

Таксономический и хорологический анализ фауны растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) востока Русской равнины

Taxonomic and chorological analysis of the herbivorous beetle fauna (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) of the East part of Russian Plain

С.В. Дедюхин
S.V. Dedyukhin

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

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

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

Резюме. На востоке Русской равнины к настоящему времени зарегистрирован 1951 вид растительноядных жуков из 3 семейств Chrysomeloidea и 10 семейств Curculionoidea (исключая ксилофильные виды из семейств Cerambycidae и Scolytidae). Подавляющее большинство видов (89 %) приходится на 3 семейства: Curculionidae — 586 видов, Chrysomelidae — 429, Apionidae — 101 вид. Фауна изученного региона включает около 60 % видов фауны Русской равнины в целом и более чем в 1,5 раза богаче фауны Западносибирской равнины. К региональным особенностям фауны относятся весомая доля в ней как западных (западнопалеарктических и европейских) (24,5 %), так и восточных (преимущественно казахстанских, сибирских и трансказахстанских) (13 %) элементов, а также присутствие видов, имеющих ограниченные Восточной Европой ареалы. В фауне высока доля суббореальных (особенно степных) форм. Установлены заметные отличия в хорологической структуре региональных фаун двух ведущих семейств растительноядных жуков. В фауне Chrysomelidae ниже доля южных форм при повышенном проценте полизональных и бореальных видов. В противоположность им среди долгоносиков (Curculionidae) выше доля видов, ареалы которых тяготеют к южной части умеренного пояса.

Abstract. 1951 species of herbivorous beetles from 3 families of Chrysomeloidea and 10 families of Curculionoidea (excluding xylophilous species of the families Cerambycidae and Scolytidae) are recorded from the eastern part of the Russian Plain. The largest number of species (89%) belongs to three families, Curculionidae (586 species), Chrysomelidae (429 species) and Apionidae (101 species). The fauna of the region includes c. 60% of species found in the Russian Plain and is more than 1.5 times richer by species number in comparison with the West Siberian Plain. The fauna of the region is characterized by the presence of both the western elements (Western Palearctic and European, 24.5%), and the eastern elements (mainly Kazakhstan, Siberian and Trans-Asian, 13%), as well as species distributed in East Europe. A high proportion of sub-boreal (especially steppe) forms in

the region's fauna is also noteworthy. Significant differences in chorological structure between the two leading families of herbivorous beetles are shown. The leaf beetle (Chrysomelidae) fauna has a low percentage of southern forms, and a high percentage of polyzonal and boreal species, but the number of species of true weevils (Curculionidae) distributed in the southern part of the temperate climatic belt of Eurasia is considerably higher in the region.

Введение

Восток Русской равнины (далее ВРР) занимает обширную территорию, расположенную в пределах 53–60° с.ш., 48–57° в.д. Сюда входят следующие природные регионы: лесостепь Приволжской возвышенности, Низменного и Высокого Заволжья, Вятско-Камский регион, Среднее (с уникальным ландшафтным феноменом — Кунгурской островной лесостепью) и отчасти Южное (лесостепное) Предуралья. В широтном плане территория исследований охватывает региональный отрезок бореального экотона от юга средней тайги до южной лесостепи включительно. Общая протяженность этого природного надрегиона с севера на юг составляет около 900 км; с запада на восток — около 500 км. На территории ВРР расположены следующие административные регионы: Удмуртия, Татарстан, Чувашия, Кировская и Ульяновская области, север и центр Самарской и северо-запад Оренбургской областей, Пермский край и Башкортостан (на восток до Урала).

Данные по видовому составу листоедов и долгоносиков конкретных административных или природных регионов ВРР приводятся в большом числе публикаций (около 100). Наиболее обширные сведения содержатся в следующих работах: Лебедев [1906 (Lebedev, 1906)]; Яковлев [1910 (Yakovlev, 1910)]; Шернин [1974 (Shernin, 1974)]; Юферев [2001 (Yuferev,

2001)]; Исаев [1994а; 1994б, 2000, 2005, 2007 (Isaev, 1994а; 1994б, 1996; 2000, 2005, 2007)]; Исаев, Зотов [2003 (Isaev, Zotov, 2003)]; Егоров, Исаев [2006 (Egorov, Isaev, 2006)]; Исаев, Егоров, Егоров [2004 (Isaev et al., 2004)]; [Дмитриева, 2005 (Dmitrieva, 2005)]; Кадастр... [2007 (Cadastre..., 2007)]; Дедюхин [2010, 2011а, 2011б, 2012а, 2012б, 2013, 2014а, 2014б, 2015а, 2015б (Dedyukhin, 2010, 2011а, 2011б, 2012а, 2012б, 2013, 2014а, 2014б, 2015а, 2015б)]; Дедюхин, Никитский, Семенов [2005 (Dedyukhin et al., 2005)]; Дедюхин, Созонтов, Есюнин [2015 (Dedyukhin et al., 2015)]; Yunakov, Dedyukhin, Filimonov [2012]. Однако обобщенный анализ фауны растительноядных жуков в целом или отдельных групп жуков-фитофагов ВРР ранее не проводился.

Материал и методика

В основу статьи положен материал, собранный автором в течение многолетних (1990–2015 гг.) исследований, охвативших большую часть территории ВРР: все подзональные выделы, ландшафтных провинции и административные регионы (за исключением Чувашии). В ходе полевых работ совмещались два взаимодополняющих подхода: энтомологическое кошение в разных типах растительных ассоциаций и направленные сборы жуков с кормовых растений (путем стряхивания имаго с растения в сачок, обкашивания крон конкретных видов деревьев и кустарников, ручного сбора с разных частей растений и из почвы под ними, выведением имаго в лабораторных условиях из поврежденных частей растений, содержащих преимагинальные стадии).

