смежных регионах (в лесостепной зоне и Кунгурской островной лесостепи), где встречается помимо агроценозов также на диких видах луков в каменистых степях. Интересно, что в пойме Камы на луке угловатом (*Allium angulosum* L.) живет еще один степной вид этого рода – *Oprohinus consputus* (Germ.), в УР пока ни разу не отмеченный в населенных пунктах [10].

С уверенностью можно говорить о современном расширении ареала на территорию УР двух видов семяедающих средиземноморского происхождения – *Aspidapion validum* (Germ.) и *Rhopalapion longirostre* (Ol.), которые живут в населенных пунктах республики в основном на шток-розе (*Alcea rosea* L.). Причем в природе, по нашим данным, оба они трофически связаны с алтеем (*Althaea officinalis* L.), произрастающим по берегам степных водоёмов. Естественный ареал этого растения ограничен севером лесостепной зоны (долина Нижней Камы), где на нем был собран только *Aspidapion validum* (Germ.) [7; 8]. Совместно на алтее эти виды были собраны автором в Оренбуржье. Оба они и ранее указывались как серьезные вредители лекарственного алтея и шток-розы, но в России долгое время были известны только на юге европейской части [12].

Из них *A. validum* в населенных пунктах южной половины УР на шток-розе встречается практически повсеместно и в большом количестве [7; 8] (возможно, этот вид есть и севернее). При этом в 2010 г. он отсутствовал в Ботаническом саду УдГУ [6], но сейчас повреждает там интродуцент из Сибири *Alcea froloviana* (Litv.) Iljin. *Rhopalapion longirostre*, на востоке Русской равнины до последнего времени известный только из степной зоны, пока найден лишь в одном населенном пункте на юге республики (пос. Лесной Можгинского р-на). Эта находка не случайна, – она отражает общую тенденцию. По данным Л.В. Егорова [31], в настоящее время происходит активное распространение это-

го вида с юга европейской части России в более северные регионы (до Московской области, Чувашской Республики и Республики Татарстан) преимущественно по посадкам *A. rosea*.

В целом в группе степных по происхождению видов часто бывает сложно достоверно установить статус в регионе (как и в целом провести резкую границу между адвентивными и аборигенными видами), так как многие из них могут встречаться не только в антропогенных, но и в естественно нарушаемых местообитаниях (осыпающиеся склоны, берега рек и т.д.). Кроме того, часть из них на юге УР концентрируются в природных резерватах (особенно в долинах крупных рек), а севернее обитают исключительно в антропогенных местообитаниях. Например, многоядный долгоносик южного происхождения *Polydrusus inustus* Germ, в настоящее время массовый вид в населенных пунктах и во вторичных колковых лесах юга Удмуртии, возникших в результате антропогенной инсуляризации ландшафта, обычен и на остепнённых склонах долин Камы и Вятки [8]. При этом в долине Вятки он был известен еще свыше 100 лет назад [38].

Особенности группировок жуков на культивируемых и адвентивных растениях. Закономерности формирования консорциев на традиционно культивируемых, недавно интродуцированных, естественно распространяющихся и случайно занесенных растений существенно различаются.

Подавляющее большинство видов жуков, обитающих на сельскохозяйственных растениях, относится к местным формам, живущим и на дикорастущих растениях местной флоры. При этом состав консорциев традиционно возделываемых культур часто практически не отличается от такового на близкородственных растениях из природных биоценозов. Например, комплексы жуков-фитофагов на кормовых или медоносных культурах бобовых (*Trifolium sativum* (Schreb.) Crome, *Medicago sativa* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall.) почти идентичны таковым, представленным на соответствующих дикорастущих видах растений (*Trifolium pratense* L., *Medicago falcata* L. и *Melilotus officinalis*) и в совокупности включают около 20 видов жуков. Культивируемые крестоцветные повреждают многовидовые группировки листоедов рода *Phyllotreta* Steph. (11 из 14 видов, представленных в региональной фауне, причем 8 видов на культурах встречаются регулярно и еще 3 эпизодически) и долгоносиков рода *Ceutorhynchus* (не менее 15 видов). Все они в регионе живут и на диких крестоцветных. На сортовых формах древесных и кустарниковых розоцветных из родов *Malus*, *Pyrus*, *Cerasus*, *Padus* и *Sorbus*, *Rubus*, *Rosa*, *Amelanchier* и др. в пределах населенных пунктов в общей сложности зарегистрировано 17 из 21 вида жуков олигофагов, в УР связанных с дикорастущими видами этого семейства (*Sorbus aucuparia* L., *Padus avium* Mill., *Rosa majalis* Herzm., *Cerasus fruticosa* Pall.) (не считая полифагов).

Напротив, характерной чертой подавляющего большинства консорциев адвентивных видов растений можно считать их обедненность по сравнению с таковыми пределах их естественного распространения [37]. То же справедливо и для природных популяций растений, находящихся в границах своих ареалов [37; 39]. При этом большинство адвентивных видов растений, завезенных из отдаленных регионов Евразии (или даже других материков), особенно из групп, отсутствующих в местной флоре, в регионе не содержат жуков-фитофагов (во всяком случае специализированных). Например, в УР сложноцветные из преимущественно американской трибы Heliantheae, являющиеся одними из наиболее распространённых декоративных садовых и клумбовых растений, практически не потребляют даже местные полифаги. Показательно, что с другими группами Asteraceae в УР связаны не менее 100 видов растительноядных жуков (из них около 70 трофически ограничены только растениями из других групп этого обширного семейства).

Следует учитывать, что более половины адвентивных растений УР составляют малолетние растения, причем основу данной группы составляют однолетние растения [33], для которых богатые консорциевы не характерны даже в пределах их естественных ареалов [37; 39-41].

