

УДК 595.76

## ЖУКИ НАДСЕМЕЙСТВА CURCULIONOIDEA (COLEOPTERA) КОМПЛЕКСНОЙ ПОЛУПУСТЫНИ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЕМ КЛИМАТА СЕВЕРНОГО ПРИКАСПИЯ

© 2011 г. О. А. Хрулева<sup>1</sup>, Ю. И. Чернов<sup>1</sup>, Б. А. Коротяев<sup>2</sup>, Т. В. Питеркина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

e-mail: lsd@mail.ru

<sup>2</sup>Зоологический институт РАН, С.-Петербург 199034, Россия

e-mail: korotyay@rambler.ru

Поступила в редакцию 1.09.2010 г.

В пустынных и степных местообитаниях комплексной полупустыни Северного Прикаспия выявлены более чем двукратные различия числа обитающих в травостое видов жесткокрылых надсемейства Curculionoidea (33 и 75, соответственно) в “сухую” (1972–1974 гг.) и “влажную” (2003–2005 гг.) фазы изменений климата. Наиболее стабильные позиции в населении сохранили степные многоядные долгоносики подсемейства Entiminae (*Otiorhynchus velutinus*, *Euidosomus acuminatus*, *Omius verruca*, *O. rotundatus*) с весенним периодом активности имаго. Эти виды — основные доминанты весенних группировок в 1970-х и в 2000-х гг. Практически все долгоносики, обилие которых резко изменилось, относятся к специализированным фитофагам с пиком активности имаго в летнее время. В 2000-х гг. в условиях повышенного увлажнения резко снизилась численность пустынно-степных видов из числа основных доминантов пустынных группировок (*Phaeophorus nebulosus*, *Metadonus anceps* и особенно *Ptochus porcellus*). У ряда степных видов (*Phyllobius brevis*, *Trachyphloeus amplithorax*, *Archaeophloeus inermis*, *Stenopteron tenue*, *Sitona inops*, *S. longulus*, виды рода *Tychius*) численность возросла, особенно у представителей последних трех родов, питающихся на люцерне *Medicago romanica* (обилие этого растения заметно увеличилось во “влажную” фазу климата). Предполагается, что подобные изменения (ослабление позиций наиболее ксерофильных пустынно-степных компонентов фауны Curculionoidea и увеличение доли мезофильных видов) носят циклический характер.

Стационар Института лесоведения РАН (49°24' с.ш. и 46°48' в.д.) является модельной территорией, на которой, начиная с 1950-х гг., ведутся комплексные исследования целинной глинистой полупустыни и искусственных лесных насаждений. Большую роль в сообществах членистоногих этого района играют долгоносикиобразные жуки (Арнольди и др., 1971; Чернов, Руденская, 1975; Всеволодова-Перель, 2002; и др.). Материалом для этой статьи послужили сборы жуков, проводившиеся на территории стационара с 30-летним перерывом. Разделяющий их период совпал с заметным увеличением уровня атмосферного увлажнения (Линдеман и др., 2005; Сапанов, 2006, 2007; и др.). Основная задача статьи — сравнительный анализ фауны и населения долгоносикиобразных жуков комплексной полупустыни на фоне произошедших в изучаемом районе изменений климата.

### РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Стационар располагается на бессточной морской аккумулятивной равнине хвалынского возраста, которая занимает большую часть Прика-

спийской низменности в пределах Волго-Уральского междуречья (Доскач, 1979). Вследствие бессточности и засоленности Джаныбекская равнина, несмотря на ее северное положение, является наиболее аридной частью полупустынных ландшафтов Северного Прикаспия. В некоторых современных геоботанических работах этот район относят к подзоне опустыненных степей степной зоны (Сафронова, 2002, цит. по: Новикова и др., 2004). Основную часть ее территории (85–90%) занимает межпадинная равнина, на которой хорошо развит микрорельеф, в формировании которого важную роль играла роющая деятельность грызунов (Абатуров, 1985, 2010). Перераспределение осадков по элементам микрорельефа определяет значительную пестроту почвенно-растительного покрова: сочетание пустынных, полупустынных и степных элементов, образующих трехчленный солонцовый комплекс (Камеицкая, 1952; Роде, Польский, 1961; и др.). На микроповышениях представлена растительность пустынного типа, характеризующаяся высокой ксерофитностью и солевыносливостью, длительным периодом вегетации, низкой продуктивностью (фоновые виды *Artemisia pauciflora*, *Kochia prostrata*, *Salsola laricina*). На склонах микроповы-

шений со светло-каштановыми почвами представлены типчаково-ромашниковые сообщества полупустынного типа (*Tanacetum achilleifolium* – *Festuca valesiaca*). Растительность микропонижений (“западин”) относится к степному типу (преобладают дерновинные злаки и разнотравье, среди которых фоновыми являются *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *St. lessingiana*, *Galium ruthenicum*, *Medicago romanica*). Ассоциации степного типа развиты и в более обширных понижениях (“падинах”) глубиной до 1 м и площадью 2–3 га. Они занимают 10–15% площади всей территории и в результате дополнительного поступления влаги за счет стока атмосферных вод с окружающей межпадинной равнины обычно имеют наилучшую влагообеспеченность.

Метеорологические условия района исследования характеризуются значительной межсезонной изменчивостью. Климаграммы в засушливые годы приближаются к климаграммам условий пустыни, а влажных лет – к условиям разнотравных степей (Гордеева, 1959). От погодных условий сезона (и в первую очередь – от влагообеспеченности) зависит и динамика растительности. В наиболее контрастные по условиям увлажнения сезоны отмечены резкие изменения продуктивности основных эдификаторов, которые тесно связаны с их реакцией на влагообеспеченность и особенностями конкурентных отношений (Оловянникова, 2004).

На межсезонные флуктуации климата в Северном Прикаспии накладываются и многолетние циклические колебания, которые проявляются в чередовании периодов подъемов и спадов атмосферного увлажнения (Роде, 1959; Динесман, 1960; Линдемман и др., 2005; Сапанов, 2007; и др.). Засушливый период пришелся на конец 20–середины 80-х гг. XX в., затем климат стал более влажным (увеличилось количество летних осадков) и более теплым за счет повышения зимних температур. Это, в свою очередь, привело к частым зимним оттепелям с образованием впоследствии ледяных корок, что коренным образом изменило водный режим почв и характер распределения талых вод. Повышение увлажнения отразилось на уровне грунтовых вод (он поднялся на 2 м). Повторное изучение растительного покрова в начале 2000-х гг. на тех же участках солонцового комплекса, что и в 1950-х гг., выявило существенные изменения в составе доминантов растительного покрова. Оно проявилось в усилении позиции мезофильных и мезоксерофильных видов растений, угнетении некоторых ксерофильных элементов, а также увеличении сходства видового состава пустынных и степных ассоциаций (Новикова и др., 2004, 2005). В пустынных ассоциациях микроповышений отмечено резкое изменение продуктивности отдельных доминантов растительного покрова (Сапанов, Сиземская, 2010).

Есть также указание на резкое снижение в 2000 гг., по сравнению с 1960-ми и 1980-ми гг., численности членистоногих (в том числе и личинок долгоносиков) в почвенном населении пустынных группировок (Всеволодова-Перель, Колесников, 2010).

Сборы долгоносикообразных жуков проводились в двух наиболее контрастных по почвенно-растительным характеристикам элементах солонцового комплекса – пустынных ассоциациях на микроповышениях и степных – в западинах. В 1972–1974 гг. материал собран Ю.И. Черновым в ходе изучения населения хортобионтных членистоногих (Чернов, Руденская, 1975). Первый этап исследования проводился в конце “сухой” фазы климата, к тому же первый год сборов (1972) был катастрофически сухим, что очень заметно сказалось на продуктивности растительного покрова (Оловянникова, 2004). Второй период сборов (О.А. Хрулева и Т.В. Питеркина, 2003–2005 гг.) пришелся на “влажную” фазу климата. При этом летний сезон 2003 г. отличался повышенной влажностью, что, по-видимому, еще больше усилило различия между полученными выборками. Таксономическая обработка материала по жукам надсемейства Curculionoidea проведена Б.А. Коротяевым. В настоящей работе использованы только данные по укусам, собранные в оба периода исследований по единой методике (Чернов, Руденская, 1970) и в сходные сроки сезона. Весенние сборы в 1970-х гг. проводились в период с 21 апреля по 2 июня (36 укусов по 25 взмахов, собрано 1065 жуков); в 2000-х гг. – с 22 апреля по 25 мая (172 укуса, собрано 1470 жуков). Летние укусы в 1970-х гг. – с 9 июня по 11 августа (65 укусов, 371 жук); в 2000-х гг. – с 22 июня по 10 августа (176 укусов, 1438 жуков). Помимо энтомологического кошения в 2000-х гг. применялись также учеты ловушками Барбера и сборы на отдельных растениях. Однако, судя по полученным данным (см. табл. 1), метод энтомологического кошения в этих природных условиях позволяет выявить основное ядро фауны Curculionoidea (доля видов, учтенных укусами, составила 77% от их общего числа). Сравнение структуры доминирования населения долгоносиков проводилось с помощью пятибалльной ограниченной сверху логарифмической шкалы относительного обилия видов (Песенко, 1982). Классификационные процедуры выполнены графическим методом с использованием индекса сходства Чекановского–Сёренсена. Сведения по ландшафтно-зональному распределению и трофическим связям взяты из следующих работ: Медведев, 1954; Арнольди, Юнатов, 1969; Арзанов, 1990, 1990а; Коротяев и др., 1993; Исаев, 1994; Юнаков, 2003; Арзанов и др., 2004; Исмаилова, 2006.