Данные об общем распространении видов получены на основе анализа свыше 50 литературных источников. В качестве основных были использованы: Catalogue..., 2010, 2011, 2013, электронные базы данных: Fauna Europaea [2013] и Coleoptera Poloniae [2015], Определитель... [1965 (Кеу..., 1965)], работы Байтенова [1974 (Baitenov, 1974)], Коротяева [1980 (Korotyaev, 1980)], Медведева и Дубешко [1992 (Medvedev, Dubeshko, 1992)], Беньковского [Bien'kowski, 2004, 2011], Легалова [Legalov, 2006, 2010] и Лопатина [2010, (Lopatin, 2010)].

Результаты и обсуждение

Таксономический анализ фауны. К настоящему времени на ВРР зарегистрирован 1251 вид (с подвидами) из 3 семейств Chrysomeloidea и 10 семейств Curculionoidea (табл. 1). Система данных надсемейств (как и отряда Coleoptera в целом) в последние 20 лет претерпела существенные изменения, однако до сих пор не может считаться устоявшейся и имеет множество альтернативных вариантов [например, Alonso-Zarazaga, Lyal, 1999; Legalov, 2015; Oberprieler et al., 2007; Catalogue..., 2010, 2011, 2013; Bouchard et al., 2011]. Поэтому в настоящей работе использовался комбинированный вариант, удобный для реше-

Таблица 1. Таксономическая структура фауны растительноядных жуков востока Русской равнины
Table 1. Taxonomic structure of the herbivorous beetle fauna of the East Part of the Russian Plain

Таксоны	Число видов	% в фауне
CHRYSOMELOIDEA	490	39,2
Cerambycidae	39	3,1
Chrysomelidae	429	34,3
Zeugophorinae	4	0,9
Orsodacninae	1	0,3
Donaciinae	28	6,5
Criocerinae	12	2,8
Synetinae	1	0,3
Clytrinae	21	4,9
Cryptocephalinae	58	13,5
Eumolpinae	6	1,4
Chrysomelinae	62	14,5
Galerucinae	32	7,4
Alticinae	173	40,3
Hispinae	1	0,3
Cassidinae	30	7,0
Bruchidae	22	1,8
CURCULIONOIDEA	761	60,8
Nemonychidae	2	0,2
Anthribidae	17	1,4
Anthribinae	11	78,6
Urodontinae	6	21,4
Rhynchitidae	19	1,5
Attelabidae	3	0,2
Apionidae	101	8
Nanophyidae	10	0,8
Dryophthoridae	7	0,6
Eirrhiniidae	14	1,1
Curculionidae	586	47,0
Molytinae	25	4,3
Cryptorhynchinae	3	0,5
Cossoninae	10	1,7
Lixinae	64	10,9
Baridinae	20	3,4
Conoderinae	2	0,3
Ceutorhynchinae	153	26,1
Orobitidinae	1	0,1
Curculioninae	160	27,3
Bagoinae	20	3,4
Hyperinae	21	3,6
Cyclominae	2	0,3
Entiminae	105	17,9
Scolytidae	2	0,2
Всего	1251	100

Примечание. Для надсемейств и семейств указана доля в фауне жуков-фитофагов в целом; для подсемейств — доля видов (в процентах) от конкретного семейства.

Notes: Share of species in the herbivorous beetle fauna is given for subfamilies and families, while percentage of species is provided for subfamilies.

ния задач сравнительной фаунистики. С одной стороны, в ней учтён ряд нововведений в системе Curculionoidea (разделение трубокёртов на Attelabidae и Rhynchitidae; выделение Eirrhinidae из семейства Curculionidae, включение Urodontidae в качестве подсемейства в семейство Anthribidae), но сохранён статус семейства за короедами (Scolytidae). Arionidae и Nanophyidae также рассматриваются как отдельные семейства, хотя всё больше работ [Легалов, 2006 (Legalov, 2006); Bouchard et al., 2011; Legalov, 2015] в которых они включаются в семейство Brentidae. Традиционно принимаются системы надсемейства Chrysomeloidea и семейства Chrysomelidae [Key... (Определитель..., 1965); Беньковский, 2011 (Bien'kowski, 2011)]. Хотя в настоящее время обособлено выделение из листоедов семейства Megalopodidae (в местной фауне представленного подсемейством Zeugophorinae) и Orsodacnidae, в статье эти группы оставлены в составе семейства Chrysomelidae. Напротив, зерновки (Bruchidae), резко отличающиеся от листоедов экологически, продолжают рассматриваться как отдельное семейство.

В указанное количество не включены несколько видов, указываемых в литературе, обитание которых на ВРР вызывает большие сомнения, а также дендробионтные ксилофильные формы из семейств Cerambycidae и Scolytidae (не анализируемые в данной работе). Однако все достоверно отмеченные в регионе виды долгоносикообразных жуков (в том числе и немногочисленные ксилофаги) учтены. Непосредственно в ходе наших исследований на ВРР удалось обнаружить 1079 видов, остальные (172) известны пока только по литературным данным. Общую степень изученности региональной фауны можно считать высокой (вероятно, не менее 90 % от реального количества видов).

