

УДК 595.768 (470.4/5)

**КОНСОРТИВНЫЕ СВЯЗИ ЖУКОВ-ФИТОФАГОВ
(COLEOPTERA: CHRYSOMELOIDEA, CURCULIONOIDEA)
С РАСТЕНИЯМИ НА ВОСТОКЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ**

© С. В. Дедюхин

Удмуртский государственный университет
ул. Университетская, 1/1, Ижевск, 426034, Россия
E-mail: Ded@udsu.ru; Olga_Dedyukhina@mail.ru
Поступила 10.03.2016

Описаны комплексы растительноядных жесткокрылых из надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea, связанные с рядом древесных, кустарниковых и травянистых растений в пределах востока Русской равнины, обсуждаются их особенности и закономерности формирования. Установлено, что в консорциях большинства древесных растений (включающих до 70 видов жуков-фитофагов) преобладают полифаги, в консорциях трав (содержащих до 30 видов жуков), напротив, как правило, большую долю составляют трофически специализированные формы. Консорции видов (или групп морфологически близких видов) растений в крупных и экологически разнообразных родах (*Salix*, *Artemisia*, *Centaurea*, *Astragalus*, *Rorippa*, *Sisymbrium*, *Alyssum*) характеризуются значительным своеобразием, которое может проявляться не только в наличии региональных монофагов, но и в специфическом составе олигофагов, а иногда и стенотопных полифагов. На ряде примеров показано, что состав консорций отдельных видов растений в пределах региона непостоянен и наиболее богат в оптимальных для растений зональных и ландшафтно-биотопических условиях. На границах ареалов растений (как древесных, так и травянистых), а также в нетипичных для растений биотопах связанные с ними комплексы жуков-фитофагов обычно существенно обеднены. От лесостепи до южной тайги происходит резкое обеднение консорций дуба, вяза, полыней и астрагалов; напротив, от подтайги до южной лесостепи наблюдается некоторое снижение разнообразия жуков на ивах.

Ключевые слова: жуки-фитофаги, Chrysomeloidea, Curculionoidea, восток Русской равнины, консорции, кормовые растения.

Изучение распределения разнообразия растительноядных насекомых по таксонам кормовых растений составляет важную часть региональных эколого-фаунистических работ и включает как минимум два аспекта. Первый предполагает составление списка растений с перечнем насекомых, трофически связанных с ними (выявление фауны фитофагов определенных таксонов растений на уровне семейств, родов и видов), и его многосторонний анализ (Емельянов, 1967). Второй аспект — изучение состава консорций и их пространственной дифференциации на региональном и ландшафтно-биотопическом уровнях.

Если распределение трофически специализированных форм жуков местной фауны по семействам и родам растений можно считать выявленным с высокой степенью полноты, то распределение консорций по видам растений в пределах родов (особенно крупных и экологически разнообразных) изуче-

но явно недостаточно. Это связано с тем, что энтомологи как при сборе материала, так и в публикациях часто обобщают данные по кормовым растениям до уровня рода. Поэтому одной из главных задач в настоящее время выступает оценка специфичности видовых консорциев жуков-фитофагов (особенно в богатых видами родах растений). Кроме того, очень мало работ, в которых в сравнительном плане рассматривались бы региональные консорциевы на примере разных групп растений. Остается актуальной и задача детального изучения пространственной дифференциации группировок жуков-фитофагов, связанных с разными родами и видами растений.

Ранее нами проведены анализ трофической специализации долгоносикобразных жуков (на примере фауны Вятско-Камского междуречья) (Дедюхин, 2013) и комплексная характеристика трофических связей растительной жесткокрылой фауны востока Русской равнины (Дедюхин, 2016). Цель данной статьи — впервые описать региональные комплексы жуков-фитофагов, складывающиеся на разных видах из некоторых родов древесных и травянистых растений, с установлением степени их специфичности и пространственной дифференциации в пределах территории исследований.

ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Восток Русской равнины (далее ВРР) включает обширную территорию от 53 до 60° с. ш. и от 48 до 57° в. д., которая включает Приволжскую возвышенность, Низменное и Высокое Заволжье, Вятско-Камское междуречье, Среднее и отчасти Южное Предуралье. В широтном плане сюда входит региональный отрезок бореального экотона от юга подзоны средней тайги до подзоны южной лесостепи включительно.

В основу статьи положен материал, собранный автором в течение многолетних (1990—2015 гг.) исследований жуков-фитофагов,¹ проведенных во всех подзонах и ландшафтных провинциях ВРР. Учтены также данные о распределении по кормовым растениям на этой территории, содержащиеся в публикациях других авторов (Исаев, 1994, 2000, 2005, 2007; Исаев, Зотов, 2003; Дмитриева, 2005). Изучение консорциев жуков-фитофагов проводилось дифференцированно на уровне конкретных видов (или групп близких видов) растений во всех биотопах, в которых они произрастают, и на разных стадиях развития. При полевых работах применялся комплекс методов изучения насекомых-фитофагов, основными из которых были сборы жуков с кормовых растений (путем стряхивания жуков в сачок с растений определенного вида, ручного сбора с поверхности растений, окашивания крон деревьев и кустарников, раскопок в основании растений), регистрация фактов питания жуков и личинок, а также собирались части растений (корни, стебли, плоды), содержащие личинок или куколок, с последующим выведением имаго в лабораторных условиях. В необходимых случаях для уточнения и проверки трофических связей видов ставились лабораторные эксперименты в садках. При этом единичные находки жуков на растениях, факты пробного или дополнительного питания не учитывались, а полученные данные сопоставлялись с литературными сведениями по известным кормовым растениям видов.

¹ В работе обобщены данные по жукам-фитофагам из надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea. Из анализа исключались виды из этих групп, развивающиеся преимущественно или исключительно в мертвых тканях древесных растений (Cerambycidae, Anthribinae, Cossoninae и некоторые др.). Не рассматриваются также Scolytidae, но включены ксилофильные формы долгоносиков (*Magdalis* Germ., *Pissodes* Germ., *Hyllobius* Germ.), развивающиеся в живых ветках и отчасти под корой деревьев, а на стадии имаго питающиеся живыми тканями растений, а также усачи, связанные с травами или небольшими кустарниками.

Растения определялись автором по современным руководствам (Алексеев и др., 1989; Губанов и др., 1995; Рябинина, Князев, 2000) и интернет-сайту Плантариум: открытый иллюстрированный атлас сосудистых растений России и сопредельных стран (2016). В необходимых случаях определение растений проведено А. Н. Пузыревым (кафедра ботаники и экологии растений Удмуртского государственного университета, Ижевск).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Консорции растительноядных жуков, связанные с древесными растениями

К особенностям консорций древесных растений относятся, как правило, высокое видовое богатство и повышенная доля многоядных форм (табл. 1, 2). При этом в составе консорций большинства древесных растений местной флоры есть и специализированные (на уровне родов или видов) виды жесткокрылых. Наиболее богатые видовые консорции складываются на крупных деревьях: дубе (*Quercus robur* L.) (эдификаторе зональных лесов лесостепи) и на двух близких видах берез (*Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh.) (по 68 видов), а также на осине (*Populus tremula* L.) (54 вида). На небольших деревьях и древовидных кустарниках (2 вида ольхи, некоторые ивы) отмечено от 40 до 50 видов, а на растениях, обычно входящих в состав подлеска (лещине, черемухе, рябине), — от 20 до 32 видов.

Обращает на себя внимание малое число жуков-фитофагов на клене платановидном (*Acer platanoides* L.) (1 очень редкий, специализированный на кленах неморальный вид *Bradybatus kellneri* Vach, 1854 и отдельные многоядные формы), липе (*Tilia cordata* Mill.) (несколько полифагов) и особенно на калине (*Viburnum opulus* L.) [1 специализированный вид листоеда — *Pyr-rhalla viburni* (Paykull, 1799) — при отсутствии полифагов]. Очень мало полифагов на голосеменных, из которых более или менее регулярно встречаются лишь *Polydrusus pilosus* Gredler, 1866, *Strophosoma capitatum* (DeGeer,

Таблица 1

Число видов жуков-фитофагов на некоторых видах древесных и кустарниковых растений на востоке Русской равнины

Вид растений	Всего	Монофаги	Узкие олигофаги	Широкие олигофаги	Полифаги
<i>Quercus robur</i> L.	68	16	—	4	48
<i>Ulmus glabra</i> Huds., <i>U. laevis</i> Pall.	17	—	6	—	11
<i>Betula pendula</i> Roth, <i>B. pubescens</i> Ehrh.	68	4	8	15	41
<i>Alnus incana</i> (L.) Moench, <i>A. glutinosa</i> (L.) Gaertn.	42	2	6	4	30
<i>Corylus avellana</i> L.	32	3	—	6	23
<i>Populus tremula</i> L.	54	6	12	16	20
<i>P. nigra</i> L.	40	2	10	17	11
<i>Acer platanoides</i> L.	6	1	—	—	5
<i>Tilia cordata</i> Mill.	8	—	—	—	8
<i>Padus avium</i> Mill.	24	1	2	11	10
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	18	—	2	7	10
<i>Amygdalus nana</i> L.	15	1	1	7	6

Число видов жуков-фитофагов фауны востока Русской равнины, связанных с разными видами ив

Виды рода <i>Salix</i>	Растительноядные жуки			
	Всего	Узкие олигофаги	Широкие олигофаги	Полифаги
<i>S. alba</i> L.	40	16	15	9
<i>S. acutifolia</i> Willd.	43	16	17	10
<i>S. viminalis</i> L.	50	21	13	16
<i>S. pentandra</i> L.	40	16	11	13
<i>S. triandra</i> L.	42	18	15	9
<i>S. rosmarinifolia</i> L.	18	6	8	4
<i>S. lapporum</i> L.	11	5	4	2
<i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	33	11	14	8
<i>S. caprea</i> L.	45	15	15	15
<i>S. dasyclados</i> Wimm.	31	10	12	9
<i>S. cinerea</i> L.	30	12	8	10
<i>S. aurita</i> L.	25	12	10	3
<i>S. myrtilloides</i> L.	2	—	2	—
Всего	102	32	38	32

1775) и *Otiorhynchus ovatus* (Linnaeus, 1758).² Правда, на хвойных присутствует довольно обширная группа трофически специализированных форм (всего 25 видов). Из них на сосне развивается 21 вид (14 региональных монофагов); на ели — 13 (2 монофага); пихте — 5 видов (1 монофаг), на лиственнице могут проходить питание 8 видов (все живут и на других хвойных). При этом среди жуков лишь 1 вид [*Brachonyx pineti* (Paykull, 1792)] проходит развитие в хвоинках. Хвоей питаются также имаго 3 видов листоедов [*Cryptocephalus pini* (Linnaeus, 1758), *C. quadripustulatus* Gyllenhal, 1813, *Calomicrus pinicola* (Duftschmid, 1825)], имеющих почвенных личинок. В генеративных органах (женских или мужских стробилах) развиваются *Cimberis attelaboides* (Fabricius, 1787), *Pissodes validirostris* (C. R. Sahlberg, 1834), *Anthonomus phyllocola* (Herbst, 1795) и *A. pinivorax* Silfverberg, 1977.

Ниже подробнее рассмотрим некоторые консорции, складывающиеся на конкретных видах деревьев и кустарников.

Консорции дуба (*Quercus robur* L.). Дуб черешчатый обеспечивает питанием наиболее обширную и специфичную группировку жуков-фитофагов. Из 68 видов жуков, регулярно проходящих питание или развитие на нем (без учета ксилофильных форм), 16 истинных или преимущественных монофагов дуба развиваются на поверхности или внутри листьев [*Attelabus nitens* (Scopoli, 1763), *Coeliodes rana* (Fabricius, 1787), *C. trifasciatus* Bach, 1854, *C. transversealbofasciatus* (Goeze, 1777), *Orchestes pilosus* (Fabricius, 1781), *O. quercus* (Linnaeus, 1758), *O. hortorum* (Fabricius, 1792), *O. sparsus* (Fähræus, 1843), *O. subfasciatus* Gyllenhal, 1835], в тоненьких веточках [*Magdalis exarata* (Brisout de Barneville, 1862) и *M. cerasi* (Linnaeus, 1758)], в желудях [*Curculio venosus* (Gravenhorst, 1807), *C. pellitus* (Boheman, 1843), *C. glandium* Marsham, 1802], а также в галлах орехотворок [*Archarius pyrrhoceras* (Marsham, 1802) и *Curculio villosus* Fabricius, 1781]. Кроме того, повсемест-

² Кроме того, имаго *Otiorhynchus scopularis* Hochhuth, 1847 отмечены на пылящих мужских стробилах сосны, а жуки *Altica oleracea* (Linnaeus, 1758) неоднократно были в большом количестве собраны осенью на молодых деревьях *Pinus silvestris*.

но, а местами в большом количестве на дубе живет блошка *Altica quercetorum* Foudras, 1860 (гораздо реже встречающаяся на ивах), а в лесостепи на молодых дубах нередок *Pachybrachis tessellatus* (Olivier, 1791) [на лесостепных склонах повреждает также жёстер (*Rhamnus cathartica* L.)]. Дуб как резервное кормовое растение могут использовать и некоторые виды, преимущественно обитающие на других растениях. В качестве характерных примеров отметим *Teretriorhynchites pubescens* (Fabricius, 1775) (основное кормовое растение в регионе — *Thalictrum* spp.), а также *Curculio nucum* Linnaeus, 1758, способного развиваться в желудях (особенно при отсутствии лецины — основного кормового растения этого долгоносика).