Хотя группировки жуков, складывающиеся на растительности вдоль транспортных магистралей, пока изучены не достаточно, однако уже имеющиеся данные показывают резкую обедненность консорциев (при практическом отсутствии узкоспециализированных видов жуков) в ценопопуляциях многих адвентивных растений на железнодорожных путях (особенно в северной половине республики). При том, что транспортные магистрали служат важнейшим каналом проникновения адвентивной флоры в регион [33]. Типичным примером является полынь (*Artemisia campestris* L. s. l., *A. austriaca* Jacq., *A. macrantha* Ledeb., *A. dracunculus* L., *A. abrotanum* и др.) и виды из разных родов маревых, которые содержат богатые колеоптерокомплексы в лесостепной и степной зонах ВРР [39]. Отсутствие специализированных консорциев здесь наблюдается даже в тех случаях, когда монофаги и узкие олигофаги присутствуют на них в долинах крупных рек юга УР. Правда, на железнодорожных путях местами об-

наруживаются некоторые широкие олигофаги. Например, *Chrysolina marginata* (L.) нередок вдоль железнодорожных путей на васильке ложно пятнистом (*Centaurea pseudomaculosa* Dobrocz.). На северо-западе Европейской России распространение вдоль железных дорог этого вида отмечает А.О. Беньковский [42]. При этом на аборигенных растениях, попавших на насыпи железных дорог из окрестных биоценозов, группировки жуков-фитофагов по составу могут быть близкими к природным.

Возможность совместного с растением расширения ареала его специфических фитофагов зависит от способа их проникновения в регион. Как правило, непреднамеренное занесение человеком растений на новые территории идёт семенами (реже плодами), в этом случае вместе с ними могут быть распространены только карпофильные виды фитофагов. Поэтому обычное отсутствие специализированных фитофагов на адвентивных растениях, произрастающих на железнодорожных насыпях, вероятно, объясняется не только неблагоприятными условиями (климатическими, эдафическими, высокой степенью загрязнения), которые, по всей видимости, гораздо лучше выдерживают растения (чем их фитофаги), но и тем, что в основе формирования таких ценопопуляций лежит случайный перенос транспортом семян. Показательно, что все жуки-фитофаги полыней и маревых развиваются на вегетативных частях растений и, следовательно, расширение их ареалов может идти лишь вслед за постепенным естественным расселением кормовых растений. В результате вновь формирующиеся группировки растений остаются изолированными (не только географически, но и ландшафтно) от их естественных резерватов, где представлены довольно полные консорции их фитофагов.

Показательно, что в БС УдГУ также резко обеднён видовой состав монофагов и узких олигофагов на растениях, интродуцированных из других районов Удмуртии (в частности, из долины Вятки и Камы). Так, здесь отсутствуют специализированные виды на хатме тюренгейской (*Lavatera thuringiaca* L.), зопнике клубненосном (*Phlomidia tuberosa* (L.) Moench), ирисе сибирском (*Iris sibirica* L.), полыни высокой (*Artemisia abrotanum*). Вероятно, причина этого – изолированность территории БС от естественных местообитаний этих видов на юге Удмуртии, где есть и комплексы их фитофагов. С другой стороны, на спарже (*Asparagus officinalis* L.) здесь обитают все 3 вида рода *Crioceris* Geoffr. [*C. duodecimpunctata* (L.), *C. quatuordecimpunctata* (Scop.), *C. quinquepunctata* (Scop.)], обитающие в УР. Проникновение их в БС, по-видимому, произошло не из природных популяций спаржи, присутствующих на остепненных лугах в долинах крупных рек, а из прилегающих садово-огородных массивов (где они также отмечены). С огородов же в БС, вероятно, распространился и луковый скрытнохоботник (*Oprohinus jakovlevi*) (жуки в БС собраны на интродуцированных видах лука) [5; 6].

Большое значение для формирования группировок насекомых на растении-интродуценте имеют его относительное обилие, стабильность и продолжительность существования в регионе. Например, колорадский жук появился в фауне УР лишь в конце 1970 г., тогда как картофель здесь возделывается уже не одно столетие. Поэтому наиболее постоянны и, как правило, разнообразны комплексы жуков на многих традиционных сельскохозяйственных культурах. Подавляющее же большинство адвентивных растений не образуют в регионе стабильных популяций (к эфемерофитам относится 1022 вида, или 84,4 % всех адвентивных форм, а часть массовых инвазивных видов растений стали таковыми лишь в последние десятилетия [33]), поэтому консорции на них в принципе не успевают (или пока не успели) сформироваться.

Правда, быстрое формирование обширных группировок фитофагов на некоторых интродуцентах иногда возможно, но при условии, что в окрестных природных биоценозах есть экологически пластичные олигофаги, обитающие на растениях того же подсемейства или семейства (особенно из систематически близких родов). Например, комплекс из 9 местных видов долгоносиков рода *Ceutorhynchus* Germ. зарегистрирован на приусадебном участке в пределах БС УдГУ на обильно цветущем и плодоносящем растении культурной формы аурии скальной (*Aurinia saxatilis* (L.) Desv.). В том числе на этом растении были собраны и преимущественные монофаги видов крестоцветных из других родов, например, *C. ignitus* Germ. и *C. puncticollis* Boh. (на *Berteroa incana* (L.) DC.), *C. sophiae* Gyll. (на *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl.). На единственном экземпляре зверобоя большого (*Hypericum ascyron* L.), интродуцированного автором из Забайкалья и несколько лет произраставшего там, установлено успешное развитие семяеда *Pseudoperapion brevirostre* (Hbst.) и питание имаго листоеда *Chrysolina geminata* (Pk.) (оба являются узкими олигофагами на местных видах зверобоев) [5; 6].

При направленной интродукции растений саженцами (на приусадебные участки, в ботанические сады или при озеленении городов) возможен перенос с растением его кауло- и ризофагов. Так, по-

видимому, на корнях саженцев распространился по крупным городам России *Otiorhynchus smreczynskii* Stoll. В настоящее время в Ижевске он повреждает широкий круг древесно-кустарниковых растений (в том числе интродуцированных). В частности, *Syringa vulgaris* L., *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb., *Symphoricarpos albus* (L.) Blake, *Spiraea japonica* L.f., *Ribes alpinum* L., *Cornus sanguinea* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz. и др. Значительная часть из них обычно не потребляется другими видами жуков-фитофагов (даже многоядными) [9]. Этот случай в европейской части России не единичный. Так, в Летний сад Санкт-Петербурга недавно вместе с саженцами липы, привезенными из Германии, попал еще один инвазивный вид долгоносика – *Polydrusus formosus* Mayer [43], а в 2017 году в разных районах Санкт-Петербурга на сирени, помимо *O. smreczynskii*, обнаружено еще инвазивных вида р. *Otiorhynchus* Germ. (*O. albidus* Stierl., *O. asphaltinus* Germ. и *O. rotundus* Mars.) [44].