Как следует из таблицы 1, видовое богатство долгоносикообразных жесткокрылых (761 видов) в фауне ВРР в полтора раза выше, чем изученных групп листоедообразных жуков (490 видов). Подавляющее число видов (89 %) приходится на 3 семейства: Curculionidae — 586 видов, Chrysomelidae — 429 видов и Arionidae — 101. На уровне подсемейств в фауне листоедов резко преобладают Alticinae (143 вида; 40 % фауны семейства), гораздо менее разнообразны Chrysomelinae (62 вида; 14,5 %) и Cryptocerphalinae (58 видов; 13,5 %); среди настоящих долгоносиков весомую долю занимают 4 подсемейства: Curculioninae (160 видов; 27,3 %), Ceutorhynchinae (153 видов; 26,1 %), Entiminae (105 видов; 17,9 %) и Lixinae (64 вида; 10,9 %).

В пределах европейской части бывшего СССР (без Кавказа) обитает около 1950 видов из рассматриваемых групп жесткокрылых (не считая усачей и короедов), из них 640 видов Chrysomelidae и 1250 видов Curculionoidea [Определитель..., 1965 (Key..., 1965); Bien'kowski, 2004], а по последним данным фауна Европы включает 1758 видов Chrysomelidae и более 4500 видов Curculionidae [Audisio et al., 2015] (следо-

вательно, около 5000 видов Curculionoidea). Таким образом, на ВРР сосредоточено около 60 % видов фауны Русской равнины, но менее 20 % видов жуков-фитофагов Европы. Несомненно, последнее обусловлено очень богатыми фаунами горных областей Центральной и Юго-Западной Европы и её средиземноморского побережья.

Показательно сравнение уровня видового разнообразия фауны ВРР с другими достаточно полно изученными региональными фаунами Палеарктики. Фауна жуков-фитофагов ВРР гораздо менее разнообразна, чем фауна Средней Европы (1700 видов) [Freude et al., 1981] (только в Польше — около 1450 видов [Coleoptera Poloniae, 2015]) и особенно фауна средиземноморских стран. Например, в Италии (с островами) обитает почти 3000 видов долгоносикообразных жуков и листоедов, среди которых высока доля эндемиков [Abbazzi et al., 1995; Biondi et al., 2013]. Фауна ВРР беднее также фауны Северного Кавказа, включающей 400–500 видов Chrysomelidae [Ярошенко, 1994 (Yaroshenko, 1994)] и около 1000 видов Curculionoidea [Коротяев, 2000 (Korotyaev, 2000)]. При этом она несколько богаче, чем фауна Фенноскандии и Балтии (1150 видов) [Silfverberg, 2004]; более чем в 1,5 раза более разнообразна, чем фауна Западно-Сибирской равнины в целом (750 видов) [Мордкович и др., 2002 (Mordkovich et al., 2002)], не менее чем в 3 раза богаче фауны европейского северо-востока России (400–450 видов) [Седых 1974 (Sedykh, 1974); Медведев и др., 2001 (Medvedev et al., 2001); Долгин, Беньковский, 2009 (Dolgin, Bien'kowski, 2009)] и в 5–6 раз разнообразнее фауны Северо-Восточной Азии (севера Дальнего Востока), включающей приблизительно 200 видов растительноядных жуков, из них долгоносиков чуть более 100 видов [Konstantinov et al., 2009]. При этом на Камчатке обитает около 100 видов листоедов и долгоносиков, вместе взятых [Медведев, Коротяев, 1980 (Medvedev, Korotyaev, 1980)]. Таким образом, уровень видового разнообразия фауны растительноядных жуков ВРР можно оценить как средний для фаун природных регионов Палеарктики в целом и высокий для фаун равнинных территорий умеренного надпояса (особенно в сравнении с районами, лежащими севернее или восточнее).

Помимо общего видового богатства, важным показателем, характеризующим фауну растительноядных жуков, является соотношение ведущих семейств. Если в тундровых и таёжных фаунах, в целом очень обеднённых, количество видов Chrysomelidae и Curculionidae примерно равно [Медведев, Коротяев, 1980 (Medvedev, Korotyaev, 1980)], то в южных фаунах (особенно в пределах степной и пустынной зон и на Кавказе) наблюдается резкое преобладание долгоносиков над листоедами [Коротяев, 2000 (Korotyaev, 2000); Konstantinov et al., 2009]. Аналогичная картина и в фауне ВРР. Еще одна черта региональной фауны — высокая доля семейства Arionidae (8,5 % от фауны жуков-фитофагов в целом и 13,2 %

от фауны Curculionoidea), что также характерно для суббореальных фаун западного типа. При этом видовое богатство Arionidae резко уменьшается не только в северном, но и в восточном направлении (особенно при переходе в центральный сектор Палеарктики). Если в степях Предкавказья семейды составляют 10–12 % надсемейства, тогда как в Туве всего 3 % [Konstantinov et al., 2009]. Показательно, что во всей азиатской части России (вместе с Дальним Востоком) видовое богатство этой группы не намного больше (112 видов) [Legalov, 2010], чем на ВРР. А на Западносибирской равнине известно всего чуть более 60 видов семейдов [Legalov, 2010].

Таким образом, как по уровню видового богатства, так и по соотношению ведущих групп жуков фитофагов (в частности Curculionidae и Chrysomelidae) фауна растительноядных жуков ВРР близка к западнопалеарктическим суббореальным фаунам.