**Таблица 1.** Видовой состав Curculionoidea местообитаний с естественной растительностью в окрестностях Джаныбекского стационара в 1970-х и 2000-х гг.

Семейство, подсемейство, вид	Трофическая группа	Ландшафтно-зональная группа	Биогеографический комплекс	1972–1974 гг.			2003–2005 гг.		
				Микроповышения	Западины	Падины	Микроповышения	Западины	Падины
<b>Urodontidae</b>									
<i>Bruchela orientalis</i> Strejček	Кр	Пст	Р	–	К	+	–	–	–
<i>B. schusteri</i> Schilsky	Кр	Ст	Р	–	–	–	–	К	К
<i>B. parvula</i> Motsch.	Кр	Ст	Р	–	–	–	+	К	К
<i>B. muscula</i> Daniel	Кр	Ст	Р	–	–	–	–	–	К
<b>Apionidae</b>									
<i>Taphrotopium steveni</i> Gyll.	Сл	Ст	Ст?	–	–	–	К	–	+
<i>Diplapion sareptanum</i> Desbr.	?	Ст	?	–	–	–	К	–	–
<i>Ceratapion gibbirostre</i> Gyll.	Сл	П	Р	–	–	–	–	К	К
<i>Stenopterapion tenue</i> Kby.	Бб	П	Лст	–	–	К	+	К	К
<i>Protapion filirostre</i> Kby.	Бб	П	П	–	–	К	–	К	К
<b>Nanophyidae</b>									
<i>Nanophyes marmoratus</i> Gze.	Дер	П	О	–	–	–	–	К	–
<i>N. sp. pr. globulus</i> Germ.	Дер	Нст	О	–	–	–	–	+	–
<i>N. hemisphaericus</i> Ol.	Дер	Нст	О	–	К	–	–	К	К
<i>Dieckmanniellus nitidulus</i> Gyll.	Дер	Нст	О	–	–	К	К	К	К
<i>Microon sahlbergi</i> Sahlb.	Дер	Нст	О	–	–	–	–	+	–
<i>Hypohyes hyalinus</i> Zher.	Дер	Ст	О	–	–	–	–	К	–
<b>Dryophthoridae</b>									
<i>Sphenophorus piceus</i> Pall.	Тр	Нст	О	–	–	–	–	+	–
<b>Erirrhinidae</b>									
<i>Arthrostenus fullo</i> Stev.	Тр	Пст	О	–	–	–	–	+	–
<b>Curculionidae</b>									
Entiminae									
<i>Polydrusus inustus</i> Germ.	М	Нст	П	–	К	–	–	–	–
<i>Euidosomus acuminatus</i> Boh.	М	Ст	Ст	К	К	К	К	К	К
<i>Eusomus ovulum</i> Germ.	М	Нст	Лст	+	К	К	К	К	К
<i>Psallidium maxillosum</i> F.	М	Ст	Сст	–	–	–	–	–	К
<i>Mesagroicus poriventris</i> Rtt.	М	Пст	Сст	К	–	–	К	К	К
<i>Phyllobius brevis</i> Gyll.	М	Нст	Лст	–	–	–	К	К	К
<i>Tanymecus palliatus</i> F.	М	П	Р	–	–	–	К	+	–
<i>Phacephorus nebulosus</i> Fehrs.	Мр*	Пст	С	К	К	–	К	–	–
<i>P. argyrostomus</i> Gyll.	Мр*	Пст	С	К	–	–	К	К	К
<i>Cycloderes pilosus</i> F.	М	Ст	Ст	–	К	–	+	К	К
<i>Otiorhynchus conspersus</i> Germ.	М	Ст	Ст	–	К	–	К	К	К
<i>O. velutinus</i> Germ.	М	Ст	Ст	К	К	К	К	К	К
<i>O. ovatus</i> L.	М	П	П	–	–	–	–	К	–
<i>Omius verruca</i> Stev.	М	Ст	П	К	К	К	К	К	К
<i>O. rotundatus</i> F.	М	Ст	Ст	К	К	К	К	К	К
<i>Humeromima nitida</i> Boh.	М?	Ст	Ст	–	–	–	К	К	К
<i>Ptochus porcellus</i> Boh.	Сл*	Пст	Сст	К	К	К	К	К	К
<i>Trachyphloeus amplithorax</i> Form.	Д	Ст	Ст?	–	К	–	К	К	К
<i>Archaeophloeus inermis</i> Boh.	Д	Ст	Ст	–	–	–	К	К	К
<i>Sitona callosus</i> Gyll.	Бб	Ст	Ст	К	К	–	+	К	К
<i>S. longulus</i> Gyll.	Бб	Нст	П	–	К	–	К	К	К
<i>S. inops</i> Gyll.	Бб	Нст	Лст	–	К	–	К	К	К
<i>S. lineellus</i> Bondsd.	Бб	П	П	–	К	–	–	–	–
<i>S. lineatus</i> L.	Бб	П	П	–	К	–	–	–	–
<i>S. cylindricollis</i> Fehrs.	Бб	Нст	Л	–	–	–	–	+	–