Из многочисленных многоядных форм на дубе регулярно питаются *Cryptocephalus schaefferi* Schrank, 1789, *C. octomaculatus* Rossi, 1790, *C. cordiger* (Linnaeus, 1758), *C. frontalis* Marsham, 1802, *C. querceti* Suffrian, 1848, *C. labiatus* (Linnaeus, 1761), *Pachybrachis tessellatus* (Olivier, 1791), *Luperus flavipes* (Linnaeus, 1758), *Otiorhynchus scopularis* Hochhuth, 1847, *O. fullo* (Schrank, 1781), *O. pilosus* Gyllenhal, 1834, *Phyllobius pyri* (Linnaeus, 1758), *Polydrusus pterygomalis* Boheman, 1840, *P. flavipes* (DeGeer, 1775), *P. picus* (Fabricius, 1792).

Консорция жуков на дубе наиболее полно представлена в лесостепи Приволжской возвышенности, где отмечены все 16 монофагов, из них 4 известны на восток только до Волги [*Curculio pellitus* (Boheman, 1843), *Coeliodes rana* (Fabricius, 1787), *Orchestes pilosus* (Fabricius, 1781), *Magdalis exarata* (Brisout de Barneville, 1862)]. В южной подзоне подтайги зарегистрировано 10 специализированных видов, из них до северного предела распространения островных дубрав на границе с южной тайгой, вероятно, доходят лишь 2 или 3 (*Altica quercetorum* Foudras, 1860, *Curculio glandium* Marsham, 1802 и, возможно, *Archarius pyrrhoceras* (Marsham, 1802)]. Данная тенденция, хотя и в меньшей степени, выражена и у многоядных форм. Только в лесостепи встречаются *Labidostomis humeralis* (Schneider, 1792), *Cryptocephalus schaefferi*, *C. octopunctatus* (Scopoli, 1763), *Pachybrachis tessellatus*, *Polydrusus picus*, *Otiorhynchus fullo*, *O. pilosus*. В результате на юге подтайги видовое разнообразие консорции дуба снижается в полтора раза (45 видов) по сравнению с ее составом в лесостепи, а на северном пределе распространения дуба (пойменные дубравы в долине р. Вятка на границе между подтайгой и южной тайгой) остается лишь чуть более 1/3 видов (25).

Консорции березовых (Betulaceae). Всего на видах сем. Betulaceae отмечено 93 вида жуков, из них почти 70 видов трофически связаны с *Betula* L., а 12 являются преимущественными монофагами или узкими олигофагами берез [*Cryptocephalus parvulus* Müller, 1776, *Altica aenescens* Weise, 1888, *Deporaus betulae* (Linnaeus, 1758), *Betulapion simile* (Kirby, 1811), *Magdalis carbonaria* (Linnaeus, 1758), *Coeliodinus nigratarsis* (Hartmann, 1895), *C. rubicundus* (Herbst, 1795), *Curculio rubidus* (Gyllenhal, 1836), *Orchestes jota* (Fabricius, 1887), *O. rusci* (Herbst, 1795), *O. calceatus* (Germar, 1821), *Anoplus plantaris* (Naezen, 1794)]. При этом из 4 видов рода *Betula*, представленных в местной флоре, богатые и очень сходные консорции формируются лишь на *B. pendula* и *B. pubescens*. Из специализированных видов в основном на березе пушистой, предпочитающей заболоченные местообитания, встречаются *Altica aenescens* и *Coeliodinus nigratarsis* (последний очень редок). Напротив, только на березе повислой собраны редкие *Curculio rubidus* и *Anoplus plantaris*.

Группировки, складывающиеся на кустарниковых березах (*B. humilis* Schrank и *B. nana* L.), которые на ВРП произрастают исключительно на болотах, включают не более 15 видов жуков и не содержат специфичных для этих берез видов. На всех местных видах берез повсеместно обычны *Betulapion simile* и «березовая» биологическая форма *Lochmaea caprea*. Кошением по зарослям *Betula nana* в небольшом числе собраны также жуки *Orchestes*

jota. По литературным данным (Colonnelli, 2004), на карликовой березке может развиваться и *Coelioidinus rubicundus*. На *B. humilis* собраны также *Zeugophora subspinoso* (Fabricius, 1781) и *Caenorhinus mannerheimi* (Hummel, 1823) (не специфичные для берез).

Консорции двух видов ольхи (*Alnus incana* и *A. glutinosa*) (в сумме 42 вида) включают 6 узкоспециализированных видов жуков. Из них 3 массовых [*Agelastica alni* (Linnaeus, 1758), *Plagiosterna aenea* (Linnaeus, 1758), *Orchestes testaceus* (Müller, 1776)] и 3 очень редких — *Luperus viridipennis* Germar, 1824, *Curculio betulae* (Stephens, 1831) и *Anoplus roboris* Suffrian, 1840 (последние два собраны только на *Alnus glutinosa*). Для ольхи характерны также *Smaragdina flavicollis* (Charpentier, 1825) и *Polydrusus fulvicornis* (Fabricius, 1792), но они местами встречаются и на березах.

Довольно своеобразная консорция сформировалась на лещине (*Corylus avellana*) (31 вид). К специфичным для нее видам относятся *Altica brevicollis* Foudras, 1860, *Curculio nucum* Linnaeus, 1758 (местами в небольшом количестве встречается также на дубе) и *Phyllobius virideaeris* (Laicharting, 1781) (последний вид известен только в лесостепи). Очень характерны также *Cryptocephalus coryli* (Linnaeus, 1758) и *Apoderus coryli* (Linnaeus, 1758) (реже встречающиеся и на других березовых).

Консорции вязов (*Ulmus* L.). Группировки жуков на *Ulmus glabra* и *U. laevis* при сравнительно невысоком видовом богатстве включают значительное число специализированных форм. Только на вязах обитают *Galerucella luteola* (Müller, 1766) (местами в массе), *Euluperus xanthopoda* (Schrank, 1781), *Magdalis armigera* (Geoffroy, 1785), *Orchestes betuleti* (Panzer, 1795) и *O. alni* (Linnaeus, 1758). Однако данная консорция в пределах региона неоднородна и претерпевает изменения, сходные с таковыми в консорции дуба. В полном составе она представлена только в южной лесостепи Приволжья; в подтайге остаются лишь два специализированных вида *Galerucella luteola* (Шернин, 1974) и *Magdalis armigera*, а до южной тайги из них доходит, вероятно, лишь последний. Сравнительная бедность консорций вязов полифагами (для вязов не характерны скрытоглавы, немногочисленны короткохоботные долгоносики), возможно, связана с наличием у листьев этих деревьев жесткого опушения.

Консорции ивовых (*Salicaceae*). На растениях сем. *Salicaceae*, представленного на востоке Русской равнины двумя родами (*Salix* L. и *Populus* L.), зарегистрировано 136 видов растительноядных жуков, из них половина (68) развивается только на ивовых (Дедюхин, 2016).

На тополях (*Populus tremula*, *P. nigra* и *P. alba* L.) в пределах ВРР в общей сложности отмечено 66 видов растительноядных жуков. Самая крупная группировка связана с осинной (54 вида). Обращает на себя внимание большое число на ней специализированных форм (19 видов), в том числе преимущественных монофагов [*Tachyerges rufitarsis* (Germar, 1821), *Dorytomus tremulae* (Fabricius, 1787) (в лесостепи) (Исаев, 1994, 2007), *D. tortrix* (Linnaeus, 1761), *Rutidosoma globulus* (Herbst, 1795)]. На осоколе зарегистрировано 40 видов, из них преимущественно на нем обитают лишь два вида рода *Dorytomus* Germ. [*D. longimanus* (Förster, 1771) и *D. ictor* (Herbst, 1795)]. Кроме того, для него очень характерна блошка *Crepidodera nitidula* (Linnaeus, 1758), изредка встречающаяся на других тополях и некоторых видах ив. Группировки жуков на *Populus alba* нами изучены недостаточно. По литературным данным (Арнольди и др., 1965; Исаев, 2007), преимущественно с белым тополем связан *Dorytomus nebulosus* (Gyllenhal, 1836), но нами единственный экземпляр собран со старого куста *Salix acutifolia* (при этом северная граница ареала *Populus alba* проходит примерно на 100 км южнее места этой находки). В Кировской обл. этот вид обнаружен в населенном пункте на тополе бальзамическом (*Populus balsamifera* L.) (Юферев, 2001).

Ивы (*Salix*) — одни из наиболее потребляемых жесткокрылыми растений (102 вида), однако подробный анализ распределения жуков-фитофагов по разным видам ив ранее не проводился. Анализ консорциев 12 обычных в подтаежной и на севере лесостепной зон ВРР показал существенные отличия их по видовому составу жуков-фитофагов (табл. 2). Даже на наиболее заселяемых ивах зарегистрировано менее половины видов (от 11 до 50), отмеченных в регионе на этом роде растений, и лишь 16 видов жуков питаются на всех или на абсолютном большинстве ив. Подчеркнем, что настоящие монофаги на каком-либо виде ив отсутствуют, но очень высока доля узких (значительная часть из них отдает предпочтение группам из нескольких видов ив) и широких (питающихся также на видах рода *Populus*) олигофагов. Полифаги в сравнении с консорциями берез или дуба представлены значительно меньшим числом видов и на ивах составляют лишь 1/3 от видового состава консорциев. При этом на отдельных видах ив доля групп с разной шириной трофической специализации существенно отличается. Так, на *Salix triandra* L., *S. viminalis* L., *S. acutifolia* Willd. и *S. alba* L. число узких олигофагов существенно выше числа полифагов; напротив, на *S. caprea* L., *S. dasyclados* Wimm., *S. cinerea* L. соотношение этих групп практически равно. Кроме того, очень мало полифагов на небольших ивах, произрастающих в специфических местообитаниях: *S. aurita* L., *S. lapporum* L., *S. rosmarinifolia* L.

Сравнительный анализ группировок фитофагов, складывающихся на ивах в разных типах местообитаний (берега рек, леса, болота), выявил существенное значение биотопических условий в формировании консорциев ив. Абсолютное большинство видов встречается на ивах не во всех местах их произрастания (в трех типах биотопов отмечено лишь 19 видов, а 38 (около 40 %) обнаружено только в одном из них). По берегам водоемов на ивах зарегистрировано 78 видов жуков (из них только в этом типе биотопов — 30), в лесах — 58 видов (6 специфичных для лесов), а на болотах — лишь 32 [только на болотах отмечены *Crepidodera aurea* (Geoffroy, 1875) (Исаев, 2005) и *Cryptocephalus decemmaculatus* (Linnaeus, 1758)].

Сравнение группировок жуков на широколистных (*Salix caprea*, *S. dasyclados*, *S. cinerea*, *S. aurita*) и узколистных (*Salix acutifolia*, *S. triandra*, *S. pentandra*, *S. viminalis*, *S. rosmarinifolia*, *S. alba*) ивах (фитофаги на промежуточных по форме листьев формах, например *Salix myrsinifolia* Salisb., не учитывались) вне зависимости от спектра биотопических связей также выявило их заметные отличия. На узколистных видах ив зарегистрировано 77 видов, на широколистных — 66 видов, но только 52 вида (т. е. немногим больше половины от общего состава) встречаются и на широколистных, и на узколистных ивах. Некоторые из этих видов, хотя и обнаружены на ивах из обеих групп, отдадут предпочтение одной из них. При этом на ивах, имеющих узкую листовую пластинку, существенно выше доля узких олигофагов (38 и 30 %), напротив, процент полифагов выше на широколистных ивах (34 и 32 % соответственно). Важно подчеркнуть, что как узколистные, так и широколистные ивы произрастают во всех анализируемых типах местообитаний (хотя по берегам обычно преобладают узколистные формы, а в лесах и на болотах — широколистные).

Особенно резкие отличия наблюдаются между группировками жуков на видах ив, существенно различающихся как по своей морфологии, так и по биотопическому преференту, что хорошо видно из следующего примера. Консорциев ивы остролистной (*Salix acutifolia*) и ивы козьей (*Salix caprea*) характеризуются сходным видовым богатством жуков (43 и 45 видов соответственно). Оба эти растения — небольшие деревья. Но *S. acutifolia*, относящаяся к группе узколистных ив с гладкой листовой пластинкой, покрытой восковым налетом, произрастает на песчаных почвах по берегам рек.

Напротив, *S. caprea* — преимущественно лесная ива, имеющая крупные широкоэллиптические листья. При этом из 68 видов жуков-фитофагов, зарегистрированных на *S. acutifolia* и *S. caprea*, только 21 (31 %) общие для них. Для консорций *Salix acutifolia* характерны *Pachybrachis hieroglyphicus* (Laicharting, 1781), *Chrysomela vigintipunctata* (Scopoli, 1763), *Gonioctena linnaeana* (Schrank, 1781), *Phratora vitellinae* (Linnaeus, 1758), *Altica tamaricis* Schrank, 1785, *Crepidodera plutus* (Latrielle, 1804), *Chaetocnema semicoerulea* (Koch, 1803), *Lepyrus palustris* (Scopoli, 1763), *L. volgensis* Faust, 1882, *Dorytomus amplipennis* Tournier, 1874, *Ellescus infirmus* (Herbst, 1795), *Tachyerges decoratus* (Germar, 1821), *Isochnus angustifrons* (West, 1916), *Phyllobius jacobsoni* Smirnov, 1913, *Ph. dahli* Korotyaev, 1984, *Polydrusus corruscus* Germar, 1824, *Chlorophanus viridis* (Linnaeus, 1785). Все они не отмечены или очень редки на *S. caprea*. Напротив, из консорции ивы козьей не обнаружены на иве остролистной *Clytra quadripunctata* (Linnaeus, 1758), *Chrysomela cuprea* Fabricius, 1775, *Ch. lapponica* Linnaeus, 1758, *Gonioctena viminalis* (Linnaeus, 1758), *Byctiscus betulae* (Linnaeus, 1758), *Caenorhinus mannerheimi*, *Acalyptus sericeus* Gyllenhal, 1835, *Ellescus bipunctatus* (Linnaeus, 1758), *Dorytomus taeniatus* (Fabricius, 1781), *D. melanophthalmus* (Paykull, 1792), *D. rufatus* (Bedel, 1888), *D. dorsalis* (Linnaeus, 1758) и ряд других видов.