Известен и достоверно установленный случай завоза долгоносика *Lixus albomarginatus* Boh. (в виде яйца или личинки) при интродукции на территорию БС УдГУ растения левкоя пахучего (*Matthiola fragrans* Bunge) (привезённом из меловых степей Оренбургской области). Растение было высажено весной на альпийскую горку и прижилось, однако в начале августа погибло, а в корневой шейке был обнаружен молодой жук [6].

Из группы адвентивных растений, не являющихся объектами преднамеренной интродукции и культивирования, богатые группировки жуков представлены почти исключительно на видах, проникших на территорию Удмуртии путем последовательного расширения ареалов к северу в результате антропогенного остепнения ландшафтов. В настоящее время они обильны в рудеральных и сегетальных местообитаниях (в основном на юге УР), а некоторые и на остепненных лугах, склоновых и береговых обнажениях (то есть в большей или меньшей степени натурализовались). Как отмечено выше, с ними трофически связан целый ряд фитофагов – ближних вселенцев из лесостепной зоны.

Консорции таких растений, как правило, лишь незначительно обеднены (по сравнению с таковыми в лесостепи) и нередко включают трофически узкоспециализированные виды. Например, адвентивными видами растений степного происхождения в регионе считаются *Sisymbrium loeselii* L. и *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl (одни из наиболее обильных видов крестоцветных как в рудеральных биоценозах, так и на естественных обнажениях) [32]. Они содержат одни из крупнейших группировок жуков в семействе крестоцветных, при этом очень сходные по составу. На этих растениях обитают в регионе не менее 7 видов рода *Phyllotreta* Steph., *Entomoscelis adonidis* (Pall.), *Ceutorhynchus sulcicollis* (Pk.), *C. chalybaeus* Germ., *C. rapae* Gyll., *C. sophiae* Gyll., *C. erysimi* (F.), *C. gallorhenanus* Sol., *Aulacobaris lepidii* (Germ.), *A. janthina* (Boh.). На самом юге УР к ним присоединяются *Psylliodes tricolor* (Wse.), *Colaphus hoeftii* (Mén.), *Ceutorhynchus pulvinatus* Gyll. и *Baris hochhuthi* (Fst.) (последний вид отмечен только на гулявнике). Исключительно с гулявником Лёзеля связаны два узкоспециализированных вида (*Ceutorhynchus sisymbrii* (Dieck.) и *Bruchela orientalis* (Strej.)). Причем оба вида обычны, в том числе и на пустырях в г. Ижевске. А *Ceutorhynchus sophiae* и *C. pulvinatus*, встречаясь на обоих этих видах растений, численно преобладают на дескурайнии. На ярутке полевой (*Thlaspi arvense* L.), типичном сорном археофите, также представлена довольно обширная консорция (до 10 видов), включая ее монофага – *Ceutorhynchus granulicollis* Thoms.

Всего же на рудеральной и сегетальной растительности в УР обитает свыше 150 видов растительноядных жуков. При этом мы, вслед за Ю.И.Черновым [45], считаем, что основное ядро пионерного комплекса насекомых в лесных зонах сформировалось путем заселения из окрестных природных местообитаний с разреженной растительностью и не является следствием резкого широтного расширения ареалов большинства видов. Естественные резерваты с пионерными сообществами обычно занимают очень ограниченные площади и далеко не всегда должным образом охватываются при региональных фаунистических исследованиях, что и может создавать ложное впечатление о высокой специфичности синантропной фауны того или иного региона. Весомым доводом чего может служить, что большинство растений, обильных в рудеральных биотопах, в том числе *Achillea millefolium* L., *Arctium tomentosum* Mill., *Artemisia vulgaris* L., *A. absinthium* L. *Cirsium setosum* (Willd.) Besser, *Carduus crispus* L., *Tanacetum vulgare* L., *Tripleurospermum perforatum* (Merat) M. Lainz, *Chenopodium album* L., *Berteroa incana* (L.) DC., *Barbarea arcuata* (Opiz ex J.Presl & C.Presl) Rchb., *Rumex confertus* Willd., *Persicaria maculata* (Raf.) A. et D. Löve, *Polygonum arenastrum* Boreau, виды р. *Trifolium* L. s. l., *Medicago falcata*, *Melilotus officinalis*, *M. albus* Medik. и др., произрастают и в естественных местообитаниях (осыпающиеся склоны, береговые обнажения и т.д.), поэтому во флоре УР они не считаются адвентивными [30]. С этими растениями связаны богатые комплексы жуков (в основном олигофагов). Обычными компо-

нентами их консорций являются: *Cassida vibex* L., *C. nebulosa* L., *Omphalapion hookerorum* (Kby.), *Pseudostyphlus pillumus* (Gyll.), *Larinus sturnus* (Schall.), *L. turbinatus* (Gyll.), *L. planus* (F.), *Cleonis pigra* (Scop.), *Cyphocleonus dealbatus* (Gmel.), *Bothynoderes affinis* (Schrnk.), *Pseudorchestes smreczynskii* (Dieck.) и *Baris artemisiae* (Hbst.) (два последних – монофаги на *Artemisia absinthium* L. и *A. vulgaris* L. соответственно) и др.

При этом и на адвентивных видах растений, произрастающих в рудеральных и культурных сообществах, и содержащих инвазионные виды жуков, часто обычны (и нередко преобладают) и представители местной фауны. Так на чертополохе Термера, совместно с отмеченными выше степными формами, обычны распространенные по всей территории УР *Psylliodes chalconeris* (Ill.), *Cassida rubiginosa* Müll., *Ceratapion onopordi* (Kby.), *C. gibbirostre* (Gyll.). Эти виды характерны не только для рудеральных, но и для луговых, склоновых, а некоторые даже для лесо-болотных биотопов, где они трофически связаны с другими видами трибы Cardueae. На картофеле в УР, совместно с колорадским жуком, местами встречается и блошка *Psylliodes affinis* (Pk.). На баклажанах (*Solanum melongena* L.), выращиваемых в парниках и теплицах, к этим двум видам присоединяется *Epitrix pubescens* (Koch.), а на белене (*Hyoscyamus niger*) на самом юге УР – также её монофаг – *Psylliodes hyoscyami* (L.). Из них колорадский жук – вид североамериканского происхождения, *P. hyoscyami*, суббореальный вид как и его кормовое растение, также адвентивный в республике. Напротив, *Epitrix pubescens* и *Psylliodes affinis* – местные виды, в регионе наиболее обычные по берегам водоемов на местном виде паслена (*Solanum dulcamara* L.), с которым связаны также *Psylliodes dulcamarae* (Koch.) и, вероятно, *P. picinus* (Marsh.), пока не отмеченные на культурных паслёновых.