Таблица 1. Продолжение

Семейство, подсемейство, вид	Трофическая группа	Ландшафтно-зональная группа	Биотический комплекс	1972–1974 гг.			2003–2005 гг.		
				Микропо-выщелки	Западины	Падины	Микропо-выщелки	Западины	Падины
Lixinae									
<i>Rhinocyllus conicus</i> Froel.	Сл	Нст	Р	–	–	–	–	К	+
<i>Larinus jaceae</i> F.	Сл	Нст	Р	–	–	–	–	+	+
<i>L. beckeri</i> Petri	Сл	Нст	Р?	–	–	–	–	–	+
<i>Lixus elongatus</i> Gze.	Сл	Нст	Р	–	–	–	–	К	К
<i>L. brevipes</i> Bris.	Гв	Ст	Лст	–	–	–	–	–	К
<i>L. linnei</i> Fst.	Кр	Пст	Р	–	–	–	–	К	–
<i>L. flavescens</i> Boh.	Мр	Пст	С	–	–	–	–	К	–
<i>Pleurocleonus quadrivittatus</i> Zubk.	Сл	Ст	Ст	–	–	–	+	+	К
<i>Conorhynchus nigrivittis</i> Pall.	Мр	Пст	С	К	–	–	К	–	–
<i>Bothynoderes punctiventris</i> Germ.	Мр	Пст	С	К	–	–	+	–	–
<i>B. foveicollis</i> Gebl.	Мр	Пст	С	–	–	–	К	–	–
<i>Temnorhinus strabus</i> Gyll.	Мр	Пст	С	–	–	–	К	+	+
<i>Cleonis pigra</i> Scop.	Сл	Нст	П	–	–	–	–	К	–
<i>Cyphocleonus cenchrus</i> Pall.	Сл	Пст	Ст?	–	–	–	К	–	–
<i>C. dealbatus</i> Gmelin	Сл.	Ст	Ст?	–	–	–	–	+	–
<i>Chromonotus pictus</i> Pall.	Мр	Пст	С	+	–	–	К	+	–
Bagoinae									
<i>Bagous uralensis</i> Gratshev	?	Ст	О	–	–	–	–	–	К
Curculioninae									
<i>Smicronyx jungermanniae</i> Reich	Пв	Ст?	Ст?	–	–	–	–	–	К
<i>S. ?smreczynskii</i> Solari	Пв	?	Р	–	–	–	–	К	–
<i>S. syriacus</i> Fst.	Пв	Ст	Ст	–	–	–	–	–	К
<i>S. scops</i> Tourn.	Пв	?	?	–	–	–	–	–	К
<i>S. coecus</i> Reich	Пв	Нст	?	–	–	–	–	К	–
<i>Tychius flavus</i> Beck.	Бб	Ст	Ст	К	К	К	К	К	К
<i>Tychius junceus</i> Reich	Бб	Нст	Л	–	–	К	–	К	К
<i>T. aureolus</i> Kiesw.	Бб	Нст	Лст	–	К	К	К	К	К
<i>T. brevisculus</i> Desbr.	Бб	П	Л	–	–	–	–	–	К
<i>T. medicaginis</i> Bris.	Бб	Нст	Лст	–	К	К	–	К	К
<i>T. beckeri</i> Tourn.	Бб	Ст	Ст?	–	К	К	–	К	К
<i>T. squamulatus</i> Gyll.	Бб	Нст	Л	–	–	–	–	К	–
<i>T. meliloti</i> Steph.	Бб	П	П	–	–	–	–	К	–
<i>Sibinia</i> sp. aff. <i>planuscula</i> Desbr.	Гв	Ст	Ст?	–	–	К	+	К	К
<i>S. beckeri</i> Desbr.	Гв	Пст	Ст?	–	–	–	–	К	К
<i>S. meridionalis</i> Brisout	Гв	Пст	С?	–	–	–	+	К	К
<i>S. vittata</i> Germ.	Гв	Ст	Ст?	–	–	–	–	+	–
<i>S. tibialis</i> Gyll.	Гв	Ст	Ст	–	–	–	–	К	К
<i>S. hopfgarteni</i> Tourn.	Гв	Нст	Ст	–	–	–	+	К	+
<i>S. viscaria</i> L.	Гв	П	Л?	–	–	–	К	–	+
<i>S. unicolor</i> Fehrs.	Гв	Нст	Лст	–	–	–	–	К	К
<i>Pseudorchestes olgae</i> Korot.	?	Пст	Сст	–	–	–	+	К	К
<i>Pseudorchestes tschernovi</i> Korot.	Сл	Пст	Сст	К	К	–	–	–	–
<i>Pseudorchestes kostali</i> Dieckm.	Сл	Ст	Ст	–	+	+	К	К	К
<i>Cleopus solani</i> F.	Нр	Нст	?	–	–	–	+	+	–
<i>Mecinus janthinus</i> Germ.	Нр	П	П	–	–	–	–	+	К
<i>Gymnaetron zuberi</i> Desbr.	Нр	Ст	Ст	–	–	–	К	К	К
<i>Rhinusa tetra</i> F.	Нр	Нст	П	+	–	–	–	+	К
<i>R. neta</i> Germ.	Нр	П	П	–	–	–	–	К	К
<i>R. collina</i> Gyll.	Нр	П	Л	–	–	–	–	К	–
<i>R. linariae</i> Panz.	Нр	П	Л	–	–	–	–	К	–

Таблица 1. Окончание

Семейство, подсемейство, вид	Трофическая группа	Ландшафтно-зональная группа	Биотопический комплекс	1972–1974 гг.			2003–2005 гг.		
				Микропо-выщепия	Западины	Падины	Микропо-выщепия	Западины	Падины
Hyperinae									
<i>Hypera meles</i> F.	Бб	П	Л	–	–	–	–	–	+
<i>H. transsilvanica</i> Petri	Бб	Ст	Лст	–	–	К	–	К	К
<i>H. postica</i> Gyll.	Бб	П	Л?	–	–	–	–	К	+
<i>Metadonus anceps</i> Cap.	Мр	Пст	С	К	К	–	К	К	К
Baridinae									
<i>Baris sulcata</i> Boh.	Мр	Пст	Сст	–	–	–	К	–	+
<i>B. convexicollis</i> Boh.	Мр	Пст	Сст	–	–	–	+	–	–
<i>Aulacobaris violaceomicans</i> Solari	Кр	Ст	Ст	–	–	–	+	+	–
<i>Labiaticola melaena</i> Boh.	Гб	Пст	Сст	–	+	–	+	К	–
Ceutorhynchinae									
<i>Ceutorhynchus pallipes</i> Crotch	Кр	П	Р	–	–	–	–	+	–
<i>C. languidus</i> Schze.	Кр	Пст	Р	–	К	–	–	–	–
<i>C. scytha</i> Korot.	Кр	Пст	С	–	–	–	К	–	+
<i>C. fabrilis</i> Fst.	Кр	Нст	Ст	К	К	К	+	К	К
<i>C. gottwaldi</i> Dieckm. et Smrecz.	Кр	Нст	Р	–	К	К	+	+	К
<i>C. piceolatus</i> Bris.	Кр	Пст	Р	–	–	–	–	+	–
<i>C. kipchak</i> Korot.	Кр	Нст	Р	–	–	–	+	+	К
<i>C. arnoldii</i> Korot.	Кр	Ст	Ст	–	–	К	К	К	К
<i>C. niyazii</i> Hoffm.	Кр	Пст	Р	–	–	–	+	К	К
<i>C. pulvinatus</i> Gyll.	Кр	П	Р	–	К	–	–	К	К
<i>Phrydiuchus topiarius</i> Germ.	Гб	П	П	–	–	–	+	–	–
<i>Prisistus bohemani</i> Colonnelli	?	Пст	Сст	–	К	–	К	К	+
<i>Thamiocolus nubeculosus</i> Gyll.	Гб	Нст	Ст	–	–	–	+	К	–
<i>T. uniformis</i> Gyll.	Гб	Нст	Ст	–	–	–	–	+	–
Общее число видов в биотопе				17	31	21	55	84	70
Число видов в укосах				15	29	19	35	63	58

Примечания. Трофические группы: М – многоядные виды, Д – детритофаги. Олигофаги и монофаги (\* – виды, встречающиеся преимущественно на растениях этого семейства): Кр – крестоцветные, Сл – сложноцветные, Бб – бобовые, Дер – дербенниковые, Тр – тростниковые, Мр – маревые, Пв – повилковые, Гв – гвоздичные, Нр – норичниковые, Гб – губоцветные. Ландшафтно-зональные группы: Пст – пустынно-степной, Ст – степной, Нст – неморально-степной, П – полизональный. Биотопические комплексы: С – солончаковый, Сст – солончаково-степной, Ст – степной, Лст – луго-степной, Л – луговой, П – экологически пластичный вид, заселяющий различные открытые станции, Р – рудеральный, О – околводный. Сборы из отдельных местообитаний: “К” – вид собран кошением сачком; “+” – вид собран другими методами учета; “–” – вид не отмечен; “?” – нет данных.

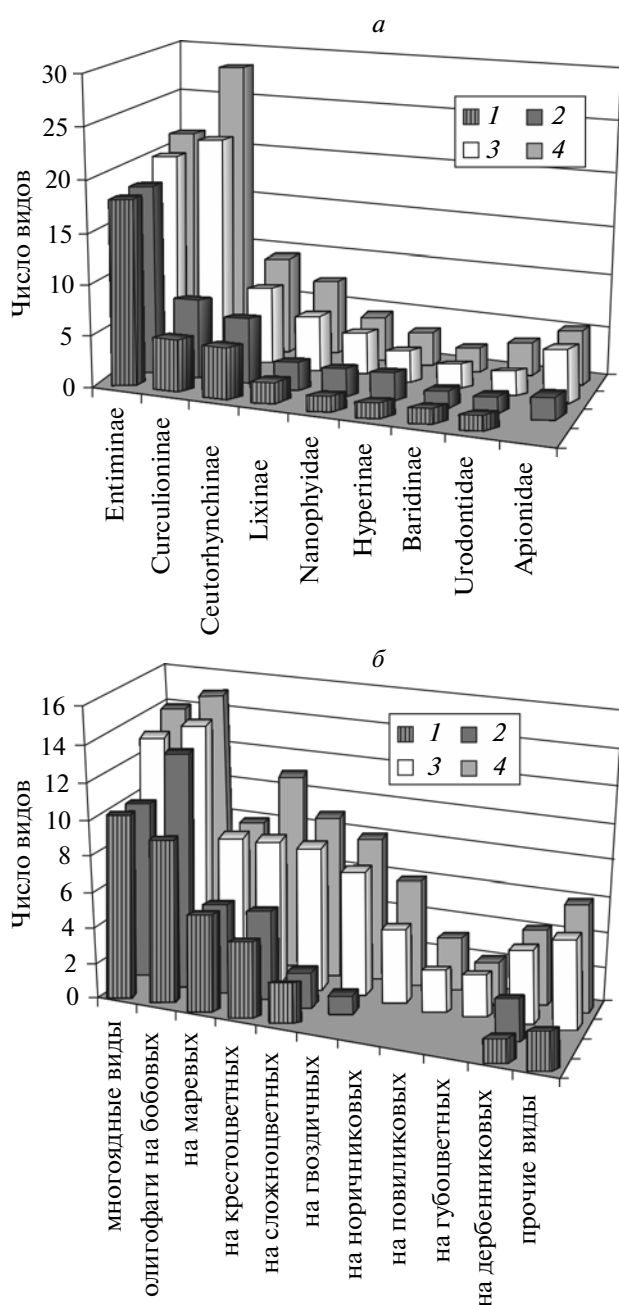
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Таксономический состав и видовое богатство