Определенное влияние на состав консорций ив оказывает и жизненная форма растения. Так, на 6 ивах (*S. alba*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. caprea*, *S. dasyclados*, *S. pentandra*), представляющих из себя деревья или древовидные кустарники, отмечено 84 вида жуков-фитофагов, на 6 видах кустарниковых ив — 74 вида. Незначительная разница связана с тем, что ряд кустарниковых ив (например, *S. myrsinifolia*, *S. cinerea*, *S. triandra*) обычно формирует обильные заросли (тальники). На небольших кустарниках (*S. rosmarinifolia* и *S. lapporum*) отмечено лишь 18 и 11 видов соответственно. Правда, низкий уровень разнообразия жуков на них, вероятно, обусловлен также тесными биоценоотическими связями в регионе ивы розмаринолистной с боровыми массивами на песках, а ивы лопарской — с олиготрофными болотами. Особенно бедна консорция ивы черниковидной (*S. myrtilloides*), стелющемся болотном кустарнике с маленькими жесткими листьями, на которой отмечены единичные экземпляры лишь 2 видов листоедов-блошек [*Crepidodera aurata* (Marshall, 1802) и *C. fulvicornis* (Fabricius, 1792)]. Таким образом, состав консорций жуков, связанных с видами ив, определяется как морфологическими, так и экологическими особенностями кормовых растений.

Интересно, что видовое богатство комплексов жуков на ивах несколько снижается в южном направлении (в подтаежной зоне зарегистрировано 94 вида, а на юге лесостепи — только 86). При этом некоторые виды отсутствуют в лесных зонах, либо по долинам Камы и Вятки распространены на север только до границы с подтайгой [*Labidostomis cyanicornis* Germar, 1822, *Clytra laeviuscula* Ratzeburg, 1837, *Pachybrachis scriptidorsum* (Marseul, 1835), *Isochnus sequensi* (Stierlin, 1894)]. Однако у 15 видов по югу подтайги или лесным районам северной лесостепи проходят южные границы ареалов [*Cryptocephalus quinquepunctatus* (Scopoli, 1763), *C. decemmaculatus* (Linnaeus, 1758), *Chrysomela cuprea*, *Ch. lapponica*, *Dorytomus salicinus* (Gyllenhal, 1827), *D. amplipennis* и др.].

Консорции розоцветных (Rosaceae). С древесными и кустарниковыми видами розоцветных также связаны особые консорции фитофагов, в которых преобладают широкие (в основном умеренные) олигофаги, большинство из которых связано с генеративными органами, при наличии также группы листогрызущих полифагов. Напротив, региональные монофаги и узкие олигофаги в них единичны (к последним в данном случае мы относим виды, развивающиеся на 2 или 3 близких родах растений) (табл. 1). В качестве приме-

ров рассмотрим региональные комплексы на *Padus avium* Mill., *Sorbus aucuparia* L. и *Amygdalus nana* L.

Для черемухи, с которой связано 24 вида, характерны *Epirhynchites auratus* (Scopoli, 1763), *Furcipes rectirostris* (Linnaeus, 1758) (повсеместно обычный вид), *Anthonomus humeralis* (Panzer, 1794), *A. sorbi* Germar, 1821 (живет также на *Sorbus aucuparia*). Из листоедов в региональной фауне с *Padus avium* связаны 3 вида рода *Gonioctena*. Из них *G. quinquepunctata* (Fabricius, 1787) многочислен (личинки в лесах, особенно умеренных, местами сильно повреждают листву), *G. pallida* (Linnaeus, 1758) сходен с ним по образу жизни, но значительно более редок, а *G. sibirica* (Weise, 1893) — реликтовый на ВРР вид сибирского происхождения, в регионе собран только с черемухой в подлеске тенистых таежных и подтаежных лесов (не исключено, что в подобных местообитаниях он может развиваться на рябине). Интересно, что совместно на черемухе даже 2 вида рода *Gonioctena* ни разу собраны не были.

В консорции рябины (*Sorbus aucuparia*), включающей значительное число видов, общих с консорцией черемухи, но несколько менее богатой (19 видов), очень обычны *Anthonomus conspersus* Desbrochers, 1868 (регулярно, но в меньшем количестве встречающийся на *Cotoneaster melanocarpus* и изредка на *Amygdalus nana*), *Involvulus cupreus* (Linnaeus, 1758) [изредка встречающийся еще на *Padus avium*, а также на *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch и *Malus sylvestris* (L.) Mill.] и *Tatianaerhynchites aequatus* (Linnaeus, 1767) (обитающий и на многих других розоцветных), а также 2 вида листоедов (*Gonioctena quinquepunctata* и *G. pallida*). Дмитриева (2005) на севере Приволжской возвышенности на *Sorbus aucuparia*, растущей в подлеске сосняков, в массе обнаружила *Rhamphus oxyacanthae* (Marsham, 1802), однако нам на рябине, в том числе и в подобных условиях, этот вид собрать не удалось.

В кустарниковых степях довольно своеобразные консорции складываются на миндале низком (*Amygdalus nana*). Региональным монофагом этого растения, вероятно, выступает лишь *Anthonomus rufus* Gyllenhal, 1836. Характерны *Tatianaerhynchites aequatus*, *Epirhynchites auratus*, *Rhamphus oxyacanthae*, *Anthonomus conspersus*, *A. humeralis*. Сравнительно немногочисленны полифаги, из которых наиболее обычны *Phyllobius pyri* (Linnaeus, 1758) и *Polydrusus inustus* Germar, 1824. Однажды в кустарниковой степи на миндале собраны жуки *Gonioctena quinquepunctata* (что, вероятно, было связано с массовым размножением этого вида на черемухе в окрестных лесах).

Консорции растительноядных жуков, связанные с травянистыми растениями

Консорции сложноцветных (Asteraceae). Со сложноцветными на ВРР связана самая крупная группа жуков-фитофагов (210 видов; из них 137 трофически ограничены только растениями сем. Asteraceae) (Дедюхин, 2016). В данной статье мы рассмотрим закономерности распределения жуков на видах 2 крупных родов Asteraceae — *Artemisia* L. (триба Anthemideae) и *Centaurea* L. (триба Cardueae), с которыми связаны наиболее обширные группировки монофагов и узких олигофагов.

Консорции полыней (*Artemisia* L.). Полыни — неотъемлемые компоненты степных экосистем. Некоторые виды, особенно на юге степной зоны, принадлежат к эдификаторам зональных и ряда интразональных ландшафтов. С продвижением на север разнообразие рода резко снижается, хотя отдельные виды обычны на олиготрофных пустошах и в рудеральных местообитаниях. Если в лесостепной зоне ВРР известно около 30 видов полыней (Алексеев и др., 1989; Благовещенский, Раков, 1994; Рябинина, Князев, 2009), то в подтайге (включая Кунгурскую островную лесостепь) их около 15 (из них сравнительно широко распространены 5), а в южной тайге не бо-

Число видов жуков-фитофагов фауны востока Русской равнины, связанных с некоторыми видами полыней

Вид рода <i>Artemisia</i>	Растительноядные жуки				
	Всего	Монофаги	Узкие олигофаги	Широкие олигофаги	Полифаги
<i>A. (s. str.) vulgaris</i> L.	29	2	3	11	13
<i>A. (s. str.) abrotanum</i> L.	28	1	2	14	11
<i>A. (s. str.) macrantha</i> Ledeb.	16	—	2	7	7
<i>A. (s. str.) latifolia</i> Ledeb.	13	—	2	6	5
<i>A. (s. str.) absinthium</i> L.	26	1	1	13	11
<i>A. (s. str.) austriaca</i> Jacq.	17	—	3	7	7
<i>A. (Dracunculus) campestris</i> L. s. l.	21	3	4	6	8
<i>A. (Dracunculus) salsoides</i> Willd.	6	—	—	1	5
<i>A. (Seriphidium) lerchiana</i> Web.	23	—	8	4	11
<i>A. (Seriphidium) nitrosa</i> Web.	24	2	6	6	10
Всего	80	9	17	26	28

лее 5 видов (не считая адвентивных) (Овеснов, 1997; Тарасова, 2007). Традиционно род *Artemisia* делится на 3 подрода (*Artemisia* s. str., *Dracunculus* (Besser) Peterm. и *Seriphidium* Besser ex Less.), характеризующиеся существенными морфологическими различиями (Флора..., 1994; Бойко, 2013).

В результате изучения консорций 10 видов полыней, в том числе всех наиболее обычных в пределах ВРР, зарегистрировано 80 видов жуков-фитофагов из надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea, из них 52 вида тесно связаны со сложноцветными (Asteraceae), а 26 видов — узкие олигофаги либо монофаги (табл. 3). В отличие от многих других Asteraceae полыни имеют очень маленькие корзинки, что не позволяет развиваться в них антофильным видам долгоносиков из трибы *Larinini*. Поэтому разнообразие жуков, связанных с вегетативными органами (особенно листьями и корнями), можно считать одним из самых высоких среди травянистых растений.

Как следует из табл. 3, консорции отдельных видов полыней включают от 16 до 29 видов растительноядных жуков (лишь на одном виде полыни отмечено всего 6 видов жуков), а число трофически специализированных форм колеблется от 7 до 17. Обращает на себя внимание высокая степень специфичности группировок, складывающихся на большинстве видов, как по составу узкоспециализированных форм, так и по набору широких олигофагов. С 5 видами полыней связаны жесткокрылые-монофаги (всего 9 видов). При этом из 17 видов узких олигофагов 10 отдают предпочтение конкретным видам полыней, а на большинстве из них в лесостепи встречается лишь 1 (*Cryptocephalus elegantulus* Gravenhorst, 1807) (но он отсутствует в тайге и подтайге). К типичным компонентам консорций полыней относятся и некоторые умеренные олигофаги, и узкие полифаги, в частности, *Longitarsus succineus* (Foudras, 1860), *Cryptocephalus anticus* Suffrian, 1848, *Pachnephorus tessellatus* (Duftschmid, 1825), *Galeruca jucunda* (Faldermann, 1837), *Cassida denticollis* Suffrian, 1844, *C. prasina* Illiger, 1798, *Cyphocleonus dealbatus* (Gmelin, 1790) и др.

Наиболее разнообразные и одновременно специфичные консорции складываются на видах полыней, представляющих собой полукустарники или крупные многолетние травы, имеющие выраженные морфологические, био-

химические и экологические особенности и доминирующие в занимаемых местообитаниях: *A. nitrosa* Web. — на солонцах, *A. abrotanum* L. — в высококотравных поймах и по берегам крупных рек; *A. campestris* L. s. l. — в остепненных псаммофитных стациях, *A. vulgaris* L. и *A. absinthium* L. — в рудеральных биотопах.

Так, на *A. vulgaris* зарегистрировано 29 видов, из них 16 связаны только с Asteraceae, а 2 преимущественных монофага — *Chrysolina aurichalcea* (Gebler in Mannerheim, 1825) и *Baris artemisiae* (Herbst, 1795). Сходным уровнем видового богатства характеризуются комплексы жуков на *Artemisia abrotanum*: 27 видов, из них 17 трофически специализированных форм, в том числе 1 преимущественный монофаг — *Cyphocleonus adumbratus* (Gebler, 1830); *A. absinthium*: 26 видов, из них 13 трофически специализированных, с 1 монофагом — *Pseudorchestes smreczynskii* (Dieckmann, 1958) и несколькими олигофагами, отдающими предпочтение этому виду растения. Но максимальным своеобразием характеризуются группировки жуков на полыни равнинной (*A. campestris*) (21 вид, из них 13 трофически специализированных, в том числе 3 монофага) и полыни селитряной (*Artemisia nitrosa*) (24 вида, из них 12 олигофагов и 2 региональных монофага).

Несколько меньшее разнообразие в региональных консорциях белой полыни (*A. lerchiana*) (23 вида, из них 12 олигофагов) можно связать с ее ограниченным распространением в лесостепи (только в ксеротермных стациях южной подзоны). Предпочтение этому растению отдают лишь 2 южностепных вида узких олигофагов [*Cryptocephalus flexuosus* Krynicki, 1834 и *Pleurocleonus quadrivittatus* (Zoubkoff, 1829)]. Возможно, на ней в каменистых степях развивается *Leucophyes pedestris* (Poda, 1761). Несомненно, южнее группировки жуков на этом эдификаторе сухих степей гораздо разнообразнее.

Консорции других видов довольно бедны и малоспецифичны. На полынке (*Artemisia austriaca* Jacq.) регулярно встречается лишь *Cryptocephalus apicalis* Gebler, 1830 (изредка попадающийся также на *A. lerchiana* и *A. nitrosa*), а на *A. latifolia* Ledeb. узкоспециализированные виды отсутствуют. Примечательно, что все эти виды полыней являются корневищными формами с невысокими и тонкими стеблями, что, вероятно, служит препятствием для развития на них ряда кауло- и ризофагов.