Иногда редкие и локально распространенные в местной природе виды, переходя на культивируемые интродуценты, начинают массово размножаться. При этом может создаться ошибочное представление об инвазионном происхождении этих фитофагов. Типичным примером такого рода является листоед *Lilioceris lili* (Scop.), в последние 10 лет в УР повсеместно вредящий разным видам и сортам культивируемых лилий и рябчиков. Этот вид, восточноазиатского генезиса, склонный к резким всплескам численности, считается инвайдером не только в странах Западной Европы, но и в европейской части России [27-29; 46]. Однако, следует заметить, что он впервые был отмечен в Удмуртии автором в реликтовой популяции лилии-саранки (*Lilium martagon* L.) в урочище «Гора Байгурезь» (Дебесский район) в 2001 г. В начале 2000 гг. были обнаружены еще отдельные локальные популяции вида в естественных резерватах (Нечкинском национальном парке близ пос. Новый [47] и на памятнике природы «Яганский склон» на юге УР). При этом долгое время после этих находок, лилейница в населенных пунктах на садовых лилиях не обнаруживалась. Лишь в конце 2000-х гг. она была зарегистрирована как немногочисленный вид в посадках лилии на территории Ботанического сада УдГУ [5]. Показательно, что в Чувашии, где вид считается инвазивным, первые его находки зарегистрированы в садах также только в 2008 г. [29]. В естественных местообитаниях на дикорастущих лилиях и рябчиках он обнаружен нами и в ряде пунктов южнее УР (в лесостепи Поволжья и Предуралья). Таким образом, находки этого вида в природных биоценозах на востоке Русской равнины не могут считаться случайными или относиться к результатам заселения из антропогенных местообитаний (натурализации). Поэтому мы не относим этот вид в регионе к инвазионным, напротив, считаем его древним элементом региональной фауны (каковым на этой территории выступает и лилия-саранка). Возможно, всплеск численности лилейной трещалки в последние годы является следствием потепления климата, что послужило причиной миграции имаго из локальных природных местообитаний с ограниченной кормовой базой и перехода к питанию и развитию на садовых лилейных. Нельзя исключить того, что в настоящее время идет и завоз этого вида (особенно яиц и личинок) с саженцами декоративных лилий из других регионов и тогда в регионе *Lilioceris lili* имеет смешанное происхождение. В целом этот пример наглядно иллюстрирует возможность быстрого расселения в агроценозы видов из локальных естественных резерватов при изменении условий и одновременно сложный характер такого явления как инвазия.

На основе проведенного анализа и рассмотренных примеров можно выделить основные факторы, от которых зависит состав и разнообразие фитофагов на культивируемых и адвентивных видах растений: (1) наличие в местной флоре родственных интродуценту растений, содержащих обширные группировки фитофагов; (2) степень освоения фитофагами растения в пределах его естественного ареала (с одной стороны, это определяет потенциальную возможность инвазии вместе с растением на новую территорию и его потребителей, с другой, – вероятность перехода на него аборигенных видов фитофагов);

(3) расстояние и степень различий в зонально-ландшафтных условиях территории естественного произрастания растения с регионом, куда происходит его интродукция или инвазия (чем больше эти различия, тем меньше вероятность успешной акклиматизации здесь не только самого интродуцента, но и его фитофагов, причем последних даже в большей степени); (4) обилие, широта распространения и продолжительность произрастания интродуцента на новой территории; (5) способ иммиграции вида растения, а именно самопроизвольное расширение его ареала из сопредельных районов, намеренная интродукция человеком саженцев или случайный занос семенами из отдалённых регионов.

Выводы

1. Фауна листоедов и долгоносикообразных жуков культурных и адвентивных растений в условиях Удмуртии довольно богата (в совокупности включает около 250 видов). Основу ее составляют местные виды фитофагов. К инвазионным достоверно можно отнести лишь 22 вида (менее 3 % фауны УР).

2. Ядро большинства консорциев таких растений составляют умеренные и широкие олигофаги. Причиной этого служит их способность расширять свой региональный трофический спектр в пределах достаточно крупной группы растений при переходе на интродуценты с родственных растений местной флоры.

3. В новых условиях группировки жуков в адвентивных популяциях растений, как правило, формируются фактически заново (а не приходят вместе с адвентивным видом). Совместное распространение растений и их фитофагов, как правило, происходит лишь при постепенном расселении первых из сопредельных регионов. Но даже в этом случае консорциев адвентивных растений включают и местные виды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дедюхин С.В. Особенности фауны и сообществ жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. 2003. С. 93-104.
2. Дедюхин С.В., Никитский Н.Б., Семёнов В. Б. Систематический список жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) Удмуртии // Евразийский энтомологический журнал. 2005. Т. 4, вып. 4. С. 293-315.
3. Дедюхин С.В. Жесткокрылые насекомые (Coleoptera) как показатели антропоической трансформации биоты Удмуртии // Современные проблемы аграрной науки и пути их решения. Материалы всерос. науч.-практ. конф. 15-18 февраля 2005. Т. 2. Ижевск, 2005. С. 144-148.
4. Дедюхин С.В. Закономерности трансформации фауны и природных комплексов жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera) в городской среде (на примере города Ижевска) // Научное обоснование реализации Национальных проектов в Сельском хозяйстве. Материалы всерос. науч.-практ. конф. Ижевск: ФГОУ ВПО «Ижевская ГСХА». 2006. Т. 1. С. 351-358.
5. Дедюхин С.В. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Ботанического сада Удмуртского университета и его окрестностей: видовой состав, биотопическое распределение, трофические связи // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 2. С. 55-63.
6. Дедюхин С.В. Долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionoidea) Ботанического сада Удмуртского университета и его окрестностей: видовой состав, биотопическое распределение, трофические связи // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 4. С. 42-55.
7. Дедюхин С.В. Материалы по интересным находкам жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea) на востоке Русской равнины // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2011. Вып. 2. С. 90-104.
8. Дедюхин С.В. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология: монография. Ижевск: Удмуртский университет, 2012. 340 с.
9. Дедюхин С.В. Эколого-географические рубежи как пределы распространения насекомых в Вятско-Камском междуречье (на примере жуков-фитофагов: Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) // Проблемы прикладной и региональной географии: материалы всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Ижевск: Удмуртский университет, 2012. С. 224-230.
10. Дедюхин С.В. Новые данные по фауне и экологии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского региона и Среднего Предуралья // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2014. Вып. 1. С. 73-84.
11. Дедюхин С.В. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Вятско-Камского междуречья и сопредельных территорий: фауна, распространение, экология: монография. Ижевск: Издательский центр «Удмуртский университет», 2018. 208 с.