Ареалогический анализ фауны. За основу выделения типов ареалов положен секторальный (долготный) принцип. При этом секторальное разделение Палеарктики понимается в широком плане [по Городкову, 1984 (Gorodkov, 1984)], с выделением западного (на восток до Урала), центрального (Казахстан, Средняя и Центральная Азия, Сибирь до Енисея и Байкала) и восточного (Восточная Сибирь, Дальний Восток, Центральный и Восточный Китай) секторов.

При установлении групп ареалов более подробно рассматривается распространение видов в пределах Восточной Европы и ближайших регионах. В анализе по возможности не учитывались части ареалов, образовавшиеся в результате случайного завоза или интродукции (например, из Европы в Северную Америку). За исключением космополитных, формирование которых также преимущественно связано с человеком [Городков, 1984 (Gorodkov, 1884)].

В фауне ВРР выделено 9 основных ареалогических комплексов (некоторые включают ряд ареалогических групп). Ниже приводится их краткая характеристика.

I. Космополитный (включая мультирегиональный). Ареал охватывает, по меньшей мере, несколько зоогеографических царств.

II. Голарктический. Виды, распространённые на территории Палеарктики и Северной Америки.

III. Транспалеарктический. Ареалы охватывают все три сектора Палеарктики.

3.1. Транспалеарктическая группа. Наиболее широкие палеарктические ареалы от Северной Африки до Дальнего Востока.

3.2. Трансевразийская группа. Ареалы от Западной Европы через Северную и Центральную Азию до Дальнего Востока.

3.3. Евро-сибирско-дальневосточная группа. Ареалы, близкие к предыдущей группе, но без Передней, Средней и Центральной Азии.

IV. Субтрансевразийский. Включает виды с широкими евразийскими ареалами, но ограниченные в распространении на юго-запад Центральной (Сред-

ней) Европой (виды отсутствуют в Европейском Средиземноморье и Северной Африке). Подавляющее большинство таких форм, вероятно, североазиатского генезиса.

V. Западно-центральнопалеарктический. Ареалы охватывают западный и центральный секторы Палеарктики.

5.1. Западно-центральнопалеарктическая группа. Ареалы включают Средиземноморье (часто с Северной Африкой), Европу, Центральную (включая Среднюю) Азию и Сибирь (до Алтая или Байкала и Монголии).

5.2. Евро-сибирская (с западнопалеаркто-сибирской) группа. Виды широко распространены в Европе и Сибири (иногда в Северной Африке и Передней Азии), часто также в Западном и Северном Казахстане, но отсутствуют в Средней и Центральной Азии.

5.3. Западнопалеаркто-среднеазиатская (средиземноморско-туранская) группа. Ареалы в основном охватывают территорию Древнего Средиземья: южную половину Европы, Переднюю и Среднюю Азию (особенно Туранскую низменность), часто Северную Африку. Но виды этой группы отсутствуют в Сибири. На юге ВРР участки ареалов этих видов представлены в виде иррадиаций (часто островного характера).

VI. Западнопалеарктический. Ареалы, ограниченные западным сектором Палеарктики.

6.1. Западнопалеарктическая (с западноевразийской) группа. Виды распространены на большей части Западной Палеарктики (Европа, в том числе средиземноморская, Кавказ, Малая Азия, часто, но не всегда, Передняя Азия и Северная Африка).

6.2. Европейская группа. Виды распространены на большей части Европы (включая Северный Кавказ) или только в Центральной и Восточной Европе.

6.3. Восточноевропейская группа. Основной ареал охватывает лишь районы Русской равнины (как правило, её южную часть) и иногда степи Предкавказья. На запад такие виды доходят не далее востока Польши, Венгрии, Западного Причерноморья, на восток — не далее Урала и Северо-Западного Казахстана.

VII. Центральнопалеарктический. Евразийские ареалы, охватывающие внутриконтинентальные районы центрального сектора Палеарктики (Центральную и Среднюю Азию, Сибирь, Казахстан, Прикаспийскую низменность) с иррадиациями в соседние районы (в том числе в Предуралье и Поволжье).

6.1. Центральнопалеарктическая группа. Виды широко распространены в Центральной Палеарктике (в том числе и в аридных областях Средней Азии).

6.2. Восточноевро-казахстанско-сибирская группа. Обширная группа, в основном степных видов, ареалы которых той или иной мере включают Восточную Европу (на запад до Поволжья, Причерноморья или даже Паннонской низменности), Казахстан (кроме Южного) и Сибирь (до Алтая, иногда до Предбайкалья и Северной Монголии).

6.3. Восточноевро-казахстанская группа. Виды, центральные части ареалов которых охватывают степ-

ные и полупустынные районы Казахстана. На восток некоторые из них распространены до степей Монголии, на северо-запад — до южной лесостепи Поволжья, иногда до Причерноморья.

6.4. *Восточноевро-сибирская группа.* Немногочисленные виды, распространённые в Сибири и Восточной Европе, но отсутствующие в аридных регионах Казахстана и Центральной Азии.

VIII. Центрально-восточнопалеарктический. Основные ареалы охватывают центральный и восточный секторы Палеарктики.

IX. Амфипалеарктический. Виды имеют два резко разделённых отрезка ареала (европейский и дальневосточный) с дизъюнкцией на территории Сибири.

Как следует из таблицы 2, основу фауны ВРР составляют широко распространённые виды западно-центральнопалеарктического (34,5 %) и транспалеарктического (с субтрансевразиатским) (22 %) комплексов. Черты своеобразия региональной фауны проявляются в весомой доле западнопалеарктических (включая европейские) (24,5 %), при заметном участии восточных (центральнопалеарктических и центрально-восточнопалеарктических) (13 %) форм. Многие из них в пределах ВРР находятся на границах или в островных частях ареалов.