Фауны долгоносикообразных жуков зональных степей различных районов европейской части России насчитывают порядка 150–200 видов (Коротяев, 2000, 2004; Арзанов и др., 2004). К настоящему времени в окрестностях оз. Эльтон (включая территорию Джаныбекского стационара) отмечено 224 вида Curculionoidea (Макаров и др., 2009; Хрисанова, 2010). В собственно зональных местообитаниях полупустынь Северного Прикаспия собрано около 30 видов (Калужная, 1983). Близкое число (38 видов) отмечено в 1970-х гг. и в обследованных нами местообитаниях солонцового комплекса в окрестностях Джа-

ныбекского стационара (табл. 1). В 2000-х гг. число собранных видов возросло более чем в 2.5 раза (97 видов), что частично обусловлено как большим объемом сборов, так и использованием различных методов учета. Однако и при сравнении только материалов укосов сохраняется более чем двукратная разница (33 и 75 видов, соответственно). При этом в сборах 2000-х гг. большая часть видов (около 60) собрана уже в первой сотне укосов, т.е. в сравнимом с 1970 гг. объеме сборов.

Можно предположить, что значительное увеличение видового богатства долгоносиков во “влажную” фазу климата связано с увеличением численности видов, ранее малочисленных в зональных сообществах и встречавшихся в окрестностях стационара в наиболее мезофитных стаци-



**Рис. 1.** Таксономический состав (а) и участие представителей различных трофических групп (б) в фауне Curculionidae солонцового комплекса и местообитаний с естественной растительностью (включая падь) в целом: 1 – 1970-е гг. (солонцовый комплекс), 2 – 1970-е гг. (всего – солонцовый комплекс и падь), 3 – 2000-е гг. (солонцовый комплекс), 4 – 2000-е гг. (всего – солонцовый комплекс и падь).

ях. Некоторые из них в 1970-х гг. собраны только в лесных посадках или антропогенных местообитаниях (*Diplapion sareptanum*, *Otiorynchus ovatus*, *Smicronyx jungermanniae*, *Tychius breviusculus*, *T. meliloti*), другие (*Stenopteron tenue*, *Protapion filirostre*, *Dieckmanniellus nitidulus*, *Sibinia* sp. aff.

*planiuscula*, *Hypera transsilvanica*, *Ceutorhynchus arnoldii*) – на падинах (табл. 1).

Подавляющее большинство видов долгоносиков, отмеченных в солонцовом комплексе, по-видимому, здесь и развиваются. Однако в сборах присутствовали и явные мигранты (в основном представители семейства Nanophyidae), питающиеся на околородных растениях (*Lythrum* spp., *Peplis portula*), которых нет вблизи Джаныбекского стационара (Сухоруков, 2005).

В 1970-х гг. половину всех видов составляли короткохоботные долгоносики подсемейства Entiminae (рис. 1а), развивающиеся на корнях растений. По большей части это типичные степные виды с обширными ареалами. О преобладании короткохоботных долгоносиков в фаунах зональных местообитаний полупустынь Северного Прикаспия свидетельствуют и данные других исследователей, также проводивших сборы в “сухую” фазу климата (Арнольди и др., 1971; Калюжная, 1983).

В 2000-х гг. в фауне долгоносиков солонцового комплекса при сохранении практически прежнего уровня видового богатства Entiminae резко увеличилось число видов подсемейства Curculioninae. В 1970-х гг. это подсемейство было в основном представлено родом *Tychius* (4 вида из 5), а в 2000-х гг. – 22 видами из 8 родов. Кроме того, в 2000-х гг. на солонцовом комплексе были собраны жуки семейства Apionidae, ранее встречавшиеся только на падинах. В остальных таксонах число видов увеличилось не столь существенно (рис. 1а), хотя в некоторых родах (*Lixus*, *Hypera*) оно возросло заметно (табл. 1). В целом, количество родов в 2000-х гг. возросло более чем вдвое (с 20 до 45), так что отношение числа видов к числу родов практически не изменилось (1.7 и 1.67 соответственно).

Заметно изменилась и трофическая структура фауны долгоносиков (рис. 1б). В 1970-х гг. особенно разнообразны были многоядные виды (Entiminae), а среди специализированных форм преобладали долгоносики, связанные с растениями из семейств бобовых, маревых, крестоцветных и сложноцветных, что вполне типично для трофических спектров Curculionidae полупустынных ландшафтов (Арзанов, 1989). В 2000-х гг. число многоядных видов почти не изменилось, а специализированных – заметно выросло. На первое место вышли олигофаги бобовых за счет видов, которые в 1970-х гг. были отмечены лишь на падинах (табл. 1, рис. 1б). Разнообразие долгоносиков, питающихся на растениях остальных трех семейств (маревых, крестоцветных и сложноцветных), также существенно возросло. Это произошло за счет добавления долгоносиков из различных (3 и более) родов. Интересно, что “новые” для солонцового комплекса трофические группы, напротив, оказались представлены в основном видами одного рода (на норичниковых – преиму-

Таблица 2. Изменение обилия наиболее массовых видов Curculionoidea в населении травостоя в 1970-х и 2000-х гг.

Вид	Ландшафтно-зональная группа	Трофическая группа	Микроповышения		Западины	
			1970-е гг.	2000-е гг.	1970-е гг.	2000-е гг.
<i>Phacephorus argyrostomus</i>	Пст	Мр*	<b>3</b>	<b>3</b>	—	1
<i>P. nebulosus</i>	Пст	Мр*	<b>4</b>	2	<b>3</b>	—
<i>Ptochus porcellus</i>	Пст	Сл*	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	2
<i>Metadonus anceps</i>	Пст	Мр	<b>3</b>	2	2	1
<i>Euidosomus acuminatus</i>	Ст	М	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>4</b>
<i>Omiastrotus rotundatus</i>	Ст	М	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>4</b>
<i>O. verruca</i>	Ст	М	2	1	<b>4</b>	<b>3</b>
<i>Otiostichus velutinus</i>	Ст	М	2	2	<b>4</b>	<b>3</b>
<i>O. conspersus</i>	Ст	М	—	1	2	<b>3</b>
<i>Trachyploceus amplithorax</i>	Ст	Д	—	<b>3</b>	2	<b>3</b>
<i>Archaeophloeus inermis</i>	Ст	Д	—	2	—	<b>3</b>
<i>Phyllobius brevis</i>	Нст	М	—	<b>3</b>	—	<b>3</b>
<i>Tychius flavus</i>	Ст	Бб	—	1	2	<b>4</b>
<i>T. beckeri</i>	Ст	Бб	—	—	—	<b>4</b>
<i>T. aureolus</i>	Нст	Бб	—	2	1	<b>4</b>
<i>T. junceus</i>	Нст	Бб	—	—	—	<b>4</b>
<i>T. medicaginis</i>	Нст	Бб	—	—	1	<b>4</b>
<i>Sitona longulus</i>	Нст	Бб	—	1	2	<b>3</b>
<i>S. inops</i>	Нст	Бб	—	1	1	<b>3</b>
<i>Stenopteron tenuis</i>	П	Бб	—	—	—	<b>3</b>
<i>Sibinia hopfgarteni</i>	Нст	Гв	—	—	—	<b>3</b>
Всего экземпляров			392	364	1044	2544

Примечание. Обозначения ландшафтно-зональных и трофических групп как в табл. 1. Жирным шрифтом выделены доминанты и субдоминанты (с баллами 3–5 по шкале относительного обилия (Песенко, 1982)).