С другой стороны, чрезвычайно бедны консорции (отмечено всего 5 видов полифагов) полыни солянковидной (*Artemisia salsoloides* Willd.), произрастающей на ксеротермных известняковых и глинистых склонах, но морфологически (одревесневающий полукустарник) заметно отличающейся от других видов местных полыней. При этом, по нашим данным, на юге степной зоны Оренбуржья на ней регулярно питаются как минимум два вида листоедов [*Crosita altaica* (Gebler, 1823) и *Chrysolina circumducta* (Ménétriés, 1848)], также не специфичных для этого вида (в лесостепи ВРР они не встречаются).

Важно отметить, что при близких значениях видового богатства состав консорций разных полыней может существенно, а порой и кардинально различаться. Даже в консорциях *A. absinthium* и *A. vulgaris*, произрастающих в сходных условиях и часто совместно, но относящихся к разным секциям одного подрода, общий лишь 21 вид жуков из 37 (57 %). Еще больше разница между консорциями полыней, не только имеющих морфологические и биохимические различия, но и произрастающих в разных биотопах. Например, в составе консорций *A. absinthium* и *A. abrotanum* общие лишь 16 видов из 38 (42 %). Наибольшие же различия наблюдаются между консорциями *A. abrotanum* и *A. nitrosa* (эти виды относятся к разным жизненным формам и подродам). Лишь 10 из 44 (23 %) видов жуков отмечены на обоих этих видах полыней. Несомненно, большое значение имеют экологические различия между растениями. Так, своеобразие консорции *A. nitrosa* придает в первую

очередь обширная группа видов, биоценотически тесно связанных с солонцами и солончаками: *Cryptocephalus gamma* Herrich-Schäffer, 1829 (доминантный вид), *Labidostomis beckeri* Weise, 1881, *Pachnephorus cylindricus* Lucas, 1846, *Clytra atraphaxidis* (Pallas, 1773), *Longitarsus absynthii* Kutschera, 1862, *Phyllobius cylindricollis* Gyllenhal, 1834. Однако большинство из них не строго специфичны для полыней, а некоторые являются потенциальными полифагами (например, *L. beckeri* и *Ph. cylindricollis*), отдающими предпочтение питанию на фоновом в данном типе сообществ растений. По литературным данным (Korotyaev et al., 2000), региональным монофагом этой полыни является *Baris nesapia* Faust, 1887.

Состав комплексов жесткокрылых, связанных с разными видами полыней, меняется на зональном градиенте. В зоне подтайги видовое богатство жесткокрылых на полынях резко снижено из-за отсутствия ряда степных представителей этого рода (группировки жесткокрылых в локальных адвентивных популяциях некоторых степных полыней, формирующихся вдоль транспортных путей, крайне обеднены, и специализированные жуки-фитофаги в них не отмечены). Однако консорции и обычных в подтайге видов также заметно обеднены. Например, на обоих рудеральных видах полыней (*A. absinthium* и *A. vulgaris*) обитают монофаги (соответственно *Pseudorchesetes smreczynskii* и *Baris artemisiae*), но нет *Cryptocephalus elegantulus*, а на чернобыльнике пока не обнаружен *Lixus fasciculatus* (в лесостепи регулярно встречающийся на *A. vulgaris* и спорадично — на *A. abrotanum*). Оба эти вида жуков — типичные лесостепе-степные формы, поэтому их отсутствие в лесных ландшафтах связано с обеднением консорций на широтных границах ареалов кормовых растений. Наибольшее снижение разнообразия к северу происходит в консорции *A. campestris*. Эта полынь распространена далеко вглубь зоны смешанных лесов по песчаным массивам долин крупных рек (Кама, Вятка, Кильмезь). При этом здесь на ней отсутствует ряд преимущественных монофагов и узких олигофагов [*Phytoecia virgula* (Charpentier, 1825), *Cryptocephalus bohemi* Seidlitz, 1837, *Chrysolina besseri* (Harold, 1874) и *Ch. carnifex* (Fabricius, 1792)], характерных для ее консорции в аналогичных местообитаниях лесостепной зоны (в песчаных степях и на опушках остепненных боров). Из специализированных на этом растении видов широко распространен в подтайге лишь *Cassida lineola* Creutzer, 1799, а редкий в регионе галлообразователь *Taphrotopium sulcifrons* (Herbst, 1797) пока известен на север лишь до границы между лесостепью и подтайгой.

Напротив, группировки, складывающиеся на полыни высокой (*Artemisia abrotanum*), в лесостепной и подтаежной зонах имеют очень незначительные отличия. Повсеместно на ней присутствуют *Cryptocephalus anticus* Suffrian, 1848, *C. bilineatus* (Linnaeus, 1767) (на юге лесостепи местами преобладает особая цветовая форма с резким доминированием светлого фона в окраске), *Pachnephorus pilosus* (Rossi, 1790), *Chrysolina graminis* (Linnaeus, 1758), 4 вида щитоносок (из которых обычны на этом растении *Cassida stigmatica* Suffrian, 1844 и *C. prasina* Illiger, 1798, реже встречаются *C. denticollis* Suffrian, 1844 и *C. sanguinosa* Suffrian, 1844). Из 3 видов долгоносиков рода *Cyphocleonus* Motsch. [*C. adumbratus* (Gebler, 1830), *C. dealbatus* (Gmelin, 1790) и *C. trisulcatus* (Herbst, 1795)], живущих на *A. abrotanum*, первый связан в основном с этим видом растений, второй — широкий олигофаг сложноцветных, преимущественно из трибы Anthemideae. В качестве кормового растения *Cyphocleonus trisulcatus* указывается нивяник (*Leucanthemum vulgare* Lam.) (Тер-Минасян, 1988; Исаев, 2007). С этого же растения он несколько раз собран нами, однако жуки данного вида обнаружены и в корнях полыни высокой (Дедюхин, 2012). Интересно, что на *A. abrotanum* регулярно встречаются и два полифага (*Otiorhynchus politus* Gyllenhal,

1834 и *Phyllobius dahli* Korotyaev, 1984), имеющих преимущественно бо-реальное распространение.

Специфика консорций жуков определенных видов (и групп видов) полыней дополнительно подчеркивается на примере узкотелых златок (*Agrilus* Curt., сем. Buprestidae), относящихся к подроду *Xeragrilus* Alexeev, 1998. Из 3 видов, трофически связанных с *Artemisia*, преимущественно на *A. lerschiana* (редко на *A. nitrosa*) развивается *Agrilus sericans* Kiesenwetter, 1857; на полынях из группы *A. campestris* — *Agrilus albogularis* Gory, 1841; на *A. abrotanum* (редко на *A. macrantha* Ledeb. из той же секции) — *Agrilus ziczag* Marseul, 1865. Первый и второй виды златок отсутствуют в лесных зонах, тогда как *A. ziczag* обычен как в лесостепи, так и на юге подтайги.

Консорции васильков (*Centaurea* L.). Значительным своеобразием отличаются и консорции отдельных видов васильков. На 7 представителях этого рода отмечено в два раза меньше видов жуков (39), чем на полынях (табл. 4). 27 из этих 39 видов специализированы на растениях из сем. Asterales, при этом 10 видов монофаги, 5 — узкие олигофаги (как правило, выборочные).

Наиболее богатая группировка связана с васильками из группы *Centaurea scabiosa* L. (включая *C. apiculata* Ledeb.), причем эта консорция характеризуется заметным постоянством. Большинство ценопопуляций *C. scabiosa* заселено двумя монофагами [*Ceratapion austriacum* (Wagner, 1904) и *Pseudorchestes ermischii* (Dieckmann, 1958)] и узким олигофагом васильков *Cassida pannonica* Suffrian, 1844. С васильком шероховатым связано также много широких олигофагов и полифагов, в частности *Chrysolina pseudolurida* (Roubal, 1917), *Longitarsus apicalis* (Beck, 1817), *Cassida vibex* Linnaeus, 1767, *Ceratapion onopordi* (Kirby, 1808), *Cleonis pigra* (Scopoli, 1763), *Larinus rusticanus* Gyllenhal, 1835 и др. Особо отметим долгоносика *Pseudocleonus cinereus* (Schrank, 1781), обычного в лесостепи. Исаев (1994, 2007) считал, что этот вид развивается только на *C. scabiosa* и *C. apiculata*, но автором молодые жуки были извлечены из корней *Kochia prostrata* (L.) Schrad. (Chenopodiaceae) в склоновой петрофитной степи (Дедюхин, 2014б).

Значительное число видов отмечено также на *Centaurea ruthenica* Lam., одном из доминантных видов в степных сообществах известняковых склонов. Обращает на себя внимание присутствие на васильке русском максимального количества узкоспециализированных форм (особенно региональных монофагов) при очень малом числе широких олигофагов. Можно предположить, что это обусловлено как морфологическими особенностями этого

Таблица 4

Число видов жуков-фитофагов в фауне востока Русской равнины, связанных с некоторыми видами васильков

Вид рода <i>Centaurea</i>	Растительоядные жуки				
	Всего	Монофаги	Узкие олигофаги	Широкие олигофаги	Полифаги
<i>C. marschalliana</i> Spreng. s. l.	12	1	2	3	6
<i>C. jacea</i> L.	14	1	1	5	7
<i>C. pseudophrygia</i> C. A. Mey.	15	0	1	6	8
<i>C. pseudomaculosa</i> Dobr.	14	2	2	3	7
<i>C. ruthenica</i> Lam.	17	4	2	2	9
<i>C. scabiosa</i> L. s. l.	24	2	3	9	10
<i>C. cyanus</i> L.	4	—	2	—	2
Всего	39	10	5	12	11

растения (очень жесткие, покрытые толстым восковым слоем листья, стебли, а также обертки корзинок), так и высоким своеобразием условий, складывающихся в местах его произрастания. При этом вся группа региональных монофагов (*Cortodera villosa* Heyden, 1876, *Cassida elongata* Weise, 1893, *Pseudocleonus dauricus* (Gebler, 1830), а также условный эндемик Приволжской возвышенности *Pachypera* sp.) известна лишь с Жигулевских гор. В лесостепи Высокого Заволжья из членов этой консорции пока найден только *Cassida elongata*, а *Pseudocleonus dauricus* и *Cortodera villosa* встречаются также в Предуралье и на Южном Урале.

Показательно, что общие для консорций *Centaurea scabiosa* и *C. ruthenica* лишь 11 видов из 30. В основном это полифаги, а также два узких олигофага. Из них *Larinus centaurii* (Olivier, 1807) собран только на этих видах, а *Cassida pannonica* Suffrian, 1844, наиболее обычный на *Centaurea scabiosa*, встречается и на некоторых других васильках (в частности на *Centaurea sumensis* Kalen.).

На розетковидных васильках из группы *C. marschalliana* Spreng. специализирован *Larinus ruber* Motschulsky, 1845, обычный в песчаных степях на *C. sumensis* и несколько реже встречающийся в петрофитных степях на *C. carbonata* (Klok.) Sojak. На двулетнике *C. pseudomaculosa* Dobr. регулярно и обычно в большом количестве встречаются преимущественный монофаг *Ceratapion penetrans* (Germar, 1817) и *Larinus obtusus* Gyllenhal, 1835 (местами живущий также на *C. jacea*, *C. pseudophrygia* и изредка обнаруживающийся на *C. marshalliana* s. l.). Еще один региональный монофаг на *C. pseudomaculosa* [*Cyphocleonus achates* (Fähræus, 1842)] обнаружен только на меловых останцах юга лесостепи Приволжья (Исаев, 1994).

На однолетнике *Centaurea cyanus* L., местами многочисленном в полях, жуки очень редки. Лишь однажды в лесостепи с крупных, обильно цветущих растений собраны единичные экземпляры *Ceratapion basicorne* (Illiger, 1807)³ и *Ceratapion penetrans*, как отмечено выше, обитающего в основном на *Centaurea pseudomaculosa*.

Таким образом, консорции разных видов васильков также имеют существенные различия, которые определяются в первую очередь составом региональных монофагов и отчасти широких олигофагов.

Консорции бобовых (Fabaceae). Общее число видов жуков, связанных с бобовыми, на ВРР достигает 180, в основном за счет представителей семейств Arionidae и Curculionidae (54 и 59 специализированных форм соответственно). В плодах и семенах бобовых развивается подавляющее большинство видов относительно немногочисленного семейства Bruchidae (в регионе около 18 видов). При этом в фауне ВРР отмечено всего 2 специализированных вида листоедов: широкий олигофаг *Derocrepis rufipes* (Linnaeus, 1758) (местами массовый вид) и монофаг на *Lathyrus pratensis* L. *Altica carinthiaca* (Weise, 1888). Кроме того, регулярно повреждают степные бобовые несколько узких полифагов из подсемейств Cryptocephalinae и Clytrinae (Дедюхин, 2016).

Своеобразные консорции, включающие семяеда, долгоносиков и зерновок, формируются на большинстве родов травянистых и кустарниковых бобовых (*Trifolium* L. s. l., *Lathyrus* L., *Vicia* L., *Medicago* L., *Melilotus* Mill., *Astragalus* L., *Onobrychis* Mill., *Oxytropis* DC., *Hedysarum* L., *Securigera* DC., *Caragana* Lam.). При этом консорции отдельных видов (или групп очень близких видов) растений также, как правило, характеризуются высокой степенью специфичности.