Из многочисленной группы западнопалеарктических и европейских форм, во-первых, следует отметить представителей неморального комплекса, разнообразие которых на ВРР закономерно снижается не только в северном, но и в восточном направлении. Некоторые виды, связанные с широколиственными деревьями, на ВРР известны только или преимущественно в лесостепи Приволжской возвышенности. Это *Magdalis exarata* (Brisout de Barneville, 1862), *Coeliodes rana* (Fabricius, 1787), *Bradybatus kellneri* Bach, 1854, *Anthonomus spilotus* Redtenbacher, 1849, *Curculio pellitus* (Boheman, 1843), *Orchestes subfasciatus* Gyllenhal, 1835, *O. pilosus* (Fabricius, 1781), *O. betuleti* Panzer, 1795, *Otiorynchus pilosus* Gyllenhal, 1834, *Polydrusus picus* (Fabricius, 1792). Значительная же часть неморальных форм, в том числе связанных с дубом, останавливается в распространении на восток на территории Вятско-Камского междуречья, Высокого Заволжья или в Предуралье (*Attelabus nitens* (Scopoli, 1763), *Coeliodes trifasciatus* Bach, 1854, *C. transversealbofasciatus* (Goeze, 1777), *Curculio venosus* (Gravenhorst, 1807), *C. nucum* Linnaeus, 1758, *C. glandium* Marsham, 1802, *Trachodes hispidus* (Linnaeus 1758), *Acalles echinatus* (Germar, 1824), *Orchestes quercus* (Linnaeus, 1758),

Таблица 2. Ареалогическая структура фауны растительноядных жуков востока Русской равнины
Table 2. Arealogical structure of the herbivorous beetle fauna of the East part of the Russian Plain

Ареалогические комплексы и группы	Chrysomeloidea	Cerambycidae	Chrysomelidae	Bruchidae	Curculionioidea	Anthribidae	Rhynchitidae, Attelabidae	Aplonidae	Dryophthoridae, Eirrhiniidae	Curculionidae	Другие сем.	Всего
Космополитный	2	0	0	2	3	0	0	0	3	0	0	
Голарктический	20	0	19	1	37	1	1	2	6	27	0	5
Транспалеарктический	100	2	96	2	122	3	8	16	3	92	0	53
<i>Транспалеарктическая</i>	21	0	21	0	47	1	3	13	0	30	0	222
<i>Трансевразиатская</i>	62	2	59	1	44	1	5	2	3	32	1	68
<i>Евро-сибиро-дальневосточная</i>	17	0	16	1	31	1	0	0	0	30	0	106
Субтрансевразиатский	26	0	26	0	27	0	2	1	0	24	0	48
Западно-центральнопалеарктический	187	15	165	7	247	6	5	40	2	188	6	53
<i>Западно-центральнопалеарктическая</i>	110	13	91	6	148	3	5	24	2	112	2	434
<i>Евро-сибирская (с западнопалеаркто-сибирской)</i>	52	1	51	0	74	3	0	9	0	58	4	258
<i>Западнопалеаркто-среднеазиатская</i>	25	1	23	1	25	0	0	7	0	18	0	126
Западнопалеарктический	103	14	81	8	197	4	4	35	4	145	5	50
<i>Западнопалеарктическая</i>	65	8	51	6	104	2	4	19	0	75	4	300
<i>Европейская</i>	27	0	26	1	69	1	0	12	4	52	0	169
<i>Восточноевропейская</i>	11	6	4	1	24	1	0	4	0	18	1	96
Центральнопалеарктический	45	7	37	1	109	4	1	6	2	96	0	35
<i>Центральнопалеарктическая</i>	13	2	11	0	44	3	0	1	1	39	0	154
<i>Восточноевро-казахстано-сибирская</i>	8	1	7	0	46	1	1	3	1	40	0	57
<i>Поволжско-казахстанская</i>	23	4	17	2	11	0	0	0	0	11	0	54
<i>Восточноевро-сибирская</i>	1	0	1	0	8	0	0	2	0	6	0	34
Центрально-восточнопалеарктический	5	1	4	0	10	0	0	0	0	10	0	9
Амфипалеарктический	0	0	0	0	8	0	0	0	1	4	3	15

O. hortorum (Fabricius, 1792), *O. sparsus* Fahraeus, 1843, *Exomias pellucidus* (Boheman, 1834), *Otiiorhynchus scopularis* Hochhuth, 1847). При этом по литературным сведениям [Legalov et al., 2007] в горных широколиственных лесах Южного Урала на дубе обнаружен всего один специализированный вид — *Archarius pyrrhoceras* (Marsham, 1802). Хотя фауна жуков-фитофагов (особенно долгоносиков) Урала остаётся изученной явно недостаточно, и в дальнейшем можно ожидать обнаружения на дубе некоторых других видов, резкое обеднение группы видов, тесно связанных с дубом, на Южном Урале закономерно. Не доходят до Сибири и многие неморальные формы, обитающие на травянистых растениях широколиственных лесов и их опушек (*Longitarsus pulmonariae* Weise, 1893, *Dibolia foersteri* Bach, 1859, *Kalcapion pallipes* (Kirby, 1808), *Ceutorhynchus roberti* Gyllenhal, 1837, *Prisistus kuntzei* (Smreczynski, 1957), *Mogulones abbreviatulus* (Fabricius, 1792), *M. raphani* (Fabricius, 1792), *Coeliastes lamii* (Fabricius, 1792), *Datonychus urticae* (Boheman, 1845), *Hypera plantaginis* (DeGeer, 1775)), а также ряд околородных и водных форм (*Dieckmanniellus gracilis* (Redtenbacher, 1849), *Sphaenophorus striatopunctatus* (Goeze, 1777), *Gymnetron villosulum* Gyllenhal, 1838, *Bagous validus* Rosenhauer, 1847, *B. robustus* Brisout, 1863, *B. petro* (Herbst, 1795)).