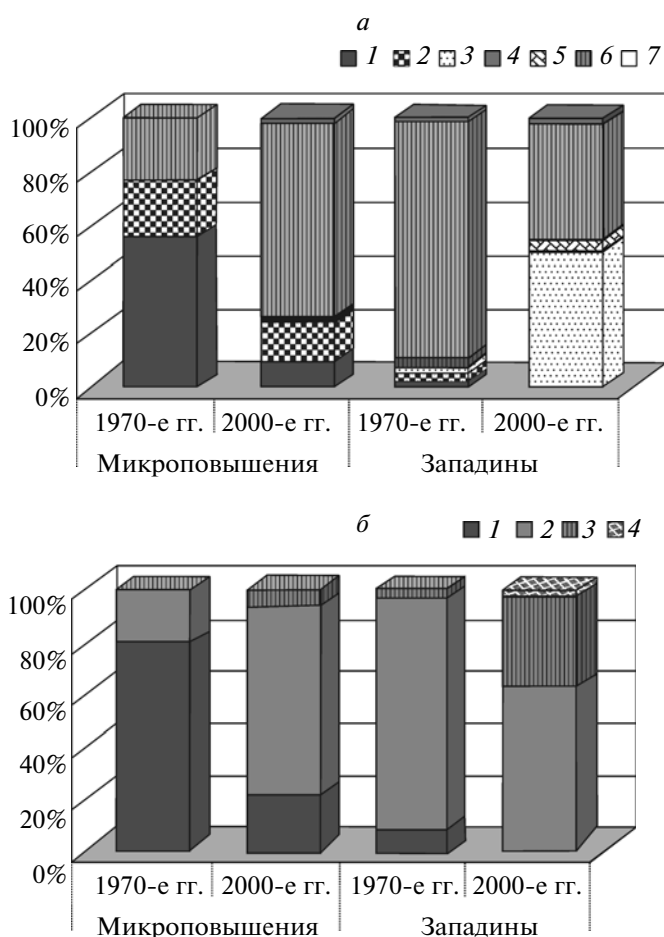
щественно родом *Rhinusa*, на гвоздичных — *Sibinia*, на повиликовых — *Smicronyx*).

### Структура населения

В 1970-х гг. в западинах в укусах отмечено в два раза больше видов, чем на микроповышениях (29 и 15 видов, соответственно). Структура доминирования в этих группировках была сходной (табл. 2). Выделялись один особо обильный вид (с баллом 5 по шкале относительного обилия) и 2 или 3 доминанта и субдоминанта (с баллами 4 и 3). В 2000-х гг. число видов, отмеченных в этих сообществах, возросло до 63 и 35, так что разрыв в видовом богатстве остался практически прежним. При этом в пустынных группировках сохранилась олигодоминантная структура, тогда как в западинах она приобрела полидоминантный облик (число доминантов и субдоминантов увеличилось почти втрое). Характерно, что все “новые” доминанты (за исключением *Archaeophloeus inermis*) ранее уже отмечались в окрестностях стационара. Многие из них в 1970-х гг. в небольшом оби-

лии встречались в степных ассоциациях западин, некоторые отмечались только в падинах (табл. 1).

В 1970-х гг. в состав доминантного комплекса входили очень обычные для полупустынных ландшафтов Калмыкии и Казахстана долгоносики (Арнольди, Юнатов, 1969; Калужная, 1983), представленные видами пустынно-степной и степной ландшафтно-зональных групп (по 4 вида). В 2000-х гг. обилие всех степных, а также одного пустынно-степного вида сохранилось на прежнем уровне (табл. 2), тогда как у остальных трех пустынно-степных видов (*Metadonus anceps*, *Phacephorus nebulosus*, *Ptochus porcellus*) оно заметно снизилось. Их суммарная доля в населении микроповышений упала с 75 до 11%, кроме того, эти виды почти перестали встречаться в западинах. Особенно резко снизилась численность у связанного с польнями *P. porcellus* (в 1970-х гг. на его долю приходилось около 60% от числа всех собранных жуков в травостое пустынных местообитаний, а в 2000-х гг. — всего 8%). Этот вид широко распространен в степной зоне в польных ассоциациях и обычно рассматривается как предста-



**Рис. 2.** Трофический (а) и ландшафтно-зональный (б) состав населения Curculionoidea в местообитаниях комплексной полупустыни в 1970-х и 2000-х гг.: а – 1 – сложноцветные, 2 – маревые, 3 – бобовые, 4 – крестоцветные, 5 – гвоздичные, 6 – многоядные виды, 7 – прочие виды. б – 1 – пустынно-степные, 2 – степные, 3 – неморально-степные, 4 – полизональные виды.

витель степного комплекса (Арзанов, 1989; Юнаков, 2003). Однако его распределение на зональном профиле в Центральном Казахстане (Арнольди, Юнатов, 1969) свидетельствует, что именно в полупустынных ландшафтах активность этого вида наиболее высока. Одной из особенностей пищевых связей представителей рода *Ptochus* Schoenherr является то, что в различных точках ареала зафиксировано их питание только на одном из нескольких произрастающих в этих районах видов полыней: в Дагестане – на *Artemisia marschalliana*, в Армении – на *A. fragrans* (Исмаилова, 2006). В окрестностях Джаныбекского стационара фоновые виды полыней – *Artemisia austriaca*, *A. lerchiana* и *A. pauciflora*. Особенно многочислен последний вид, доминирующий в пустынных ассоциациях микроповышений. В “сухую” фазу климата в пустынных группировках

на долю черной полыни приходилось 70–90% продуктивности, но уже в начальный период роста увлажнения (1986–1994 гг.) обилие этого вида существенно снизилось (Оловянникова, 2004), и еще более заметно упало в дальнейшем (Сапанов, Сиземская, 2010). В 2000-х гг. наблюдалось отчетливое угнетение черной полыни, что выражалось в низкорослости особей, отсутствии проростков, большом количестве отмерших экземпляров (Новикова и др., 2004, 2005), что, возможно, и послужило причиной уменьшения численности *P. porcellus*.

Большинство видов долгоносиков, обилие которых возросло во “влажную” фазу климата, относится к степной и неморально-степной ландшафтно-зональной группам. В их число вошли несколько политрофных видов подсемейства Entiminae – *Phyllobius brevis*, *Otiorhynchus conspersus*, *Trachyploeus amplithorax*, *Archaeophloeus inermis*, но особенно резко увеличилось обилие видов, связанных с бобовыми (табл. 2). Они относятся к различным таксонам (*Stenopteron tenuis*, *Sitona* spp., *Tychius* spp.), общим для них является питание на люцернах (*Medicago*). В “сухую” фазу эти виды были малочисленны; некоторые отмечались лишь в хорошо увлажненных палинах. Можно предположить, что резкое увеличение их численности связано с тем, что к началу 2000-х гг. существенно возросло (Новикова и др., 2005) обилие *Medicago romanica*, способной к быстрому наращиванию биомассы в годы с благоприятным режимом увлажнения (Оловянникова, 2004). У долгоносиков, питающихся на других растениях, столь резкого увеличения обилия не наблюдалось. Заметно возросла численность связанных с гвоздичными видов рода *Sibinia*, особенно *S. hopfgarteni*.

Происшедшие изменения отразились на экологической структуре населения, заметно усилил “степную” компоненту (рис. 2). Особенно заметны эти изменения в пустынных группировках, где увеличение обилия степных видов сопровождалось снижением обилия пустынно-степных. В результате этих изменений население долгоносиков микроповышений “влажной” фазы оказалось сходным с населением западин “сухой” фазы (рис. 2а, 2б). Изменения в 2000-х гг. структуры населения долгоносиков западин – результат не столько снижения обилия прежних, сколько добавления новых доминантов, трофически связанных с бобовыми (рис. 2а). Именно с ростом их обилия связано значительное увеличение в населении этого биотопа доли мезофильных (неморально-степных и полизональных) элементов (рис. 2б).