12. Насекомые и клещи – вредители сельскохозяйственных культур: жесткокрылые / Справочник. Л.: Наука, 1974. Т. 2. 301 с.
13. Томилова В.Н. Энтомофауна зеленых насаждений г. Иркутска // Энтномол. обзор. 1962. Т. 16. Вып. 1. С. 123-141.
14. Богачева И.А., Замшина Г.А., Сапронов В.В. Предварительные данные по долгоносикообразным жесткокрылым (Coleoptera, Curculionoidea) на лиственных деревьях и кустарниках в г. Екатеринбурге // Вестн. Челябинского гос. пед. ун-та. 2009. № 9. С. 310-322.
15. Богачева И.А., Замшина Г. А. Современное состояние фауны дендрофильных листоедов в зеленых насаждениях г. Екатеринбурга // Урбоэкология: проблемы и перспективы развития. V Междунар. научн.-практ. конф. Ишим: Изд-во ИГПИ им. Ершова, 2010. Вып. 5. С. 132-135.
16. Богачева И.А. Сообщества насекомых-филлофагов зеленых насаждений Екатеринбурга на разных видах растений родов *Malus*, *Radus*, *Salix* // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2014. Вып. 4. С. 56-61.
17. Богачева И.А., Замшина Г. А. Комплекс насекомых-филлофагов на лиственных деревьях и кустарниках Екатеринбурга // Фауна Урала и Сибири. 2017. № 1. С. 33-52.
18. Коломоец Т. П. Вредители зеленых насаждений промышленного Донбасса. 1995. Киев: Наукова думка. 215 с.
19. Мартынов В.В., Никулина Т.В. Новые инвазивные насекомые-фитофаги в лесах и искусственных лесонасаждениях Донбасса // Кавказский энтомол. бюллетень Т. 12. Вып. 1. С. 41-51.
20. Толстоногова Е. В., Верховина А. В. Насекомые-фитофаги адвентивных растений Прибайкалья // Материалы Всероссийской конференции с международным участием Синантропизация растений и животных. Иркутск: изд-во Института географии СО РАН, 2007. С. 202-204.
21. Толстоногова Е.В. Освоение насекомыми-фитофагами адвентивных растений Иркутска // Вестн. Мордовского ун-та. Сер. Биол. науки, № 1, 2009. С. 71-72.
22. Кузнецова Н. П. Комплексная система защиты интродуцированных растений в Сибирском ботаническом саду ТГУ // Ботанические сады. Проблемы интродукции. Труды Томск. гос. ун-та. Сер. Биологическая. Т. 274. 2010. С. 221-223.
23. Кузнецова Н. П. Вредители интродуцированных растений Сибирского ботанического сада. Защита и карантин растений. 2015. Вып. 1. С. 48-49.
24. Масляков В. Ю., Ижевский С. С. Адвентивные (инвазионные) растительноядные насекомые на территории России (Аннотированный список видов – Европейская часть России). М.: ИГРАН, 2010. 124 с.
25. Масляков В. Ю., Ижевский С. С. Инвазии растительноядных насекомых в европейскую часть России. М.: ИГРАН, 2011. 272 с.
26. Орлова-Беньковская М. Я. Можно ли отличить чужеродные виды от местных? // Энтномол. обзор. 2016. Т. 95, вып. 2. С. 71-89.
27. Орлова-Беньковская М.Я. Каталог чужеродных и криптогенных видов жуков европейской части России. Версия: декабрь 2017. URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/invascat.htm>. (дата обращения: 21.10.2018).
28. Орлова-Беньковская М. Я. Основные закономерности инвазионного процесса у жесткокрылых (Coleoptera) европейской части России // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2017. № 1. С. 35-56.
29. Егоров Л. В. Новые данные о распространении лилейной трещалки *Lilioceris lili* (Scopoli, 1863) (Coleoptera, Chrysomelidae, Criocerinae) в Среднем Поволжье // Естественнонаучные исследования в Чувашии: материалы докл. регион. Науч.-практ. конф. (г. Чебоксары, 17 ноября 2016 г.). Вып. 3. Чебоксары: Плакат, 2016. С. 62-66.
30. Егоров Л. В. Чужеродные виды жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) на территории Чувашии // XV Съезд Русского энтомологического общества. Россия, Новосибирск, 31 июля – 7 августа 2017 г. Материалы съезда. Новосибирск: Изд-во «Гарамонд», 2017. С. 170-171.
31. Егоров Л.В. Brentidae (Coleoptera), связанные трофически с *Alcea rosea* L., в Чувашии и сопредельных регионах // Научные труды государственного природного заповедника «Присурский». Чебоксары, 2017. С. 141-145.
32. Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения): монография. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2012. 212 с.
33. Пузырев А.Н. Новые сведения об адвентивной флоре Удмуртской Республики // Изучение адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы. Материалы V междунар. научн. конф. М.; Ижевск, 2017. С. 102-104.
34. Черная книга флоры Удмуртской Республики: монография / О.Г. Баранова, Е.Н. Бралгина, Е.А. Колдомова, Е.М. Маркова, А.Н. Пузырев. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2016. 67 с.
35. Дедюхин С.В. Принципы и методы эколого-фаунистических исследований наземных насекомых: учеб.-метод. пособие. Ижевск: Удмуртский университет, 2011. 93 с.
36. Ботанический сад УдГУ. Версия 2010. URL: http://v4.udsu.ru/science/bot_sad.
37. Емельянов А.Ф. Некоторые особенности распределения насекомых-фитофагов по кормовым растениям. Чтения памяти А. Холодовского. Л.: Наука, 1967. С. 28-65.