Однако на БРП (или на Южном Урале) на границах распространения находятся и многие европейские и средиземноморские степные и луговые формы. На данный факт при характеристике степной колеоптерофауны Заволжья и Предуралья обращал внимание еще С.И. Медведев [1950 (Medvedev, 1950)]. В качестве примеров назовём *Vadonia unipunctata* (Fabricius, 1787), *Dorcadion equestre* (Laxmann, 1770), *Theophilea subcylindricollis* Hladil, 1988, *Phytoecia scutellata* (Fabricius, 1792), *Aphthona placida* Kutschera, 1864, *Longitarsus medvedevi* Shapiro, 1956, *L. brisouti* Heikertinger, 1912, *Timarcha tenebricosa* (Fabricius, 1775), *Chrysolina analis* (Linnaeus, 1767), *Bruchidius marginalis* (Fabricius, 1777), *Nemonyx lepturoides* (Fabricius, 1801), *Pseudomechoris aethiops* (Bach, 1854), *Bruchela rufipes* (Olivier, 1790), *Omphalopion buddebergi* (Bedel, 1887), *O. laevigatum* (Paykull, 1792), *Diplapion sareptanum* (Desbrochers, 1867), *Protapion ononidis* (Gyllenhal, 1827), *Hemitrichapion pavidum* (Germar, 1817), *Liparus coronatus* (Goeze, 1777), *Lixus punctirostris* Boheman, 1842, *Leucophyes pedestris* (Poda, 1761), *Mecaspis alternans* (Herbst, 1795), *Labiatricola melas* (Boheman, 1836), *Aulacobaris picicornis* (Marsham, 1802), *Ceutorhynchus sulcatus* C. Brisout, 1869, *Calosirus terminatus* (Herbst, 1795), *Oprohinus consputus* (Germar, 1824), *Ranunculiphilus faeculentus* (Gyllenhal, 1837), *Prisistus suturalba* (Schultze, 1903), *Glocianus pilosellus* (Gyllenhal, 1837), *Datonychus paszlawskyi* (Kuthy, 1890), *D. transsylvanicus* (Schultze, 1897), *Phrydiuchus augusti* Colonelli, 2003, *Ph. topiarius*

(Germar, 1824), *Anthonomus germanicus* Dieckmann, 1968, *Pseudorchestes ermishi* (Dieckmann, 1958), *Gymnetron rostellum* (Herbst, 1795), *Pachytychius transcaucasicus* Pic, 1913 *Thamnurgus caucasicus* Reitter, 1887, *Th. petzi* Reitter, 1901.

Восточноевропейским распространением (иногда с включением Северного Кавказа и востока Средней Европы) характеризуются 35 видов (2,5 %). Например, это преимущественно лесостепные (*Chrysolina limbata russiella* Bienkowski et Orlova-Bienkowskaja, 2011, *Micriplontus mirabilis* (Korotyaev, 1980), *Exomias lebedevi* (Roubal, 1926), *Urometopus nemorum* L. Arnoldi, 1969, *Argoptochus lukjanovishi* L. Arnoldi, 1965)) и восточнопричерноморские степные (*Bruchidius myobromae* (Motschulsky 1873), *Lixus canescens* Steven, 1829, *Ceutorhynchus lothari* Kryzhanovskaya, 1993, *Gymnetron sauramatium* Arzanov, 2006) формы, а также аркто-температный *Phyllobius dahli* Korotyaev, 1984 и придонско-приволжско-южноуральский палеоэндемик с алтайским родством *Chrysolina roddi* (Jacobson, 1896).

Как отмечено выше, обращает на себя внимание большое число в фауне восточных форм, особенно с центральнопалеарктическими типами ареалов (153 вида; свыше 12 %). При этом подавляющее большинство из них являются степными (или даже пустынно-степными) видами туранского (например, *Dorcadion glycyrrhizae* (Pallas, 1773), *Cryptocephalus coronatus* Suffrian, 1847, *Chrysolina susterai* Bechyne, 1950, *Rhabdorrhynchus karelini* (Fahraeus, 1842), *Maximus strabus* (Gyllenhal, 1834), *Ceutorhynchus scythia* Korotyaev, 1980, *C. psoropygus* Iablokov-Khnzorian, 1971, *Tychius karkaralensis* Bajtenov, 1974) или казахстанско-монгольского происхождения. К последним, в частности, относятся *Tychius uralensis* Pic, 1902, *Temnocerus subglaber* (Desbrochers, 1897), *Trigonorhinus dolgovi* (Korotyaev, 1977), *Sphaeroptochus fasciatus* (Gebler, 1830), обитающие в кустарниковых степях североазиатского типа и трофически связанные с караганами (в регионе с *Caragana frutex* (L.) С. Koch.) или спиреями. Ограниченным западноказахстано-приуральским ареалом характеризуется петрофильно-степной вид *Stephanocleonus ignobilis* Faust, 1883. К лесо-луговым же из них относятся лишь некоторые восточноевро-западносибирско-алтайские формы: *Tatyanapion laticeps* (Desbrochers, 1870) и *Cyanapion gnarum* (Faust, 1890).