³ Находка этого редкого вида, трофически связанного с некоторыми видами васильков, на васильке синем (Дедюхин, 2014) не случайна, так как в Центральной Европе в качестве его кормового растения также указан *Centaurea cyanus* (Dieckmann, 1977).

Число видов жуков-фитофагов фауны востока Русской равнины, связанных с астрагалами

Вид рода <i>Astragalus</i> L.	Растительноядные жуки			
	Всего	Монофаги	Узкие олигофаги	Широкие олигофаги
<i>A. (Phaca) glycyphyllos</i> L.	6	1	3	2
<i>A. (Carpinus) henningii</i> (Stev.) Klok.	3	2	1	—
<i>A. (Carpinus) wolgensis</i> Bunge	4	2	2	—
<i>A. (Hypoglottis) cicer</i> L.	4	—	3	1
<i>A. (Hypoglottis) danicus</i> Retz.	5	—	4	1
<i>A. (Cercidotrix) asper</i> Jacq.	6	—	4	2
<i>A. (Cercidotrix) falcatus</i> Lam.	3	—	—	3
<i>A. (Cercidotrix) arenarius</i> L.	3	—	2	1
<i>A. (Cercidotrix) austriacus</i> Jacq.	2	—	2	—
<i>A. (Cercidotrix) sulcatus</i> L.	4	—	4	—
<i>A. (Cercidotrix) onobrychis</i> L.	6	1	3	2
<i>A. (Cercidotrix) testiculatus</i> Pall.	6	1	3	2
<i>A. (Cercidotrix) sareptanus</i> A. K. Becker	4	1	2	1
<i>A. (Cercidotrix) helmii</i> Fisch.	5	—	2	3
<i>A. (Cercidotrix) karelinianus</i> Popov	3	—	2	1
<i>A. (Cercidotrix) brachylobus</i> Fisch. ex DC.	3	—	2	1
<i>A. (Cercidotrix) cornutus</i> Pall.	6	—	5	1
<i>A. (Cercidotrix) pseudotataricus</i> Boriss.	3	—	3	—
<i>A. (Cercidotrix) macropus</i> Bunge	4	—	3	1
<i>A. (Cercidotrix) varius</i> S. G. Gmel.	7	1	5	1
<i>A. (Calycostistis) zingeri</i> Korsh.	5	—	4	1
Всего	20	6	8	6

В этом плане показательны консорции астрагалов. *Astragalus* L. — богатейший род бобовых (Fabaceae), наиболее разнообразно представленный в аридных и субаридных (особенно горных) областях Голарктики (Сытин, 2009). Трофические связи жуков-фитофагов с астрагалами уже были предметом рассмотрения в специальной работе (Исаев, 2001), в которой проанализировано распределение 14 специализированных видов жуков на 16 видах астрагалов в лесостепи Приволжской возвышенности. С учетом наших данных на ВРР жуки-фитофаги зарегистрированы на 21 виде астрагалов из примерно 30, произрастающих на этой территории (Алексеев..., 1989; Благовещенский, Раков, 1994; Рябинина, Князев, 2009). Жуки обнаружены на всех обследованных видах, и почти на всех (кроме *A. falcatus*) зарегистрированы виды, связанные только с астрагалами (табл. 5). На представителях этого рода отмечено 20 видов жуков (из 3 семейств), специализированных на растениях из сем. Fabaceae (табл. 5). Еще несколько видов [например, *Sperthophagus sericeus* (Geoffroy, 1785), *Tychius stephensi* Schönherr, 1836, *T. brevistusculus* Desbrochers, 1873, *T. alexii* (Коротчаев, 1991)], довольно часто встречающихся на цветущих астрагалах, вероятно, проходят здесь лишь дополнительное питание, развиваясь на других растениях (в том числе из других родов бобовых). На астрагалах (особенно крупных) эпизодически обнаруживаются и некоторые узкие полифаги, но в целом для данных консорций многоядные формы не характерны.

Как по разнообразию, так и по численности на большинстве видов астрагалов преобладают узкие олигофаги и монофаги. Из 14 видов, трофически

связанных только с астрагалами, 8 относятся к сем. Curculionidae (все из рода *Tychius*), 5 — к Apionidae и 1 — к Bruchidae. Подавляющее большинство из них собрано не более чем на половине местных астрагалов (заселяя от 1 до 10 видов обычно одного подрода либо секции). Только на *A. glycyphyllos* L. живет *Pseudoprotapion astragali* (Paykull, 1800), на *A. varius* S. G. Gmel. — *Tychius affinis* (Becker, 1864), на *A. onobrychis* L. — *T. subsulcatus* Tournier, 1873, на *A. testiculatus* Pall. и *A. sareptanus* A. K. Becker — *Tychius molestus* Faust, 1891; на *A. henningii* (Stev.) Klok. и *A. wolgensis* Bunge — *Bruchidius myobromae* (Motschulsky, 1873) и *Tychius karkaralensis* Bajtenov, 1974. В основном с *Astragalus sulcatus* L. и *A. austriacus* Jacq. связан *Tychius tridentinus* Penecke, 1922; преимущественно на *A. danicus* Retz. и *A. arenarius* L. (реже на *A. cicer* L.) обитает *Tychius trivialis* Boheman, 1843. Довольно широкие трофические спектры в пределах рода *Astragalus* имеют *Tychius longulus* Desbrochers, 1873 и *T. astragali* Becker, 1862, обычно встречающиеся совместно на *Astragalus macropus* Bunge, *A. zingeri* Korsh., *A. asper* Jacq. и *A. cornutus* Pall. Исаевым (1994) в засоленных степях они также собраны с *A. pseudotataricus* Boriss. Однако на розетковидном *Astragalus helmii* Fisch. из тихиусов на известняковых обнажениях шиханов близ г. Стерлитамак обычен только *T. longulus* [совместно с *Pseudoprotapion ergenense* (Becker, 1864)].

Среди семянодов, связанных с астрагалами, широкий круг кормовых растений имеют *Loborhynchapion amethystinum* (Müller, 1857) (*A. varius*, *A. onobrychis*, *A. macropus*, *A. wolgensis*, *A. henningii*, *A. cornutus*, *A. sulcatus*, *A. glycyphyllos*, *A. cicer*, *A. danicus*); *Pseudoprotapion ergenense* (Becker, 1864) (*A. onobrychis*, *A. varius*, *A. cornutus*, *A. zingeri*, *A. macropus*, *A. helmii*, *A. arenarius*, *A. testiculatus*, *A. wolgensis*, редко на *A. danicus* и *A. cicer*, но ни разу не собран с *A. glycyphyllos*), *Mesotrichapion punctirostre* (Gyllenhal, 1839) (обычен на *A. onobrychis* и *A. cornutus*, реже обнаруживается на *A. testiculatus*, *A. sulcatus*, *A. varius*), *Fremuthiella interruptostriata* (Desbrochers, 1870) (в петрофитных и псаммофитных степях на *A. cornutus*, *A. brachylobus*, *A. zingeri*, *A. varius*, редко на *A. wolgensis*).

Из широких олигофагов бобовых на самых разных видах астрагалов регулярно и в значительном количестве встречается *Sitona macularius* (Marsham, 1802), на многих видах зарегистрирован *S. callosus* Gyllenhal, 1834.

В целом консорции большинства видов рода *Astragalus* включают от 2 до 4 (редко 5) узкоспециализированных жуков-фитофагов и от 1 до 3 широких олигофагов бобовых. Довольно богатые комплексы, включающие 6 или 7 видов, представлены лишь на крупных, достигающих высокого обилия астрагалах (*A. onobrychis*, *A. varius*, *A. cornutus*, *A. glycyphyllos*, *A. asper*). На всех из них развиваются как семяеды (Apionidae), так и долгоносики рода *Tychius* (при этом последних обычно бывает не более 2 видов). Исаев (2001) на самом крупном местном астрагале (*A. asper*) обнаружил сразу 4 вида *Tychius*, однако среди них нет ни одного монофага этого растения, а 2 (*T. tridentinus* и *T. trivialis*) малочисленны и, возможно, случайны. С другой стороны, на другом крупном астрагале (*A. falcatus* Lam.) специализированных видов вообще не обнаружено (изредка встречаются лишь некоторые широкие олигофаги и полифаги). Напротив, высокой специфичностью характеризуются консорции на парах близких видов небольших розетковидных, цветущих весной астрагалов из подрода *Carpinus* секции *Myobroma* (*A. henningii* и *A. wolgensis*) и подрода *Cercidothrix* секции *Trachycercis* (*A. testiculatus* и *A. sareptanus*), включающие 2 (*Bruchidius myobromae* и *Tychius karkaralensis*) и 1 (*Tychius molestus*) монофага соответственно. При этом на них не развиваются узкие олигофаги крупных астрагалов, хотя единичные жуки этих видов, вероятно, во время дополнительного питания могут встречаться.

Таким образом, несмотря на относительно небольшое видовое богатство, консорции многих астрагалов характеризуются значительной степенью своеобразия. Этот факт можно объяснить сильными морфологическими различиями как в жизненных формах (от розеточных трав до полукустарников), так и в строении плодов и соцветий, тем более что большинство астрагаловых жуков-фитофагов (в том числе почти все высокоспециализированные формы) связано с генеративными органами этих растений.

Для сравнения рассмотрим комплексы растительноядных жесткокрылых на некоторых других степных бобовых (*Oxytropis* DC., *Hedysarum* L. и *Onobrychis* Mill.). Эти растения представлены в местной флоре гораздо меньшим числом видов, чем астрагалы, а морфологические отличия (особенно в строении генеративных органов) между местными видами в каждом из этих родов не столь существенны. Почти все они произрастают в степных и остепненных ландшафтах совместно с астрагалами, часто достигая высокого обилия. Остролодочки относятся к той же трибе, что и астрагалы (Galegeae), а копеечники и эспарцеты к другой, хотя и близкой трибе (Hedysareae) (Флора..., 1987).

Группировки растительноядных жуков, складывающиеся на растениях из этих родов, кардинально отличаются как друг от друга, так и от астрагаловых консорций. На всех степных видах копеечников и остролодочников (в том числе и эндемичных для Поволжья и Предуралья) встречается по одному узкому олигофагу из рода *Tychius* [*T. alexii* (Korotyaev, 1991) и *T. tectus* LeConte, 1876 соответственно],⁴ а на *Oxytropis pilosa* (L.) DC. развивается также зерновка *Bruchidius marginalis* (Fabricius, 1777). Семяеды же на *Oxytropis* и *Hedysarum* отсутствуют. Напротив, на эспарцетах (*Onobrychis*) развиваются 3 специализированных вида сем. Apionidae [*Stenopteron intermedium* (Eppelsheim, 1875), *Hemitrichapion reflexum* (Gyllenhal, 1833), *Pseudoprotapion elegantulum* (Germar, 1818)], но нет ни одного потребителя среди тихиусов. В отличие от астрагалов на эспарцетах и копеечниках регулярно отмечаются случаи питания (иногда массового) узких полифагов из сем. Chrysomelidae [*Labidostomis lucida axillaris* (Lacordaire, 1848), *L. humeralis* (Schneider, 1792), *Cheilotoma musciformis* (Goeze, 1777), *Pachybrachis fimbriolatus* (Suffrian, 1848)].

При переходе от лесостепи к подтайге происходит резкое снижение видового богатства жуков на всех рассмотренных родах бобовых. Так, из 14 видов жуков, облигатно связанных с астрагалами, до зонального рубежа между лесостепью и подтайгой доходят лишь 5 (*Loborhynchapion amethystinum*, *Mesotrichapion punctirostre*, *Pseudoprotapion ergenense*, *Ps. astragali*, *Tychius trivialis*). Это в основном обусловлено резким снижением разнообразия астрагалов (из 21 вида, на которых зарегистрированы жуки, в зоне смешанных лесов остается лишь 6). На *Oxytropis pilosa*, единственном виде остролодочников, довольно широко распространенном в подтайге и местами на остепненных склонах достигающем высокой численности, в большинстве изученных ценопопуляций специализированных фитофагов не отмечено, но в трех найдена зерновка *Bruchidius marginalis*. При этом нигде не зарегистрирован *Tychius tectus*, регулярно встречающийся на *O. pilosa* в лесостепи.

Повышенная концентрация степных жуков-фитофагов наблюдается в Кунгурской островной лесостепи (Дедюхин, 2011, 2014а). В частности, только здесь в зоне подтайги известны олигофаги эспарцетов (*Hemitrichapion reflexum*, *Pseudoprotapion elegantulum*), но пока не обнаружен *Stenopteron intermedium*. Однако разнообразие жуков на астрагалах в этом регионе резко снижено, здесь зарегистрировано всего 3 узких олигофага: *Loborhyn-*

⁴ Имаго этих видов изредка могут встречаться и на цветущих астрагалах (всегда в присутствии основных кормовых растений), что мы связываем с дополнительным питанием имаго.

champion amethystinum (на *A. cornutus* и *A. sulcatus*), *Mesotrichapion punctirostre* (на *A. cornutus*) и *Tychius trivialis* (на *A. danicus*). При этом на *A. cornutus* не найдены *Pseudoprotapion ergenense*, *Tychius affinis* и *T. longulus*, обычные на нем в зональной лесостепи, а на *A. austriacus* — *T. tridentinus*, что, вероятно, свидетельствует об обеднении консорции этих астрагалов в реликтовых и самых северных участках их ареалов.