38. Яковлев А.И. 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. // Тр. Русского энтомологического общества. 1910, Т. 39. С. 276-324.
39. Дедюхин С.В. Консортивные связи жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) с растениями на востоке Русской равнины // Энтомологический обзор. 2016. Т. 95, вып. 3. С. 515-542.
40. Дедюхин С.В. Трофическая специализация долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) (на примере фауны Вятско-Камского междуречья) // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 1. С. 68-84.
41. Дедюхин С.В. Трофические связи и кормовая специализация растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionidae) на востоке Русской равнины // Энтомологический обзор. 2016. Т. 95, вып. 2. С. 309-329.
42. Беньковский А.О. Жуки-листоеды европейской части России (По материалам докторской диссертации, защищенной в 2011 г. в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва). Lambert Academic Publishing, 2011. 535 с.
43. Коротяев Б.А., Жукова Е.А., Шалакитская О.В. О завезенном виде жуков-долгоносиков *Polydrusus formosus* Mayer (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) в Летнем саду Санкт-Петербурга // XV съезд Русского энтомологического общества. Материалы съезда. СПб., 2017. С. 259-260.
44. Коротяев Б.А., Катаев Б.М., Ковалев А.В. О находке в Санкт-Петербурге на сирени (*Syringa* L.) еще трех видов долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) // Энтомологический обзор. 2018. Т. 97, вып. 1. С. 93-101.
45. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
46. Орлова-Беньковская М.Я. Динамика ареала трещалки лилейной (*Lilioceris lili*, Chrysomelidae, Coleoptera) указывает на вселение вида в Европу из Азии в XVI-XVII веке // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 4. С. 80-95.
47. Дедюхин С.В. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) национального парка «Нечкинский» // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2009. Вып. 1. С. 101-116.

Поступила в редакцию 01.12.2018

Дедюхин Сергей Викторович, доктор биологических наук, доцент
ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет»
426034, Россия, г. Ижевск, ул. Университетская, 1 (корп.1)
E-mail: ded@udsu.ru

S.V. Dedyukhin

FORMATION OF GROUPINGS OF PHYTOPHAGOUS BEETLES (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE AND CURCULIONOIDEA) ON ADVENTIVE AND CULTIVATED PLANTS IN THE CONDITIONS OF UDMURTIA

Based on many years of research, an analysis of the groups of phytophagous beetles from the superfamily Curculionoidea and the family Chrysomelidae of cultivated and adventive plant species in the territory of Udmurtia was carried out. The composition of leaf-beetles and weevil beetles on alien plants in the conditions of Udmurtia is quite rich (in total it includes about 250 species). The peculiarities of consortia on traditionally cultivated, recently introduced, naturally spread and randomly listed plant species are considered. On plants that are considered adventive in the region, 135 species were found; on cultivated plants – 172 species of beetles. Of the latter, 99 species were recorded on crops, 55 species – on introduced plants used in gardening or floriculture, 86 species – on plants of natural flora introduced from other regions. Consortia of introduced plants species, as a rule, are more or less depleted, however, they are based on native phytophagous species. Only 22 species can reliably be attributed to invasive ones. In comparison with the structure of the regional fauna, the share of moderate and broad oligophages is increased on introduced plants.

Keywords: phytophagous beetles, Chrysomelidae, Curculionoidea, cultivate plants, adventive plants, Udmurtia.

REFERENCES

1. Dedyukhin S.V. [Features of the fauna and beetles (Coleoptera) of Udmurtia], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biol.*, 2003, pp. 17-22 (in Russ.).
2. Dedyukhin S.V., Nikitsky N.B. and Semenov V.B. [Checklist of beetles (Insecta, Coleoptera) of Udmurtia], in *Evrasijskiy entomologicheskiy zhurnal [Eurasian Entomological Journal]*, 2005, vol. 4, iss. 4, pp. 293-315. (in Russ.).