Сравнительно небольшая группировка имеет преимущественно трансасиатское (сибирско-казахстанско-дальневосточное) распространение (на запад до Предуралья или Поволжья) (15 видов; 1,5 %). Она включает в основном таёжные, лесные или луговые формы (*Brachyta varibilis* (Gebler, 1817), *Gonioctena sibirica* (Weise, 1893), *Longitarsus aphthonoides* Weise, 1887, *Ceutorhynchus robustus* Korotyaev, 1980, *Miarus atricolor* Morimoto, 1983, *Gymnetron terminassiana* Smreczynski, 1975, *Phyllobius crassipes* Motschulsky, 1860), лишь отдельные виды характер-

ны для степей южной части Северной Азии (*Pallasiola absinthii* (Pallas, 1773) и *Tychius albolineatus* Motschulsky, 1859).

В целом весомая доля азиатских видов выступает в качестве одной из важнейших особенностей фауны ВРР (в сравнении с более западными региональными фаунами Европы).

Голарктические элементы составляют лишь 4 % фауны. К данному комплексу относятся, например, *Chrysolina lapponica* Linnaeus, 1758, *Phyllotreta zimmermanni* Srotch, 1873, *Kytorhinus pectinicornis* Melichar, 1912, *Notaris aethiops* (Fabricius, 1792), *Ceutorhynchus querceti* (Gyllenhal, 1813), *Tychius tectus* LeConte, 1876, *Hypera diversipunctata* (Schrank, 1798), *Otiorrhynchus nodosus* (O.F. Mueller, 1764), *Sitona lineellus* (Bonsdorff, 1785). При этом низкий процент видов с голарктическими ареалами характерен для южных фаун [Легалов, 1998 (Legalov, 1998)].

Отдельно остановимся на формах, имеющих разорванные в долготном направлении (дизъюнктивные) ареалы реликтового типа (45 видов; 3,5 % фауны). Среди них к амфипалеарктической группе относятся 8 видов долгоносикообразных жуков, в частности, *Nanophyes globiformis* Kiesenwetter, 1864, *Nanophyes brevis* Boheman, 1845, *Magdalis armigera* (Geoffroy, 1785), *M. cerasi* (Linnaeus 1758), *Curculio villosus* Fabricius, 1781 (последние два вида связаны с дубом).

Ряд видов имеют меньшие разрывы ареалов (при ареалогическом анализе они рассматриваются в соответствующих общему контуру их ареалов комплексах). Наиболее крупную группировку из них составляют виды ангарского происхождения (сибиро-дальневосточные, сибирские и южносибирско-казахстанские), отсутствующие в пределах Западносибирской равнины. Она включает как степные (*Chrysolina ordinata* (Gebler, 1923), *Aphthona tolli* Ogloblin, 1926, *Ceutorhynchus weisei* Schultz, 1898, *C. potanini* Korotyaev, 1980, *C. tesquorum* Korotyaev, 1980, *C. kaszabi* Korotyaev, 1980, *Tychius alexii* (Korotyaev, 1991), *Parameira gebleri* Faust, 1893), так и лесные виды (*Gonioctena sibirica* (Weise, 1893), *Ceutorhynchus robustus* Korotyaev, 1980, *Ranunculiphilus inclemens* (Faust, 1888), *Miarus atricolor* Morimoto, 1983) и даже аркто-бореальные элементы (*Dorytomus amplipennis* Tournier, 1874, *Hypera ornata* (Carpionmont, 1868)). Представители первой и третьей групп (а также виды с голарктическими дизъюнктивными ареалами — *Kytorhinus pectinicornis* Melichar, 1912 и *Tychius tectus* LeConte, 1876) на ВРР выступают как плейстоценовые реликты перигляциальных ландшафтов (тундро-лесостепей и холодных степей сибирского типа), тогда как лесные виды ангарского комплекса — как реликты плювиальных стадий межледниковий, когда восстанавливались лесные связи гор Южной Сибири и востока Европы. Часть этих форм в Западной Палеарктике известна только на ВРР, другие имеют также изолированные участки ареалов (или аллопатрические формы) в горах Центральной Европы

(*Ranunculiphilus inclemens*, *Dorytomus amplipennis*), Малой Азии (*Ceutorhynchus weisei*) [Коротяев, 2012 (Korotyaev, 2012)] или на Кавказе и в Альпах (*Kytorhinus pectinicornis*) [Легалов, 2011 (Legalov, 2011)].

С гор Центральной Европы описаны очень близкие к *Ranunculiphilus inclemens* и *Dorytomus amplipennis* виды [*R. pseudinclemens* Dieckmann, 1969 и *D. carpathicus* (Petryszak, 1984)]. При этом *Dorytomus amplipennis* обычно считается азиатским подвидом голарктического *Dorytomus rufulus* (Mannerheim, 1853) (номинативный подвид в Северной Америке) [Хрулёва, Коротяев, 1999 (Khruleva, Korotyaev, 1999); Catalogue..., 2011]. Однако, по мнению Б.А. Коротяева (личное сообщение), эта форма, вероятно, должна рассматриваться как самостоятельный вид.