Уникальность флоре Кунгурской островной лесостепи помимо наличия значительного числа растений, типичных для европейской лесостепи, придает высокая концентрация на известняково-гипсовых склонах степных и горно-степных видов сибирского происхождения, а также некоторых уральских эндемов (Овеснов, 2009). Данных по группировкам жуков на этих растениях пока недостаточно, однако уже сейчас можно говорить об их высоком своеобразии, особенно в реликтовых горных сосняках. Только здесь на уральском эндемике *Oxytropis kungurensis* Knjaz. обнаружен *Hypera ornata*, связанный в основном с астрагалами и остролодочниками (но пока не найден *Tychius tectus*), а на *Hedysarum alpinum* — зерновка *Kytorhinus pectinicornis* Melichar, 1912 (узкий олигофаг некоторых тундровых и горных копеечников), но нет *Tychius alexii*, живущего на степных видах остролодочников. И *H. ornata*, и *K. pectinicornis* — арктобореомонтанные формы с дизъюнктивными ареалами, в Кунгурской лесостепи это реликты гляциальной плейстоцена. На *Hedysarum alpinum* здесь обычны также несколько широких олигофагов [*Derocrepis rufipes* (Linnaeus, 1758), *Synapion ebeninum* (Kirby, 1808), *Cyanapion gyllenhalii* (Kirby, 1808), *Tychius quinquepunctatus* (Linnaeus, 1758)], не характерные для копеечников в лесостепной зоне.

Консорции крестоцветных (Brassicaceae) и резедовых (Resedaceae). С растениями из этих систематически близких семейств на ВРР в общей сложности связано около 125 видов жуков-фитофагов (в основном Curculionidae и Chrysomelidae). Исключительно на крестоцветных или резеде живут также 5 видов зерновочек (Urodontinae). К особенностям комплексов жуков на крестоцветных относится отсутствие зерновок (Bruchidae) и семяедов (Arionidae), одних из важнейших компонентов консорций бобовых (Дедюхин, 2016).

Самые крупные консорции жуков связаны с такими родами крестоцветных, как бурячок (*Alyssum* L.) (26 видов, 7 из них — преимущественные монофаги и узкие олигофаги), желтушник (*Erysimum* L.) (26 видов, из них 7 специализированных на этом роде), сердечник (*Cardamine* L.) [26 видов, включая 1 узкого олигофага — *Ceutorhynchus cochleariae* (Gyllenhal, 1813)] и особенно жерушник (*Rorippa* Scop.) (32 вида, с 5 узкоспециализированными формами) и гулявник (*Sisymbrium* L.) (33 вида, из них 3 монофага) (табл. 6).

На уровне отдельных видов крестоцветных (табл. 7) наиболее обширные региональные консорции (по 23 или 24 вида жуков) известны на катране (*Crambe tataria* Sebeok), гулявнике Лезеля (*Sisymbrium loeselii* L.), икотнике седом (*Berteroa incana* (L.) DC.). Богатые комплексы складываются также на *Rorippa palustris* (L.) Bess. и *R. amphibia* (L.) Bess. (по 21 виду), *Cardamine amara* L., *Descurainia sophia* (L.) Webb, *Barbarea arcuata* (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb. (17—19 видов). На большинстве же видов этого семейства живет от 9 до 15 видов жуков.

Таким образом, наиболее богатые консорции представлены на самых обычных (как в естественных, так и в антропогенных местообитаниях) или на очень крупных растениях (*Crambe tataria*). Очень большое число видов на жерушниках и сердечниках обусловлено, вероятно, их высокой пищевой доступностью для жуков (очень нежные, без опушения листья) и массовым произрастанием во влажных и, как правило, теплых биотопах. Напротив,

Число видов жуков-фитофагов фауны востока Русской равнины, связанных с некоторыми родами крестоцветных (Brassicaceae)

Вид растений	Растительноядные жуки			
	Всего	Монофаги	Узкие олигофаги	Широкие олигофаги
<i>Alyssum</i> L. (5)	26	3	4	19
<i>Arabis</i> L. (3)	9	1	—	8
<i>Barbarea</i> R. Br. (3)	17	—	2	15
<i>Camelina</i> Crantz (2)	9	—	1	8
<i>Cardamine</i> L. (2)	26	—	1	25
<i>Erysimum</i> L. (3)	26	—	7	17
<i>Syrenia</i> Andrz. (3)	12	—	7	5
<i>Isatis</i> L. (2)	16	1	—	15
<i>Lepidium</i> L. (3)	20	2	2	18
<i>Rorippa</i> Scop. (4)	32	4	1	27
<i>Sisymbrium</i> L. (3)	33	3	—	30

Примечание. В скобках указано число видов растений, с которых проведены сборы жуков.

обедненные группировки существуют на растениях с выраженными механическими средствами защиты (жесткие опушенные листья), произрастающих в петрофитных местообитаниях [*Matthiola fragrans* Bunge и *Clausia aprica* (Stephan) Korn.-Trotzky] (6 и 3 вида соответственно), а также на эфемерах [*Alyssum turkestanicum* Reg. et Schmalh. и *Draba nemorosa* L.] (не более 5 или 6 видов, включая 1 специализированный).

Характерная черта консорциев крестоцветных — резкое преобладание в их составе умеренных и широких олигофагов при отсутствии или малочисленности полифагов. Обращает на себя внимание также большое число высокоспециализированных форм, связанных с отдельными видами крестоцветных. В частности, истинные или преимущественные монофаги есть на *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara & Grande (*Ceutorhynchus roberti* Gyllenhal, 1837), *Crambe tataria* (*Ceutorhynchus arator* Gyllenhal, 1837 и *Lixus canescens* Steven, 1829), *Erucastrum armoracioides* (C. sp. pr. *gallorhenanus* Solari, 1949), *Thlaspi arvense* (*Ceutorhynchus granulicollis* C. G. Thomson, 1865), *Draba nemorosa* (*Ceutorhynchus kipchak* Korotyaev, 1996), *Arabis pendula* L. (*Ceutorhynchus robustus* Korotyaev, 1980), *Isatis costata* C. A. Mey. (*Ceutorhynchus kaszabi* Korotyaev, 1980), *Cardaria draba* (L.) Desv. (*Ceutorhynchus turbatus* Schultzze, 1903), *Descurainia sophia* [*Bruchela parvula* (Motschulsky, 1875) и *Ceutorhynchus sophiae* Gyllenhal, 1837], *Sisymbrium loeselii* [*Ceutorhynchus sisymbrii* (Dieckmann, 1966)], *Rorippa palustris* [*Ceutorhynchus querceti* (Gyllenhal, 1813)], *R. amphibia* [*Poophagus sisymbrii* (Fabricius, 1777), *P. hopffgarteni* (Tournier, 1873) и *Amalorrhynchus melanarius* (Stephens, 1831)]. Только с *Lepidium ruderales* L. на солончаках собраны *Ceutorhynchus scythae* Korotyaev, 1980 и *C. languidus* Schultzze, 1902 (не исключено, что эти виды, экологические особенности которых изучены недостаточно, могут развиваться и на некоторых других видах крестоцветных). По литературным данным (Исаев, 1994, 2007; Colonnelli, 2004), к монофагам относятся также *Ceutorhynchus marginellus* Schultzze, 1902 (на *Lepidium latifolium* L.), *C. pyrhorhynchus* (Marshall, 1802) [на *Sisymbrium officinale* (L.) Scop.], *C. lothari* Kryzhanovskaya, 1993 (на *Sisymbrium wolgensense* Bieb. ex Fourn.). Узкими олигофагами являются *C. barbareae* Suffrian, 1847 и *C. sp. pr. typhae*

Число видов жуков-фитофагов фауны востока Русской равнины, связанных с некоторыми видами крестоцветных (Brassicaceae) и резедовых (Resedaceae)

Вид растений	Растительноядные жуки			
	Всего	Монофаги	Узкие олигофаги	Широкие олигофаги
<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb.) Cavara et Grande	10	1	—	9
<i>Alyssum lenense</i> Adams	17	1	3	13
<i>A. tortuosum</i> Waldst. et Kit. s. l. (incl. <i>A. obovatum</i> Turcz.)	18	1	5	12
<i>A. turkestanicum</i> Reg. et Schmalh.	7	1	—	6
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	8	—	—	8
<i>Arabis pendula</i> L.	5	1	—	4
<i>Armoracia rusticana</i> P. G. Gaertn., C. A. Mey. et Schreb.	11	1	—	10
<i>Barbarea arcuata</i> (Opiz ex J. et C. Presl) Reichenb.	17	—	2	15
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	24	6	—	18
<i>Capsella bursa-pastoris</i> L. (Medik.)	14	—	—	14
<i>Cardamine amara</i> L.	20	—	1	19
<i>Cardaria draba</i> (L.) Desv.	13	1	—	11
<i>Clausia aprica</i> (Stephan) Korn.-Trotzky	3	—	—	3
<i>Crambe tataria</i> Sebeóck	23	2	—	21
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb. ex Prantl	18	2	—	16
<i>Draba nemorosa</i> L.	5	1	—	4
<i>Erucastrum armoracioides</i> (Czern. ex Turcz.) Cruchet	12	1	—	11
<i>Isatis costata</i> C. A. Mey.	13	1	—	12
<i>Lepidium ruderales</i> L.	13	1	1	11
<i>L. latifolium</i> L.	14	1	1	12
<i>Matthiola fragrans</i> Bunge	6	1	—	5
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Besser	16	—	—	16
<i>R. palustris</i> (L.) Besser	21	1	—	20
<i>R. austriaca</i> (Crantz) Besser	18	—	1	17
<i>R. amphibia</i> (L.) Besser	21	3	1	17
<i>Sisymbrium loeselii</i> L.	23	1	—	22
<i>Schivereckia podolica</i> (Besser) Andrzej. ex DC. s. l.	11	—	1	10
<i>Thlaspi arvense</i> L.	12	1	—	11
<i>Reseda lutea</i> L.	9	4	—	5

(Herbst, 1795) (на *Barbarea* spp.),⁵ *C. inaeffectatus* Gyllenhal, 1837 (развивается на разных видах рода *Hesperis* L., но в регионе собран пока только в одной точке на *Hesperis ?sibirica* L.), *C. coarctatus* Gyllenhal, 1837 (в основном на *Camelina* spp.). Рыжик явно предпочитает также широкий олигофаг *C. sylvites* Germar, 1824.

⁵ В основном на сурепках встречается *Ceutorhynchus pectoralis* Weise, 1895, но он собран также на *Cardamine amara*.

Большое число специализированных видов включают консорции бурачков (*Alyssum*). Это *Ceutorhynchus fabrilis* Faust, 1887 [преимущественно на однолетнике *A. turkestanicum*, но также на *A. lenense* и *A. tortuosum* Waldst. et Kit. s. l.], *C. potanini* Korotyaev, 1980 в основном живет на *A. lenense*, реже на *A. tortuosum* Waldst. et Kit. s. l. (только на крупных, подушковидных куртинах). На *Alyssum lenense* на меловом останце в Приволжье нами собран очень редкий *C. weisei* Schultze, 1898, однако по Колоннелли (Colonnelli, 2004), этот вид связан и с *A. tortuosum*. На видах из группы *A. tortuosum* развиваются *C. subpilosus* C. Brisout, 1869 (на крупной раскидистой форме этого бурачка на каменистых осыпях шихана Тратау) и *C. tesquorum* Korotyaev, 1980 (на глинисто-известняковых склонах в пределах Высокого Заволжья). На *A. lenense* и на подушковидной форме *A. tortuosum* s. l. обитает *Ceutorhynchus viator* Faust, 1855.⁶

Комплекс из 6 узкоспециализированных видов долгоносиков связан с икотником седым (*Berteroa incana*), 5 из них относятся к роду *Ceutorhynchus* Germ. Почти повсеместно и в большом количестве встречается на этом виде *C. hampei* Brisout, 1869, обычны также *C. ignitus* Germar, 1824 и *C. puncticollis* Boheman, 1845; напротив, очень спорадичны *C. canaliculatus* Brisout, 1869 и *C. dubius* Brisout, 1883. 3 последних вида обитают преимущественно в псаммофитных стациях. Только на юге лесостепи на меловом останце (Исаев, 1994) и на песчаном берегу р. Самара отмечен *Lixus punctirostris* Boheman, 1842.

На желтушниках (*Erysimum*) развиваются *Ceutorhynchus plumbeus* Brisout, 1869, *C. talickyi* Korotyaev, 1980, *C. rhenanus* Schultze, 1895, *C. viridanus* Gyllenhal, 1837, *C. chlorophanus* Rouget, 1857 и, вероятно, *Bruchela concolor* (Fähræus, 1839) и *B. schusteri* (Schilsky, 1912). При этом многие из этих видов встречаются также на видах близкого к желтушникам рода *Syrinia* Andr., но 2 вида в регионе связаны исключительно (*C. psoropygus* Iablokov-Khnzorian, 1971) или преимущественно (*C. arnoldii* Korotyaev, 1980) с сирениями.

Обращает на себя внимание, что большое число монофагов крестоцветных развивается в генеративных органах. Можно предположить, что сужение специализации карпофильных видов обусловлено необходимостью их расхождения по разным растениям в связи с невозможностью одновременного развития в небольших завязях и плодах растений этого семейства. На редкость совместного участия в консорциях видов сем. Brassicaceae антофильных зерновочек и долгоносиков указывает и Коротяев (2012). Если же на одном растении живут несколько таких видов, то, как правило, наблюдаются случаи их биоценотического замещения. Так, *Ceutorhynchus psoropygus* и *C. arnoldii* на сирении встречаются в разных типах местообитаний: первый собран в песчаных степях, второй — в каменисто-глинистых и меловых. Но есть и исключения. *Ceutorhynchus sisymbrii* нередко обнаруживаются совместно с *Bruchela orientalis* (Strejček, 1982) на цветущих растениях гулявника Лезеля, причем оба вида, развивающиеся в формирующихся плодах (или завязях), на кормовом растении обычны. Данный случай мы объясняем тем, что *Sisymbrium loeselii* — один из наиболее обильных видов крестоцветных как в рудеральных биоценозах, так и на естественных обнажениях.