Таблица 3. Доля фоновых видов (в %) в весеннем и летнем населении Curculionoidea травостоя

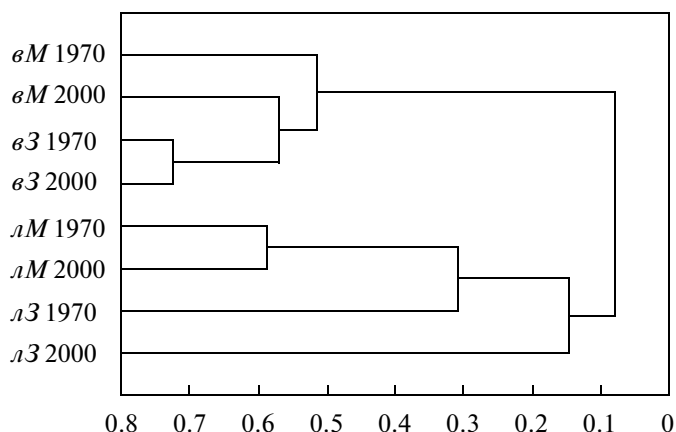
	Трофическая группа	Весна				Лето			
		1970-е гг.		2000-е гг.		1970-е гг.		2000-е гг.	
		Микро-повышения	Западины	Микро-повышения	Западины	Микро-повышения	Западины	Микро-повышения	Западины
<i>Omius verruca</i>	М	3.1	<b>8.5</b>	0.3	<b>9.3</b>	—	—	—	—
<i>O. rotundatus</i>	М	<b>10.2</b>	<b>23.5</b>	4.0	<b>21.7</b>	—	—	—	—
<i>Euidosomus acuminatus</i>	М	<b>40.2</b>	<b>51.9</b>	<b>63.7</b>	<b>39.5</b>	0.7	3.8	—	—
<i>Otiorhynchus velutinus</i>	М	5.5	<b>11.5</b>	2.0	2.1	0.4	4.7	—	0.1
<i>Phacephorus nebulosus</i>	Мр*	<b>30.7</b>	1.9	1.0	—	1.5	—	1.6	—
<i>P. argyrostomus</i>	Мр*	—	—	<b>7.0</b>	0.1	3.7	—	<b>12.5</b>	—
<i>Trachyphloeus amplithorax</i>	Д	—	0.1	3.7	<b>6.2</b>	—	4.7	—	0.8
<i>Archaeophloeus inermis</i>	Д	—	—	3.3	4.3	—	—	—	—
<i>Phyllobius brevis</i>	М	—	—	4.0	3.0	—	—	—	—
<i>Sibinia hopffgarteni</i>	Гв	—	—	—	4.4	—	—	—	—
<i>Otiorhynchus conspersus</i>	М	—	0.1	—	0.1	—	3.8	1.6	3.6
<i>Ptochus porcellus</i>	Сл*	0.8	0.4	—	—	<b>84.8</b>	<b>24.5</b>	<b>45.3</b>	0.4
<i>Metadonus anceps</i>	Мр	1.6	0.4	0.3	—	<b>6.3</b>	—	<b>6.3</b>	0.1
<i>Ceutorhynchus fabrilis</i>	Кр	—	—	—	0.2	0.4	3.8	—	—
<i>C. gottwaldi</i>	Кр	—	0.2	—	—	—	<b>12.3</b>	—	—
<i>Bruchela orientalis</i>	Кр	—	—	—	—	—	<b>8.5</b>	—	—
<i>Sitona callosus</i>	Бб	—	—	—	—	—	<b>10.4</b>	—	0.1
<i>S. longulus</i>	Бб	—	—	—	—	—	3.8	1.6	1.9
<i>S. inops</i>	Бб	—	—	—	2.5	—	2.8	1.6	3.1
<i>Tychius</i> spp.	Бб	—	0.1	0.3	0.6	—	<b>12.3</b>	<b>12.5</b>	<b>79.9</b>
<i>Stenoptera pumilio tenuis</i>	Бб	—	—	—	0.1	—	—	—	3.5
Всего видов		12	18	25	40	8	18	19	34
Всего экз.		127	938	301	1169	265	106	63	1375

Примечание. Обозначения трофических групп как в табл. 1. Включены виды с долей в населении более 2%. Жирным шрифтом выделены виды с долей в населении более 6%.

### Сезонная динамика

С изменениями доминантного комплекса связаны особенности сезонной динамики населения долгоносиков (табл. 3). В 1970-х гг. ("сухая" фаза климата) в весеннее время 88% жуков было собрано в степных группировках западин. Ядро населения в это время составляли многоядные степные виды подсемейства Entiminae с коротким периодом активности (*Euidosomus acuminatus*, *Otiorhynchus velutinus*, *Omius* spp.). На микроповы-

шениях эти виды встречались в меньшем количестве, в число доминантов входил также пустынно-степной *Phacephorus nebulosus*. В летнее время состав фоновых видов полностью изменился, а наибольшая численность (71% жуков) была отмечена в пустынных сообществах. Подобный характер сезонной динамики обусловлен особенностями вегетации растительности солонцового комплекса в "сухую" фазу климата (Каменецкая, 1952; Гордеева, 1959; Гордеева, Ларин, 1965). В западинах пик вегетации и цветения приходился на



**Рис. 3.** Дендрограмма сходства (индекс Чекановского–Сёренсена, форма Б, среднее присоединение) весеннего и летнего населения Curculionioidea в местобитаниях комплексной полупустыни в 1970-х и 2000-х гг.: *вМ*, *лМ* – микроповышения (весна и лето, соответственно), *вЗ*, *лЗ* – западины (весна и лето, соответственно).

весну и раннее лето (степное разнотравье), тогда как на микроповышениях – на середину лета и осень (черная полынь, прутняк, солянки). Соответственно, в летних группировках преобладали пустынно-степные виды, связанные с маревыми (*Phaeophorus* spp., *Metadonus anceps*) и полынями (*Ptochus porcellus*). Особенно многочислен был последний вид: в 1970-х гг. на его долю в пустынных группировках приходилось 85%, а в западинах – 25% населения. Степные, тяготеющие к западинам долгоносики в 1970-х гг. были заметно малочисленнее. Среди них преобладали олигофаги на бобовых (*Sitona* spp., *Tychius* spp.) и крестоцветных (*Bruchela orientalis*, *Ceutorhynchus* spp.). Их суммарная доля в населении составляла около 56%.

В 2000-х гг. состав доминантов весеннего населения долгоносиков был такой же, как и в 1970-х гг.: ядро составляли степные многоядные виды Entiminae, тяготеющие к группировкам западин (где было собрано 79% всех жуков). Гораздо заметнее во “влажную” фазу климата изменился облик летнего населения. Если в 1970-х гг. преобладали виды, тяготеющие к пустынным группировкам, то в 2000-х гг. абсолютное большинство жуков (96%) собрано именно в западинах. При этом сократилась численность долгоносиков, питающихся на крестоцветных, и, напротив, резко увеличилась у видов, связанных с люцерной. Для этого растения чрезвычайно благоприятным оказалось общее увеличение атмосферного увлажнения, а также повышение уровня грунтовых вод, при котором глубокая корневая система люцерны способна достигать уровня капиллярной каймы, находясь, таким образом, в зоне постоянного обеспечения влагой (Оловянникова, 2004). На

микроповышениях, напротив, численность жуков в 2000-х гг. оказалась крайне низкой (из-за резкого уменьшения обилия *Ptochus porcellus*). Как уже говорилось, можно предположить, что причиной этого явилось угнетение черной полыни – растения, успешно конкурирующего с другими массовыми видами лишь в засушливых условиях (Оловянникова, 2004). Ранее (в середине 1930-х гг.) уже отмечалось массовое отмирание черной полыни на микроповышениях (Швыряева, 1940, цит. по: Каменецкая, 1952), что также совпало с высоким уровнем грунтовых вод (Роде, 1963).

Особенности пространственно-временной, в том числе сезонной, дифференциации группировок долгоносиков иллюстрирует дендрограмма (рис. 3). На ней четко выделяются два кластера – “весенний” и “летний”. Внутри самих кластеров уровень сходства отдельных группировок хорошо отражает характер изменений, происшедших в населении долгоносиков “сухой” и “влажной” фаз климата. Обращает внимание более высокий уровень сходства весенних группировок, имеющих достаточно близкий состав доминантов. Уровень сходства летнего населения заметно ниже. Самые близкие позиции в этом кластере заняли группировки микроповышений, в которых, несмотря на резкое снижение численности, состав доминантов остался неизменным. Наиболее обособлена группировка западин 2000-х гг., что связано с появлением в ее составе новых доминантов из числа ранее малочисленных видов.

#### Основные направления преобразований группировок Curculionioidea под влиянием климатических изменений

Обобщая данные по изменениям населения долгоносиков “сухой” и “влажной” фаз климата, можно констатировать, что эти изменения тесно связаны с особенностями биологии фоновых видов – их трофическими связями и фенологией. Характерно, что наиболее прочные позиции в группировках солонцового комплекса сохранили несколько видов короткохоботных долгоносиков (*Otiorhynchus velutinus*, *Euidosomus acuminatus*, *Omius rotundatus*, *O. verruca*), имеющие обширные степные ареалы, на большей части которых они представлены партеногенетическими популяциями (Коротяев, Мелешко, 1995; Коротяев, 2000; Юнаков, 2003). Общими для этих видов являются также многоядность и достаточно короткий период активности имаго, приуроченный к весеннему сезону.