3. Dedyukhin S.V. [Coleoptera (Coleoptera) as indicators of the anthropic transformation of the biota of Udmurtia], in *Mater. vseross. nauch.-pract. konf. "Sovremennyye problemy agrarnoy nauki i puti ikh resheniya"*, Izhevsk, 2005, vol. 2, pp. 144–148. (in Russ.).
4. Dedyukhin S.V. [Patterns of transformation of the fauna and natural complexes of beetles of insects (Insecta, Coleoptera) in the urban environment (for example, the city of Izhevsk)], in *Mater. vseross. nauch.-pract. konf. "Nauchnoye obosnovaniye realizatsii Natsional'nykh proyektov v Sel'skom khozyaystve"*, vol. 2, Izhevsk: FGOU VPO Izhevskaya GSKHA, 2006, vol. 2, pp. 351–358. (in Russ.).
5. Dedyukhin S.V. [Leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of the Botanical Garden of the Udmurt University and its surroundings: species composition, biotopic distribution, trophic links], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biol. Nauki o Zemle*, 2010, iss. 2, pp. 55–63 (in Russ.).
6. Dedyukhin S.V. [Weevils-beetles (Coleoptera, Curculionoidea) of the Botanical Garden of the Udmurt University and its surroundings: species composition, biotopic distribution, trophic relations], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biol. Nauki o Zemle*, 2010, iss. 4, pp. 42–55 (in Russ.).
7. Dedyukhin S.V. [Materials on interesting finds of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) in the east of the Russian Plain], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biol. Nauki o Zemle*, 2011, iss. 2, pp. 90–104 (in Russ.).
8. Dedyukhin S.V. *Dolgonosikoobraznyye zhestkokrylyye (Coleoptera, Curculionoidea) Vyatsko-Kamskogo mezhdurech'ya: fauna, rasprostraneniye, ekologiya. Monografiya*. [Weevils-beetles (Coleoptera, Curculionoidea) of the Vyatka-Kama interfluvium: fauna, distribution, ecology]. Monograph. Izhevsk: "Udmurt University", 2012. 340 p. (in Russ.).
9. Dedyukhin S.V. Ecological and geographical boundaries as the limits of insect distribution in the Vyatka-Kama interfluvium (using the phytophagous beetles as an example: Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea), in *Mater. vseross. nauch.-pract. konf. "Problemy prikladnoy i regional'noy geografii"*, Izhevsk: "Udmurt University", 2012, pp. 224–230. (in Russ.).
10. Dedyukhin S.V. [New data on the fauna and ecology of weevil-like beetles (Coleoptera, Curculionoidea) of the Vyatka-Kama region and the Middle Urals], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biol. Nauki o Zemle*, 2014, iss. 1, pp. 73–84 (in Russ.).
11. Dedyukhin S.V. *Zhuki-listoyedy (Coleoptera, Chrysomelidae) Vyatsko-Kamskogo mezhdurech'ya i sopredel'nykh territoriy: fauna, rasprostraneniye, ekologiya: monografiya*. [Leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of the Vyatka-Kama interfluvium and adjacent territories: fauna, distribution, ecology]. Monograph. Izhevsk: Udmurt University Publishing Center, 2018. 208 p. (in Russ.).
12. *Nasekomyye i kleshchi – vrediteli sel'skokhozyaystvennykh kul'tur: Zhestkokrylyye. Spravochnik*. [Insects and mites – pests of agricultural crops: Coleoptera. Directory], Leningrad: Nauka, 1974, Vol. 2. 301 p. (in Russ.).
13. Tomilova V.N. [Entomofauna of greenery in Irkutsk], in *Entomologicheskoe Obozrenie [Entomological review]*, 1962, vol. 16, iss. 1, pp. 123–141 (in Russ.).
14. Bogacheva I.A., Zamshina G.A., Sapronov V.V. [Preliminary data on weevil-like beetles (Coleoptera, Curculionoidea) on deciduous trees and shrubs in Yekaterinburg], in *Vestn. Chelyab. Univ.* 2009, iss. 9, pp. 310–322 (in Russ.).
15. Bogacheva I.A., Zamshina G.A. [Present state of the fauna of dendrophilous leaf-beetles in green areas of Yekaterinburg], in *Mater. V mezhd. nauch.-pract. konf. "Urboekosistemy: problemy i perspektivy razvitiya"*. Ishim: IGPI im. Ershova, 2010, iss. 5, pp. 132–135 (in Russ.).
16. Bogacheva I.A. [Communities of insects-phytophages of green plantings of Yekaterinburg on different plant species of the genera *Malus*, *Padus*, *Salix*], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biol. Nauki o Zemle*, 2014, iss. 4, pp. 56–61 (in Russ.).
17. Bogacheva I.A., Zamshina G.A. [A complex of phyllophagous insects on deciduous trees and shrubs of Yekaterinburg], in *Fauna Urala i Sibiri*, 2017, № 1, pp. 33–52. (in Russ.).
18. Kolomoets T.P. *Vrediteli zelenykh nasazhdeniy promyshlennogo Donbassa* [Pests of green space in industrial Donbass]. Kiev: Naukova dumka, 1995. 215 p. (in Russ.).
19. Martynov V.V., Nikulina T.V. *Novyye invazivnyye nasekomyye-fitoфаги v lesakh i iskusstvennykh lesonasazhdeniyakh Donbassa* [New invasive phytophagous insects in forests and artificial plantations of Donb], in *Kavkazskiy entomol. byulleten' [Caucasian entomological bulletin]*, vol. 12. iss. 1, pp. 41–51 (in Russ.).
20. Tolstonogova Ye.V., Verkhovina A.V. [Phytophagous insects of pre-Baikal adventive plants], in *Mater. vseross. konf. s. mezhd. uchastiem "Sinantropizatsiya rasteniy i zhivotnykh"*. Irkutsk: Institut geografii SB RAS, 2007, pp. 202–204 (in Russ.).
21. Tolstonogova Ye.V. [The development of insect-phytophagous adventive plants of Irkutsk], in *Vestn. Mordov. Univ. Ser. Biol. Nauki o Zemle*, 2009, № 1, pp. 71–72 (in Russ.).
22. Kuznetsova N.P. [A comprehensive system for the protection of introduced plants in the Siberian Botanical Garden of the TSU], in *Botanicheskiye sady. Problemy introduktsii. Trudy Tomsk. gos. un-ta. Ser. Biologicheskaya*, vol. 274, 2010, pp. 221–223 (in Russ.).
23. Kuznetsova N.P. [Pests of introduced plants of the Siberian Botanical Garden], in *Zashchita i karantin rasteniy*, 2015, iss. 1, pp. 48–49 (in Russ.).