Показательно, что практически все консорты 1-го порядка (виды, связанные с одним родом растения) на крестоцветных относятся к сем. Curculionidae (в основном к роду *Ceutorhynchus*). Листоеды же, в частности, из специализированного преимущественно на Brassicaceae рода *Phyllotreta* Foudr., как правило, заселяют растения из широкого спектра родов крес-

⁶ Исаев (2007) приводит в качестве кормового растения этого вида близкий к бурачкам однолетник *Meniocus linifolius* (Steph.) DC. (Исаев, 2007).

тоцветных. Лишь на меловых и меловидных останцах на левкое (*Matthiola fragrans*) живет особая форма, близкая к *Ph. pallidipennis* Reitter, 1891 (Беньковский, Орлова-Беньковская, 2009; Дедюхин и др., 2015). В основном на хрене (*Armoracia rusticana* P. Gaertner, C. A. Mey. et Schreber) развивается *Phyllotreta armoraciae* (Koch, 1803) (хотя единичные экземпляры нередко попадают и на других крестоцветных). Для многих видов крестоцветных блошек характерна узкодизъюнктивная олигофагия (развитие на ограниченном числе не очень близкородственных родов одного семейства), обусловленная, вероятно, их стенобионтностью. Так, во влажных биотопах на преобладающих здесь видах из родов *Cardamine* (особенно *C. amara*) и *Rorippa* (*Rorippa amphibia*, *R. palustris*) обитают *Phyllotreta flexuosa* (Illiger, 1794), *Ph. exclamatoris* (Thunberg, 1784), *Ph. dilatata* (Thomson, 1866), *Ph. tetrastigma* (Comolli, 1837).

Для многих видов жуков, связанных преимущественно с одним видом кормовых растений, характерно наличие резервных кормовых растений (эти формы мы называем преимущественными монофагами). Например, *Ceutorhynchus roberti* регулярно и в большом количестве встречается на *Alliaria petiolata*, но жуки неоднократно отмечены также на культурных и сорных крестоцветных (в частности, *Thlaspi arvense* и *Armoracia rusticana*), даже в тех местах, где чесночница отсутствует. *Ceutorhynchus hampei* — массовый вид на *Berteroa incana*, но неоднократно жуки собраны на бурачках (как в каменистых степях, так и на выращиваемых на альпийской горке). Однако, вероятно, встречи на нехарактерных растениях нередко связаны с дополнительным питанием имаго (обычно после завершения цветения основного кормового растения). Так, жуки *C. fabrilis* (выборочный олигофаг некоторых видов бурачков, преимущественно *A. turkestanicum*), начиная со второй половины мая, на степных склонах встречаются на самых разных цветущих крестоцветных (в том числе на *Crambe tataria*). Основное кормовое растение *C. sophiae* — *Descurainia sophia*, но жуки этого вида нередко встречаются также на ряде других крестоцветных [*Aurinia saxatilis* (в культуре), *Rorippa amphibia*, *Thlaspi arvense*, *Isatis tinctoria*].

Подробнее остановимся на некоторых консорциях.

Катран татарский (*Crambe tataria*) на ВРР произрастает только на петрофитных участках с выходами известняков в нескольких локальных урочищах южной части лесостепи. Как отмечено выше, консорция этого растения в регионе включает свыше 20 видов жесткокрылых, в том числе 2 региональных монофага (*Ceutorhynchus arator* и *Lixus canescens*). При этом антофильный вид *Ceutorhynchus arator* на цветущих растениях катрана встречается в массе (Дедюхин, 2014б). Состав узкоспециализированных видов на катране не отличается от такового в степной зоне Оренбуржья (наши данные), а в Предкавказье к этим двум видам прибавляется всего лишь один узкий олигофаг — *Ceutorhynchus wellschmiedi* Dieckmann, 1979 (Коротяев, 2012). К характерным компонентам данной консорции относится и большое число широких олигофагов крестоцветных: не менее 5 видов рода *Phyllotreta* [*Ph. cruciferae* (Goeze, 1777), *Ph. astrachanica* Lopatin, 1977, *Ph. praticola* Weise, 1887, *Ph. atra* (Fabricius, 1775), *Ph. undulata* Kutschera, 1860], *Colaphus hoeftii* (Ménétriés, 1832), *Entomoscelis adonidis* (Pallas, 1771), *Lixus albomarginatus* Boheman, 1843, *Melanobaris carbonaria* (Boheman 1836), *M. nigritarsis* (Boheman, 1844), *M. hochhuthi* (Faust, 1888) (более крупная форма, чем на *Sisymbrium loeseli*), *Aulacobaris janthina* (Boheman, 1836), *Ceutorhynchus rapae* Gyllenhal, 1837, *C. syrites*. Обильно цветущие куртины растения привлекают, вероятно, как источник дополнительного питания, и жуков, проходящих развитие на других видах сем. Brassicaceae: *Bruchela orientalis*, *Ceutorhynchus fabrilis*, *C. typhae* (Herbst, 1795), *C. sulcicollis* (Paykull, 1800), *C. granulicollis* (последний местами встречается в большом количест-

ве). В основании корней этого растения собраны и полифаги [*Otiorrhynchus raucus* (Fabricius, 1777), *Archeophloeus inermis* (Boheman, 1843), *Cycloderes pilosulus* (Herbst, 1796)], что совершенно необычно для консорций крестоцветных (однако не исключено, что эти виды используют катран лишь в качестве укрытия).

Одну из крупнейших консорций содержит *Sisymbrium loeselii*. Помимо двух специализированных форм (монофаг *Ceutorhynchus sisymbrii* и узкий олигофаг *Bruchela orientalis*⁷) она включает обширную группу широких и умеренных олигофагов: не менее 8 видов рода *Phyllotreta*, *Psylliodes tricolor* (Weise, 1888), *Ps. chrysocephalus* (Linnaeus, 1758), *Colaphus hoeftii*, *Entomoscelis adonidis*, *Ceutorhynchus sulcicollis*, *C. chalybaeus* Germar, 1824, *C. rapae*, *C. pulvinatus* Gyllenhal, 1837, *C. sophiae*, *C. erysimi* (Fabricius, 1787), *C. gallo-rhenanus* Solari, 1949, *C. assimilis* (Paykull, 1792), *Aulacobaris lepidii* (Germar, 1824), *A. janthina*, *Baris hochhuthi*. Большинство этих видов может встречаться вместе в одной ценопопуляции гулявника. Очень близкая по составу широких и умеренных олигофагов консорция сложилась на *Descurainia sophia*, виде, близкородственном гулявникам и произрастающем часто совместно с *Sisymbrium loeselii*. *Ceutorhynchus pulvinatus* и *C. sophiae* встречаются преимущественно на этих видах растений (предпочитая дескурайнию).

Уникальные группировки жуков содержит резеда желтая (*Reseda lutea*) — единственный местный представитель сем. Resedaceae. Основу ее консорций составляют региональные монофаги *Phyllotreta nodicornis* (Marsham, 1802), *Bruchela rufipes* (Olivier, 1790), *B. suturalis* (Fabricius, 1792) и *Aulacobaris picicornis* (Marsham, 1802). Характерен для резеды также *Phyllotreta procera* (Redtenbacher, 1849), однако он встречается и на нескольких видах крестоцветных. Показательно, что на резеду могут переходить и некоторое широкие олигофаги Brassicaceae [*Phyllotreta undulata* Kutschera, 1860, *Ph. cruciferae* (Goeze, 1777), *Ph. atra* (Fabricius, 1775), *Lixus albomarginatus* Boheman, 1843], а по литературным данным (Colonnelli, 2004), также некоторые скрытнохоботники [*Ceutorhynchus sulcicollis*, *C. contractus* (Marsham, 1802)].

Своеобразные комплексы складываются и на ряде видов крестоцветных, не содержащих монофагов. Консорция на *Cardamine amara*, произрастающем в тенистых влажных биотопах (часто по берегам ручьев и у выходов родников), включает как узких олигофагов сердечников [*Phyllotreta exclamationis* (Thunberg, 1784), *Ceutorhynchus cochleariae* (Gyllenhal, 1813)], так и некоторые виды, живущие также на жерушниках (*Rorippa* spp.) [*Phyllotreta flexuosa*, *Ph. dilatata*, *Ph. tetrastigma*, *Ceutorhynchus pervicax* Weise, 1883] или на сурепках (*Barbarea* spp.) (*Ceutorhynchus pectoralis* Weise, 1895).

На корнях *Clausia aprica* в петрофитных степях развиваются 3 широких олигофага из подсем. Baridinae, живущих на разных крестоцветных. Совместно они отмечены только на клаусии, но регулярно встречается на этом растении лишь *Aulacobaris violaceomicans* (*Melanobaris nigritarsis* предпочитает *Erucastrum armoracioides*, а *M. carbonaria* — *Crambe tataria*). На клаусии не отмечены скрытнохоботники и даже листоеды-блошки (последние, вероятно, в связи с наличием у листьев этого вида жесткого опушения).

Состав консорций многих крестоцветных в пределах ВРР подвержен заметной географической изменчивости и у некоторых видов, особенно находящихся на границе ареала, обеднен. Например, на кардари (*Cardaria draba*), произрастающей на ВРР только в пределах лесостепной зоны и, как правило, в рудеральных биотопах, живет 1 монофаг (*Ceutorhynchus turbatus*

⁷ На степных склонах жуки этого вида регулярно встречаются также на цветущих растениях *Sisymbrium polymorphum* (Murray) Roth (даже в отсутствие гулявника Лезеля). По Коротьеву (1990), на Таманском п-ове вид живет на *S. orientale* (L.) Scop.

Schultze, 1903) и собраны 11 широких олигофагов (в том числе пока отмеченная нами только на этом виде растения блошка *Phyllotreta erysimi* Weise, 1900). Однако в Причерноморье и на Юго-Востоке Европы на ней развиваются 4 монофага из сем. Curculionidae (Коротяев, 2012), из них 3 восточноевропейских вида [*Ceutorhynchus cardariae* Korotyaev, 1992, *C. merkli* Korotyaev, 2001 и *Melanobaris semistriata* (Boheman, 1836)] не известны на ВРР. Число широких олигофагов только из подсем. Ceutorhynchinae на кардании может достигать 21 (Cripps et al., 2006; цит. по: Коротяев, 2012). Из 7 скрытнохоботников — монофагов чесночницы (*Alliaria petiolata*) (Colonnelli, 2004) на ВРР обитает лишь *C. roberti* и нет европейских *C. constrictus* Marsham, 1802, *C. alliariae* H. Brisout, 1860, *C. alliaricola* Colonnelli, 1987, *C. scrobicollis* Neresheimer et Wagner, 1924, *C. sodalis* Colonnelli, 1987, а также распространенного на Кавказе *C. theonae* Korotyaev et Cholokava, 1989. Обедненностью характеризуются и группировки некоторых сибирских по происхождению растений. В частности, на резухе повислой (*Arabis pendula* L.) при наличии на ВРР одного специализированного вида — *C. robustus* Korotyaev, 1980 — не отмечен другой (*C. arborator* Korotyaev, 1998).

В качестве наглядного примера смены состава консорций на зональном уровне в пределах ВРР отметим комплексы жуков, складывающиеся на *Schivereckia podolica*. Если на каменистых известняках лесостепной зоны (Жигулевских гор и шиханов близ г. Стерлитамак) на ней регулярно встречаются *Ceutorhynchus unguicularis* C. G. Thomson, 1871 [отмечен также на *Arabis borealis* Andrz., = *A. sagittata* auct. non (Bertol.) DC.] и *Aulacobaris violaceomicans*, а также ряд листоедов из рода *Phyllotreta* (в том числе пустынно-степной вид *Phyllotreta pallidipennis*), то в аналогичных условиях в подтайге Кировской обл. (скальные известняковые обнажения в долине р. Немды) в реликтовой и изолированной популяции шиверекии (произрастающей здесь в массе) отмечены лишь местные виды крестоцветных блошек, а также широкий олигофаг *Ceutorhynchus typhae* и, вероятно, случайно, *C. sophiae*. На солонцеватых лугах в пойме р. М. Кинель (юг лесостепи Оренбуржья) на *Arabidopsis thaliana*⁸ собраны серии двух широких олигофагов: *C. piceolatus* C. Brisout, 1883 и *C. contractus* (Marsham, 1802). При этом в псаммофитных биотопах на юге подтайги на этом растении остается лишь *C. contractus* (Marsham, 1802).

Напротив, сообщества жуков на ряде рудеральных крестоцветных, широко представленных в нарушенных местообитаниях в пределах лесных зон, обычно изменяются постепенно и сравнительно незначительно. Так, на *Sisymbrium loeselii* в подтайге сохраняется богатая консорция с участием специализированных видов, а исчезают, либо становятся редкими, лишь некоторые преимущественно степные широкие олигофаги [*Phytoecia caerulea* (Scopoli, 1772), *Phyllotreta praticola*, *Ceutorhynchus pulvinatus*]. Далеко к северу от лесостепи распространены 5 из 6 региональных монофагов икотника (*Berteroa incana*).