В условиях повышенного увлажнения (2000-е гг.) состав весенних группировок существенно не изменился: среди доминантов и в “сухую”, и во “влажную” фазы климата практически отсутствовали узкие олигофаги. В летнем населении они,

Таблица 4. Характеристика населения долгоносиков зональных местообитаний (по составу преобладающих видов)

Группировка	Таксономический состав (роды)	Ландшафтно-зональный состав	Трофический состав	Место развития личинок	Фенология
“Степная” весенняя	<i>Omius, Euidosomus, Otiorhynchus</i>	Степные	Многоядные виды	Почва	Виды с коротким периодом весенней активности имаго
“Пустынно-степная” летняя	<i>Ptochus, Phacephorus, Metadonus</i>	Пустынно-степные	Сложноцветные, маревые	Почва	Летние и длительно встречающиеся виды
“Степная” летняя	<i>Tychius, Sitona, Stenopteron</i>	Неморально-степные и степные	Бобовые	Стебли растений и почва	Поздневесенние и летние виды

напротив, преобладали и были связаны с массовыми и имеющими длительный период летней вегетации видами двудольных растений (*Artemisia, Medicago*). Именно у долгоносиков с летним периодом активности имаго наблюдались наиболее заметные флуктуации численности, явно связанные с изменением обилия фоновых видов кормовых растений.

Всего в районе исследования можно выделить три типа населения долгоносиков, различающихся по составу доминирующих таксонов и трофической структуре (табл. 4): один весенний (степной) и два летних — пустынно-степной и степной. Ядро весеннего населения образуют степные виды, тяготеющие к западинам. Их состав достаточно однороден в таксономическом и трофическом плане (многоядные Entiminae), а фоновые виды сохраняют устойчивые позиции в различные фазы климата. Состав летнего населения, напротив, заметно варьирует в различные по условиям увлажнения периоды. В “сухую” фазу в местообитаниях солонцового комплекса летом преобладают пустынно-степные виды из подсемейства Entiminae, связанные с активно вегетирующими растениями пустынных ассоциаций; степное население западин в это время весьма малочисленно. Во “влажную” фазу климата численность пустынно-степных видов летом существенно сокращается, а лидируют обитающие в западинах степные и неморально-степные виды. Резкое изменение облика летнего населения западин в 2000-х гг. связано с увеличением доли видов (особенно представителей рода *Tychius*), развивающихся в наземных частях растений. Поскольку доля подобных видов заметно сокращается в группировках полупустынных и пустынных ландшафтов (Коротяев, 2000), эти изменения также могут свидетельствовать о “мезофитизации” населения долгоносиков в этот период.

Отметим, что практически все виды, вошедшие в состав доминантов во “влажную” фазу климата, встречались в этих группировках и ранее. Подтверждением тому, что подобные изменения в структуре населения долгоносиков имеют циклический характер, служат материалы 2009 г. (56 укусов, собрано около 330 экз. жуков). Согласно данным, приведенным в работе Сапанова и Сиземской (2010), годы, последовавшие за весьма влажными сезонами 2003 и 2004 гг., характеризовались постепенным увеличением засушливости. Особенно резко это проявилось в летние сезоны 2008 и 2009 гг., отличавшиеся малым количеством осадков и скудной вегетацией. Несмотря на это, в весеннем населении долгоносиков 2009 г. почти все доминировавшие ранее виды (за исключением *Phyllobius brevis*) сохранили высокую численность. Численность летнего населения западин, напротив, заметно сократилась, и произошло это в основном именно за счет резкого снижения обилия видов, питающихся на люцерне. В начале 2000-х гг. их средняя численность в укусах составляла 61 экз./100 взм., а в 2009 — 3 экз./100 взм., тогда как в падинах эти цифры были гораздо выше (в среднем около 27 экз./100 взм.). Летнее население долгоносиков пустынных группировок в 2009 г. было малочисленным (черная полынь к этому времени практически исчезла из состава фоновых видов растений). То, что снижение численности в окрестностях Джаныбека основного доминанта летнего населения 1970-х гг. — *Ptochus porcellus* — связано, скорее всего, именно с состоянием кормового растения, а не с изменением климата региона, подтверждают материалы укусов из других районов Северного Прикаспия. В 2009 г. численность этого вида достигала 200 экз./100 взм., многократно превышая зарегистрированную в тот же период в окрестностях стационара (3–5 экз./100 взм.).

Таким образом, материалы 2009 г. хорошо согласуются с полученными ранее данными о постоянстве состава весеннего населения долгоносиков и заметных флуктуациях численности доминантов летнего населения. По-видимому, для заметного снижения численности видов, которые резко увеличили ее во “влажную” фазу климата, достаточно всего нескольких (а возможно и одного–двух) засушливых сезонов. Кроме того, эти материалы, также как и данные по биотопическому распределению видов в 1970-х гг., показывают, что в засушливых условиях основным местом обитания наиболее чувствительных к условиям увлажнения долгоносиков служат хорошо увлажненные падины.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплексный характер местообитаний солонцового комплекса (соседство участков с разной влагообеспеченностью, свойствами почв и структурой растительного покрова) позволяет сосуществовать долгоносикам различных экологических групп и определяет их высокое видовое разнообразие. При этом весеннее население состоит в основном из широко распространенных политрофных степных видов и сохраняет сходный набор доминантов как в засушливых, так и более мягких условиях. Напротив, в летнем населении состав фоновых видов заметно варьирует, что, возможно, связано с преобладанием видов с узкой пищевой специализацией (моно- и олигофагов). В “сухую” фазу изменений климата (1970-е гг.) летнее население в обоих типах сообществ в основном формируется за счет пустынно-степных видов. В фазу смягчения аридности (2000-е гг.) наблюдается ослабление их позиций и увеличение обилия более влаголюбивых элементов. Подобные преобразования хорошо согласуются с изменениями ценотической активности видов растений, с которыми эти жуки связаны.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны руководителям и сотрудникам Джаныбекского стационара Института лесоведения РАН за помощь в организации и проведении полевых работ, а также Б.Д. Абатурову за консультации по вопросам функционирования экосистем комплексной полупустыни и возможность ознакомиться с литературой, посвященной этой теме.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (08-04-00926а и 10-04-00539), Программы Президента РФ по поддержке ведущих научных школ и молодых ученых, а также программ Президиума РАН: “Происхождение и эволюция биосферы” и “Биоразнообразие: инвентаризация, функция, сохранение”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б.Д.*, 1985. Формирование микрорельефа и комплексного почвенного покрова в полупустыне северного Прикаспия как результат жизнедеятельности малого суслика // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука. С. 224–249. — 2010. Западный микрорельеф Прикаспийской низменности и механизмы его формирования // Аридные экосистемы. Т. 16. № 5 (45), спецвыпуск. С. 31–45.
- Арзанов Ю.Г.*, 1989. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Ростовской области и Калмыцкой АССР. Дис. ... канд. биол. наук. Ленинград, ЗИН РАН. 302 с. — 1990. Обзор фауны жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Ростовской обл. и Калмыцкой АССР // Энтомол. обозр. Т. 69. Вып. 2. С. 313–331. — 1990 а. Кормовые связи долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Ростовской области и Калмыцкой АССР // Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые. Мат. 10 съезда ВЭО. Л. С. 9–11.
- Арзанов Ю.Г., Хачиков Э.А., Брехов О.Г., Касаткин Д.Г., Набоженко М.В., Шохин И.В., Рудайков А.Г.*, 2004. Жесткокрылые // Флора, фауна и микобиота государственного музея-заповедника М.А. Шолохова. С. 105–153.
- Арнольди К.В., Перель Т.С., Шарова И.Х.*, 1971. Влияние искусственных лесных насаждений на почвенных беспозвоночных глинистой полупустыни // Животные искусственных лесных насаждений в глинистой полупустыне. М.: Наука. С. 134–154
- Арнольди Л.В., Юнатов А.А.* (Ред.) 1969. Биоконплексные исследования в Казахстане. Ч. 1. Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Л.: Наука. 496 с.
- Всеволодова-Перель Т.С.*, 2002. Население почвенных беспозвоночных мезофауны в комплексной полупустыне Прикаспия и его изменение при создании полелесозащитных полос // Зоол. журн. Т. 81. № 3. С. 298–305.
- Всеволодова-Перель Т.С., Колесников А.В.*, 2010. Количественная характеристика мезофауны почв солонцового комплекса полупустыни Северного Прикаспия // Почвоведение. № 11. С. 1381–1386.
- Гордеева Т.К.*, 1959. Динамика естественной растительности в полупустыне (на примере Джаныбекского стационара) // Ботан. журн. Т. 44. № 9. С. 1238–1248.
- Гордеева Т. К., Ларин И. В.*, 1965. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства (на примере Джаныбекского стационара). М.-Л.: Наука. 160 с.
- Доскач А.Г.*, 1979. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М.: Наука. 142 с.
- Динесман Л.Г.*, 1960. Изменение природы северо-запада Прикаспийской низменности. М.: Изд-во АН СССР. 160 с.
- Исаев А.Ю.*, 1994. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera: Arionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) Ульяновской области