24. Maslyakov V.Yu., Izhevskiy S.S. *Adventivnyye (invazionnyye) rastitel'noyadnyye nasekomye na territorii Rossii (Annotirovannyi spisok vidov – Yevropeyskaya chast' Rossii)* [Preventive (invasive) herbivorous insects in Russia (Annotated list of species - European part of Russia). M.: IGRAN, 2010, 124 p. (in Russ.).
25. Maslyakov V.Yu., Izhevskiy S.S. *Invasions of herbivorous insects in the European part of Russia*. M.: IGRAN, 2011, 272 p. (in Russ.).
26. Orlova-Benkovskaya M.Ya. [Is it possible to distinguish alien species from local ones?], in *Entomol. Obozr. [Entomological review]*, 2016, vol. 95, iss. 2, pp. 71–89 (in Russ.).
27. Orlova-Benkovskaya M.Ya. [Catalog of alien and cryptogenic species of beetles of the European part of Russia. Version: December 2017], Available at: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/invascat.htm> (accessed 7.02.2010) (in Russ.).
28. Orlova-Benkovskaya M.Ya. [Main regularities of the invasive process in Coleoptera of the European part of Russia], in *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy*, 2017, № 1, pp. 35–56 (in Russ.).
29. Egorov L.V. [New data on the distribution of the lily rattle *Lilioceris lili* (Scopoli, 1863) (Coleoptera, Chrysomelidae, Criocerinae) in the Middle Volga], in *Mater. region. nauch.-pract. konf. "Yestestvennonauchnyye issledovaniya v Chuvashii"*, iss. 3. Cheboksary: Plakat, 2016, pp. 62–66 (in Russ.).
30. Egorov L.V. [Alien species of beetles (Insecta, Coleoptera) in the territory of Chuvashia], in *Mater. XV S"yezda Russkogo entomologicheskogo obshchestva.*, Novosibirsk: Garamond, 2017, pp. 170–171 (in Russ.).
31. Egorov L.V. [Brentidae (Coleoptera), associated trophically with *Alcea rosea* L., in Chuvashia and adjacent regions], in *Nauchnyye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Prisurskiy»*, Cheboksary, 2017, pp. 141–145 (in Russ.).
32. Baranova O.G., Puzyrev A.N. *Konspekt flory Udmurtskoy Respubliki (sosudistyye rasteniya): monografiya*. [Conspect of the flora of the Udmurt Republic (vascular plants): monograph.]. M.- Izhevsk: Institut komp'yuternykh issledovaniy, 2012, 212 p. (in Russ.).
33. Puzyrev A.N. [New information about the adventitious flora of the Udmurt Republic], in *Mater. V mezhd. nauch. konf. "Izucheniye adventivnoy i sinantropnoy flor Rossii i stran blizhnego zarubezh'ya: itogi, problemy, perspektivy"*. M.; Izhevsk, 2017, pp. 102–104 (in Russ.).
34. *Chernaya kniga flory Udmurtskoy Respubliki: monografiya* [Black Book of Flora of the Udmurt Republic: monograph.]. O.G. Baranova, E.N. Bralgina, E.A. Koldomova, E.M. Markova and A.N. Puzyrev. M.; Izhevsk: Institute for Computer Studies, 2016, 67 p. (in Russ.).
35. Dedyukhin S.V. *Printsipy i metody ekologo-faunisticheskikh issledovaniy nazemnykh nasekomykh: uchebno-metodicheskoye posobiye* [Principles and Methods of Ecological and Faunistic Studies of Terrestrial Insects: A Training Manual], Izhevsk: Udmurtskiy universitet, 2011, 93 p. (in Russ.).
36. *Botanicheskiy sad UdGU. Versiya 2010*. [Botanical Garden UdGU. Version 2010], Available: http://v4.udsu.ru/science/bot_sad (in Russ.).
37. Emelyanov A.F. [Some features of the distribution of phytophagous insects among food plants], in *Chteniya pamyati A. Kholodovskogo*. Leningrad.: Nauka, 1967, pp. 28–65 (in Russ.).
38. Yakovlev A.I. [The list of beetles collected by L.K. Krulikovskiy in env. Urzhuma Vyatka lips. in 1899–1908 and the town of Malmyzh in the same province in 1896–1899], in *Trudy Russkogo entomol. obshchestva*, vol. 39, 1910, pp. 276–324 (in Russ.).
39. Dedyukhin S.V. [Consortial Associations of Phytophagous Beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionidea) with Plants in the East of the Russian Plain], in *Entomol. Obozr. [Entomological review]*, 2016, vol. 95, iss. 3, pp. 515–542 (in Russ.).
40. Dedyukhin S.V. [Trophic specialization of weevils-beetles (Coleoptera, Curculionidea) (on the example of the fauna of the Vyatka-Kama interfluve)], in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biol. Nauki o Zemle*, 2013, iss. 1, pp. 68–84 (in Russ.).
41. Dedyukhin S.V. [Trophic Associations and Specialization of Phytophagous Beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionidea) in the East of the Russian Plain] in *Entomol. Obozr. [Entomological review]*, 2016, vol. 95, iss. 2, pp. 309–329 (in Russ.).
42. Ben'kowsky A.O. *Zhuki-listoyedy evropeyskoy chasti Rossii. (Po materialam doktorskoy dissertatsii, zashchishchennoy v 2011 g. v Institute problem ekologii i evolyutsii im. A.N. Severtsova RAN, Moskva)* [Leaf-beetles of the European part of Russia. (According to the materials of the doctoral dissertation, defended in 2011 at the Institute of Ecology and Evolution named after AN Severtsov of the Russian Academy of Sciences, Moscow)], in Lambert Academic Publishing, 2011, 535 pp. (in Russ.).
43. Korotyaev B.A., Zhukova E.A. and Shalakitskaya O.V. [On the introduced form of weevil beetles *Polydrusus formosus* Mayer (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) in the Summer Garden of St. Petersburg], in *Mater. XV S"yezda Russkogo entomologicheskogo obshchestva.*, Novosibirsk: Garamond, 2017, pp. 259–260 (in Russ.).
44. Korotyaev B.A., Kataev B.M., Kovalev A.V. [On records of three additional species of the weevil genus *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) on lilacs (*Syringa* L.) in St. Petersburg] in *Entomol. Obozr. [Entomological review]*, 2018, vol. 97, iss. 1, pp. 93–101 (in Russ.).
45. Chernov Yu.I. *Prirodnaya zonal'nost' i zhivotnyy mir sushy* [Natural zonality and fauna of the land], in 1975. M.: Mysl', 222 pp. (in Russ.).

46. Orlova-Benkovskaya M.Ya. [The dynamics of the range of the lily rattle (*Lilioceris lili*, Chrysomelidae, Coleoptera) indicates the introduction of the species to Europe from Asia in the XVI-XVII centuries], in *Rossiyskiy Zhurnal Biologicheskikh Invaziy*, 2012, № 4, pp. 80–95.
47. Dedyukhin S.V. [Leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of the Nechkinsky National Park] in *Vestn. Udmurt. Univ. Ser. Biol. Nauki o Zemle*, 2009, iss. 2, pp. 101–116 (in Russ.).

Received 01.12.2018

Dedyukhin S.V., Doctor of Biology, Associate Professor
Udmurt State University
Universitetskaya st., 1/1, Izhevsk, Russia, 426034
E-mail: ded@udsu.ru