Дифференциация консорций на растениях проявляется и на локальном уровне, а их состав зависит от обилия растений в конкретном местообитании или даже их индивидуальных особенностей. Например, весной 2009 г. на шиханах близ г. Стерлитамак *Ceutorhynchus kipchak* Korotyaev, 1996 был собран в местах массового цветения *Draba nemorosa* и отсутствовал там, где крупка произрастала в относительно небольшом количестве. Жуки *Ceutorhynchus potanini* концентрируются лишь на некоторых, преимущественно крупных подушковидных куртинах *Alyssum lenense*, и отсутствуют на большинстве других экземпляров даже в местах массового произрастания этого

⁸ Возможно, с резухкой Тяля связан также редкий на ВРР *Ceutorhynchus ?varius* Rey, 1895.

растения. Как в лесостепи, так и в подтайге в ценопопуляциях *Berteroa incana* одновременно обнаруживаются обычно от 1 до 3 (редко 4) из 5 специализированных на нем видов скрытнохоботников.

Рассмотренные в статье примеры позволяют сделать ряд обобщений. Наши данные согласуются с мнением о том, что насекомые заселяют кормовые растения очень неравномерно, а трофически специализированные фитофаги, как правило, стенотопнее своего кормового растения (Емельянов, 1965, 1967). Поэтому конкретные популяции растения часто заселены далеко не всем набором его потенциальных фитофагов, представленным в региональной фауне, а консорции одного вида растения в разных биогеоценозах имеют существенные различия. С другой стороны, чем шире ареал и биоценологические связи потенциального кормового растения, тем большее число видов консортов может на нем обитать, и тем более выражена пространственная дифференциация его консорции. Нередки случаи, когда растения в определенных ландшафтно-биоценологических условиях вообще не повреждаются фитофагами, хотя в других могут быть населены их многовидовыми группировками. Это лишний раз подчеркивает большое значение экологических условий местообитания, которые влияют как непосредственно на фитофагов, так и, вероятно, на физиологическое состояние (в том числе и резистентность) их кормовых растений.

Многофакторность процесса формирования консорций, а также особенности реагирования разных видов жуков на изменения конкретных параметров среды определяют сложность точного прогнозирования состава фитофагов в конкретной ценопопуляции растения. Лишь детальное изучение трофической специализации консортов, закономерностей биоценологического размещения с учетом совместной их встречаемости на кормовых растениях может позволить в той или иной степени решить данную задачу.

ВЫВОДЫ

1. На востоке Русской равнины наиболее богатые консорции растительоядных жесткокрылых связаны с крупными древесными растениями: на дубе (*Quercus robur*) и березах (*Betula pendula* и *B. pubescens*) зарегистрировано по 68 видов жуков-фитофагов из надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea, на осине (*Populus tremula*) — 54 вида, на некоторых ивах (*Salix viminalis* и *S. caprea*) — соответственно 50 и 45 видов. Видовое богатство жесткокрылых на небольших деревьях и кустарниках (отдельные виды ив, 2 вида ольхи, лещина) обычно колеблется от 50 до 30 (редко 20) видов. На полкустарниках и крупных травах из родов *Artemisia* и *Centaurea* максимальное число видов не превышает 30, на отдельных видах многолетних крестоцветных отмечено не более 25 видов. Небольшим видовым богатством (менее 10 видов) характеризуются консорции астрагалов и однолетних крестоцветных, а также некоторые древесные и травянистые растения из других семейств.

2. В консорциях древесных растений высока доля полифагов (круг кормовых растений которых включает преимущественно древесные и кустарниковые формы из разных семейств), которая может составлять 60—70 % (группировки на дубе, березах, ольхах, лещине). В консорциях травянистых растений многоядные виды довольно разнообразны только на крупных и обильных в биоценозах растениях из сем. Asteraceae (некоторые виды полыней и васильков), при этом их доля никогда не превышает 50 %. Напротив, на растениях небольших (особенно однолетних) и/или имеющих эффективные способы механической и биохимической защиты (астрагалы, виды из сем. крестоцветных) полифаги малочисленны или вообще отсутствуют.

3. Консорции видов (или групп морфологически близких видов) растений в крупных и экологически разнообразных родах (в частности *Salix*, *Artemisia*, *Centaurea*, *Astragalus*, *Rorippa*, *Sisymbrium*, *Alyssum*) характеризуются значительной самобытностью, которая часто проявляется не только в наличии региональных (реже истинных) монофагов, но и в разном составе олигофагов, а иногда и стенотопных полифагов.

4. Состав консорций отдельных видов растений подвержен пространственной дифференциации, а на границах ареалов растений (как древесных, так и травянистых) и в нетипичных для них биотопах комплексы жуков-фитофагов обычно существенно обеднены. От лесостепи до южной тайги происходит резкое обеднение консорций дуба, вяза, полыней и астрагалов; напротив, от подтайги до южной лесостепи наблюдается некоторое снижение разнообразия жуков на ивах.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Ю. Е., Галеева А. Х., Губанов И. А. и др. 1989. Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. Brassicaceae—Asteraceae. М.: Наука. 375 с.
- Арнольди Л. В., Заславский В. А., Тер-Минасян М. Е. 1965. Сем. Curculionidae — Долгоносики. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. М.; Л.: Наука. 485—621.
- Беньковский А. О., Орлова-Беньковская М. Я. 2009. Фауна жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Национального парка «Хвалынский». В кн.: Научные труды Национального парка «Хвалынский». 1. Саратов; Хвалынский: Научная книга. 10—24.
- Благовещенский В. В., Раков Н. С. 1994. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск: Печатный двор. 95 с.
- Бойко А. В. 2013. Особенности распространения видов рода *Artemisia* L. флоры Украины. Промышленная ботаника. 13: 73—79.
- Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. 1995. Определитель сосудистых растений центра Европейской России. М.: Аргус. 560 с.
- Дедюхин С. В. 2011. Особенности фауны жуков-фитофагов (Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) северной части островной Кунгурской лесостепи. Бюллетень МОИП. 2: 20—28.
- Дедюхин С. В. 2012. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология. Ижевск: Издательство «Удмуртский университет». 340 с.
- Дедюхин С. В. 2013. Трофическая специализация долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) (на примере фауны Вятско-Камского междуречья). Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 1: 68—84.
- Дедюхин С. В. 2014а. Новые данные по фауне и экологии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского региона и Среднего Предуралья. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 1: 73—84.
- Дедюхин С. В. 2014б. К фауне и экологии жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) Заволжья и Предуралья. Энтомологическое обозрение. 93 (3): 568—593.

- Дедюхин С. В. 2015. Разнообразие растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в степных сообществах лесостепи Высокого Поволжья. Энтомологическое обозрение. 94 (3): 626—650.
- Дедюхин С. В. 2016. Трофические связи и кормовая специализация растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) на востоке Русской равнины. Энтомологическое обозрение. 95 (2): 309—329.
- Дедюхин С. В., Созонтов А. Н., Есюнин С. Л. 2015. Интересные находки пауков и растительноядных жуков в лесостепи востока Русской равнины. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 1: 66—77.
- Дмитриева И. Н. 2005. Фауна и особенности экологии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) на севере лесостепи Приволжской возвышенности: Монография. Чебоксары. 180 с.
- Емельянов А. Ф. 1965. О существенных различиях консорциев доминантов и ассектаторов, проявляющихся в распределении цикадок-олигофагов по растениям. Ботанический журнал. 50 (2): 221—223.
- Емельянов А. Ф. 1967. Некоторые особенности распределения насекомых-фитофагов по кормовым растениям. XIX чтения памяти Н. Н. Холодовского. Л.: Наука. 28—65.
- Исаев А. Ю. 1994. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera: Apionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) Ульяновской области. Ульяновск. 77 с.
- Исаев А. Ю. 1997. Трофические и топические связи у фитофагов (на примере долгоносикообразных жуков, развивающихся на бобовых). В кн.: Проблемы экологии Ульяновской области. Тезисы докладов научной конференции. Ульяновск. 62—63.
- Исаев А. Ю. 2000. Дополнительные данные по фауне жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea: Apionidae, Dryophthoridae, Curculionidae) Ульяновской области. В кн.: Насекомые и паукообразные Ульяновской области. Ульяновск. 9: 65—82.
- Исаев А. Ю. 2001. Трофические связи долгоносиков рода *Tychius* Germ. (Coleoptera, Curculionidae) с астрагалами в лесостепи Среднего Поволжья. Энтомологическое обозрение. 80 (4). 819—822.
- Исаев А. Ю. 2005. Обзор фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Ульяновской области. Самарская Лука. Бюллетень. 16: 33—77.
- Исаев А. Ю. 2007. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ч. 3. Polyphaga—Phytophaga. Ульяновск: Вектор-С. 256 с.
- Исаев А. Ю., Зотов А. А. 2003. Находка в Ульяновской области *Adosomus roridus* Pall. (Coleoptera, Curculionidae) и дополнительные данные по фауне и экологии долгоносиков-клеонин юго-востока лесостепи Среднего Поволжья. В кн.: Природа Симбирского Поволжья. 4: 72—89.
- Коротяев Б. А. 1990. Материалы по фауне жуков надсемейства Curculionoidea (Coleoptera) Монголии и сопредельных стран. В кн.: Насекомые Монголии. Вып. 11. Л.: Наука. 216—234.
- Коротяев Б. А. 2012. Жуки-долгоносики подсемейства Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран: систематика, морфология, образ жизни, распространение. Диссертация в виде научного доклада на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: Зоологический институт РАН. 47 с.
- Коротяев Б. А., Чолокава А. О. 1989. Обзор жуков-долгоносиков подсем. Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны Грузии. Энтомологическое обозрение. 68 (1): 154—175.
- Овеснов С. А. 1997. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Издательство Пермского государственного университета. 252 с.
- Овеснов С. А. 2009. Кунгурская лесостепь: феномен или фантом? В кн.: Ботанические исследования на Урале. Материалы научной конференции, посвященной памяти П. Л. Горчаковского. Пермь: Издательство Пермского государственного университета. 270—275.
- Плантариум: Открытый иллюстрированный атлас сосудистых растений России и сопредельных стран. 2016. URL: <http://www.plantarium.ru>
- Рябинина З. Н., Князев М. С. 2009. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М.: Товарищество научных изданий КМК. 758 с.

- Сытин А. К. 2009. Астргалы (*Astragalus* L., Fabaceae) Восточной Европы и Кавказа: систематика, география, эволюция. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Санкт-Петербург: Ботанический институт РАН. 49 с.
- Тарасова Е. М. 2007. Флора Вятского края. Часть 1. Сосудистые растения. Киров: ОАО «Кировская областная типография». 440 с.
- Флора европейской части СССР. VI. 1987. А. А. Федоров (ред.). Л.: Наука. 254 с.
- Флора европейской части СССР. VII. 1994. Н. Н. Цвелев (ред.). СПб.: Наука. 317 с.
- Шернин А. И. 1974. Отряд Coleoptera — Жесткокрылые. В кн.: Животный мир Кировской области. 2. Киров: Издательство Кировского государственного педагогического института. 111—227.
- Юферев Г. И. 2001. Отряд Coleoptera — Жесткокрылые. В кн.: Животный мир Кировской области (беспозвоночные животные). 5. Дополнение. Киров: Вятский государственный педагогический университет. 120—180.
- Colonnelli E. 2004. Catalogue of Ceutorhynchinae of the World with a key to genera. Barcelona: Argania. 124 p.
- Korotyaev B. A., Filimonov R. V., Isaev A. Yu. 2000. Host plants of *Baris spitzyi* Hochhuth and *B. nesapia* Faust (Coleoptera, Curculionidae). Zoosystematica Rossica. 9 (2): 408.

CONSORTIAL ASSOCIATIONS OF PHYTOPHAGOUS BEETLES
(COLEOPTERA: CHRYSOMELOIDEA, CURCULIONOIDEA)
WITH PLANTS IN THE EAST OF THE RUSSIAN PLAIN

S. V. Dedyukhin

Key words: phytophagous beetles, Chrysomeloidea, Curculionoidea, East of the Russian Plain, consortia, food plants.

SUMMARY

Complexes of phytophagous beetles of the superfamilies Chrysomeloidea and Curculionoidea associated with a number of trees, bushes, and herbaceous plants in the East of the Russian Plain are described, their characteristic features and origin are discussed. It is found that consortia of the majority of the trees (comprising up to 70 phytophagous beetles) are dominated by polyphagous species, while in the herbaceous consortia (comprising up to 30 phytophagous beetles species), usually trophically specialized forms are prevailing. Consortia of particular species (or groups of morphologically close species) of plants in large and ecologically diverse genera (*Salix*, *Artemisia*, *Centaurea*, *Astragalus*, *Rorippa*, *Sisymbrium*, *Alyssum*) exhibit considerable specificity which is manifested not only in the presence of the regional monophagous species but also in a characteristic composition of the oligophagous and, occasionally, stenotopic polyphagous species. It is shown on a number of the examples that composition of the consortium of a particular plant species is not uniform in space, being most species-rich in the optimum zonal and landscape-biotope conditions. Complexes of phytophagous beetles usually are considerably depauperated at the boundaries of the plants' (both arboreal and herbaceous) ranges and in the habitats not typical for these plants. Phytophagous beetle consortia associated with oak, elm, wormwoods, and astragals are sharply decreasing in species numbers from the forest-steppe to southern taiga; on the contrary, the diversity of beetles associated with willows is somewhat decreasing from subtaiga to southern forest-steppe.