- // Природа Ульяновской области. Вып. 4. Ульяновск. 77 с.
- Исмаилова М.Ш.*, 2006. Обзор долгоносиков рода *Rhynchus* Schoenh. (Coleoptera, Curculionidae) фауны Дагестана // Энтومол. обозр. Т. 85. Вып. 3. С. 602–617.
- Калюжная Н.С.*, 1983. Фауна и экология почвенных жесткокрылых (Carabidae, Tenebrionidae, Curculionidae) Северо-Западного Прикаспия. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград. 23 с.
- Каменецкая И.В.*, 1952. Естественная растительность Джаныбекского стационара // Труды комплексной научной экспедиции по вопросам ползащитного разведения. Т. 2. Вып. 3. Москва: Изд-во АН СССР. С. 101–162.
- Коротяев Б.А.*, 2000. О необычно высоком разнообразии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) в степных сообществах Северного Кавказа // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 2. С. 242–246. – 2004. Долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionoidea) Таманского полуострова // Экологические проблемы Таманского полуострова. Краснодар: Кубанский гос. ун-т. С. 41–44.
- Коротяев Б.А., Исмаилова М.Ш., Арзанов Ю.Г., Давидьян Г.Э., Прасолов В.Н.*, 1993. Весенняя фауна жуков-долгоносиков (Coleoptera: Arionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) низменного и предгорного Дагестана // Энтومол. обозр. Т. 72. Вып. 4. С. 836–865.
- Коротяев Б.А., Мелешко Ж.Е.*, 1995. Особенности распространения партеногенетических долгоносиков на примере *Polydrusus inustus* Germ. и *P. pilifer* Hochh. (Coleoptera, Curculionidae) // Фауна и систематика. Труды Зоол. муз. Бел. ун-та. Мн.: Наука і тэхніка. Вып. 1. С. 213–227.
- Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А.*, 2005. Динамика населения позвоночных животных Заволжской пустыни. М.: Наука. 252 с.
- Макаров К.В., Маталин А.В., Комаров Е.В.*, 2009. Фауна жесткокрылых (Coleoptera) окрестностей оз. Эльтон // Животные глинистой полупустыни Заволжья. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 95–134.
- Медведев С.И.*, 1954. Особенности распространения некоторых экологических форм насекомых в различных ландшафтно-географических зонах Украины // Зоол. журн. Т. 33. № 6. С. 1245–1263.
- Новикова Н.М., Волкова Н.А., Хитров Н.Б.*, 2004. Растительность солонцового комплекса заповедного степного участка в Северном Прикаспии // Аридные экосистемы. Т. 10. № 22–23. С. 9–18. – 2005. Изменение ботанического разнообразия компонентов солонцового комплекса на Джаныбекском стационаре по данным наблюдений 1950-х и 2000-х гг. // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее, будущее. Материалы Межд. совещ., посвящ. 10-летию Саратовского филиала ИПЭЭ РАН (ред. Д.С. Павлов). Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. С. 91–93.
- Оловянникова И.Н.*, 2004. Динамика продуктивности растительного покрова в Заволжской глинистой полупустыне // Ботан. журн. Т. 89. № 7. С. 1122–1137.
- Песенко Ю.А.*, 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 286 с.
- Роде А.А.*, 1959. Климатические условия района Джаныбекского стационара // Сообщения Лаборатории лесоведения АН СССР. Вып. 1. М.: Изд-во АН СССР. С. 3–40. – 1963. Водный режим и баланс целинных почв полупустынного комплекса // Водный режим почв полупустыни. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–83.
- Роде А.А., Польский М.Н.*, 1961. Почвы Джаныбекского стационара, их морфологическое строение, механический и химический состав и физические свойства // Почвы полупустыни северо-западного Прикаспия и их мелиорация. М.: Изд-во АН СССР. С. 3–294.
- Сапанов М.К.*, 2007. Синхронность изменения уровней Каспийского моря и грунтовых вод в Северном Прикаспии во второй половине XX в. // Известия РАН. Серия географическая. № 5. С. 1–6.
- Сапанов М.К., Сиземская М.Л.*, 2010. Климатогенные изменения травянистой растительности на солончаковых солонцах Северного Прикаспия // Поволжский экологический журнал. № 2. С. 185–194.
- Сафронова И.Н.*, 2002. Использование эколого-фитоценологической классификации пустынь и степей при создании “Карты растительности Европы”, М 1 : 2500000 // Аридные экосистемы. Т. 8. № 16. С. 28–39.
- Сухоруков А.П.*, 2005. Конспект видов сосудистых растений Джаныбекского биологического стационара и его окрестностей. М.: “МАКС Пресс”. 34 с.
- Хрисанова М.А.*, 2010. Дополнения к фауне жуков долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea) оз. Эльтон и прилегающей территории // Аридные экосистемы. Т. 16. № 5 (45), спецвыпуск. С. 141–150.
- Чернов Ю.И., Руденская Л.В.*, 1970. Об использовании энтомологического кошеника как метода количественного учета членистоногих – обитателей травяного покрова // Зоол. журн. Т. 49. № 1. С. 137–144. – 1975. Комплекс членистоногих – обитателей травостоя как ярус животного населения // Зоол. журн. Т. 54. № 6. С. 884–894.
- Швыряева А.М.*, 1940. Основные закономерности распределения и развития растительного покрова комплексной полупустыни. Дис. ... канд. биол. наук. Бот. ин-т МГУ.
- Юнаков Н.Н.*, 2003. Жуки-долгоносики подсемейства Entiminae (Coleoptera, Curculionidae) Украины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. С.-Петербург: ЗИН РАН. 26 с.

## BEETLES OF THE SUPERFAMILY CURCULIONOIDEA (COLEOPTERA) IN COMPLEX SEMI-DESERT IN RELATION TO CLIMATE CHANGE IN THE NORTHERN CASPIAN REGION

© 2011 г. О. А. Khruleva<sup>1</sup>, Yu. I. Chernov<sup>2</sup>, В. А. Korotyayev<sup>1</sup>, Т. V. Piterkina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia  
e-mail: lsd@mail.ru

<sup>2</sup>Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia  
e-mail: korotyay@rambler.ru

In desert and steppe habitats of complex northern Caspian semi-desert, more than twofold differences in the number of species of the superfamily Curculionoidea dwelling in herbage (33 and 75 species, respectively) were found in the years of the “dry” (1972–1974) and “humid” (2003–2005) phases of climate change. The population numbers have changed in the majority of the species. Polyphagous steppe weevils of the subfamily Entiminae (*Otiorhynchus velutinus*, *Euidosomus acuminatus*, *Omius verruca*, *O. rotundatus*) with spring activity of adults have retained their positions in the community least varied. These species were the main dominants of the spring communities both in the 1970s and 2000s. Nearly all of the weevils that changed their numbers since the 1970s belong to specialized herbivores with the maximum adult activity in summer. In the more humid 2000s, the abundance of some desert-steppe weevils dominating the desert communities (*Phaeophorus nebulosus*, *Metadonus anceps* and, particularly, *Ptochus porcellus*) dropped drastically. The largest part of the weevils that increased their numbers most strongly (*Phyllobius brevis*, *Trachyphloeus amplithorax*, *Archaeophloeus inermis*, *Stenoptera pion tenue*, *Sitona inops*, *S. longulus*, *Tychius* spp.) are associated with *Medicago romanica*, the plant that considerably raised its population density in the microdepressions during the “humid” phase. The data show an evident reduction of the most xerophilic (desert-steppe) components of the weevil fauna and an increase of the proportion of mesophilic species. These changes seem to show a cyclic pattern.