Другую группу дизъюнктивных форм составляют виды с преимущественно европейским распространением (7 видов). Из них *Oreina caerulea* (Olivier, 1790) и *Thamnurgus petzi* Reitter, 1901 — виды горного средневропейского генезиса, в холодные и, по-видимому, достаточно влажные периоды (межстадиалы) плейстоцена распространившиеся в лесостепь Русской равнины (сниженные альпийцы). Оба они встречаются и на Урале. Европейскими формами, известными в России только на ВРР, являются *Squamapion origani* (Planet, 1918) и *Bagous rotundicollis* Boheman, 1845 (в дальнейшем вероятно их обнаружение и западнее Волги). Отдельно следует отметить находки в лесостепи Заволжья *Gymnetron sauramatum* Arzanov, 2006 (описанного и до последнего времени известного лишь из Ростовской области) и *Ceutorhynchus subpilosus* C. Brisout, 1869 (причерноморско-переднеазиатского вида, в России обнаруженного пока только на известняковой горе-останце (шихан Тратая) в Предуралье).

Сравнительный анализ семейств Chrysomelidae и Curculionidae показал заметные отличия в хронологической структуре региональных фаун этих групп. Во-первых, в фауне листоедов выше доля видов с очень широкими палеарктическими ареалами (61 % против 48 % у долгоносиков). Напротив, среди долгоносиков выше процент видов с западнопалеарктическим и европейским распространением (25 % против 18 %). При этом восточноевропейские ареалы имеют 18 видов долгоносиков и всего 4 вида листоедов. Во-вторых, на центральнопалеарктический комплекс среди Curculionidae приходится 16,5 % видов, тогда как у Chrysomelidae — всего 9,5 %. Последнее связано с гораздо большим значением востока Древнего Средиземья как центра разнообразия ксерофильных групп долгоносиков (в частности подсемейства Lixinae), чем листоедов (большинство групп которых проявляют мезофильные или гигрофильные черты).

Поясно-зональный анализ фауны. Во избежание разных трактовок остановимся на принципах выделения широтных группировок, используемых в данной работе. В связи с тем, что зональное распро-

странение видов может меняться в разных секторах Палеарктики и горных странах [Городков, 1984 (Gorodkov, 1984)], нами учитывались распространение и ландшафтно-биотопическая приуроченность видов в основном в европейской части России (особенно на зональном трансекте ВРР).

Виды региональной фауны, ограниченные в распространении суббореальным поясом, разделены на 2 основные зонально-ландшафтные группы: *неморальную*, включающую формы, связанные с суббореальными гумидными ландшафтами (в первую очередь широколиственнолесными, а также термофильными околородными формациями), и *степную* (включая *пустынно-степную*), куда входят виды, в распространении связанные с (суб)аридными травянистыми формациями. К этой же группе мы относим и многочисленные виды, характерные для луговых степей и остепненных лугов, имеющие оптимумы ареалов в лесостепной зоне, при этом многие из них проявляют тяготение к данному мозаичному типу ландшафтов с переходным типом увлажнения.

К температурным, вслед за К.Б. Городковым [1984 (Gorodkov, 1984)], обычно относят виды с бореально-суббореальным распространением. Однако ареалогически (и генетически) эта группа очень неоднородна. В собственно температурную группу в данной работе включаются формы, распространённые на север не далее южной части средней тайги, а на юг — до северных степей (т.е. в основном в пределах бореального экотона). Виды же, характерные для всех зон умеренного надпоояса (от тайги до северных пустынь), отнесены к полизональным (даже если они не встречаются в Арктике).

В северотемператную группу мы включаем бореальные по происхождению виды, но в равнинных условиях по соответствующим местообитаниям распространённые в лесостепи и иногда даже на севере степной зоны (в отличие от бореомонтанных эле-

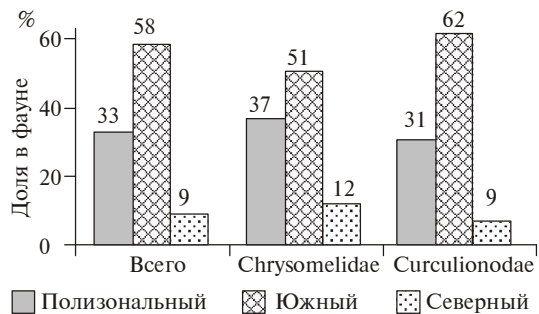


Рис. 1. Соотношение основных широтных комплексов в фауне жуков-фитофагов ВРР.

Fig. 1. Proportion of basic latitudinal complexes in the fauna of phytophagous beetles of the East of the Russian Plain.

ментов, распространённых южнее лесной полосы только по горным системам). Южнотемператную (южнотемператно-суббореальную) группу составляют виды (как лугово-степные, так и лесные), тяготеющие к суббореальному поясу, но по остепненным или антропогенным биотомам далеко проникающие и в зону смешанных лесов (подтайгу), а иногда доходящие до южной тайги. Выделенные зонально-поясные группировки объединены в 3 широтных комплекса (полизональный, южный и северный).

Как следует из табл. 3 и рис. 1, в региональной фауне преобладают суббореальные элементы, которые с учётом степной и неморальной групп составляют 41 % фауны. С добавлением к ним южнотемператных форм (южный комплекс) общая доля видов, тяготеющих к южной части умеренного надпоояса, возрастает до 58 %. Заметно менее разнообразны виды с полизональным распространением (полизональные и собственно температурные формы) (33 %). На северный комплекс (бореальную, арктобореальную и северотемператную группы) приходится в сумме лишь около 9 % видового состава фауны.

Таблица 3. Поясно-зональная структура фауны растительноядных жуков востока Русской равнины
Table 3. Belt-zonal structure of the herbivorous beetle fauna of the East part of the Russian Plain

Широтные комплексы и группы	Chrysomeloidea	Cerambycidae	Chrysomelidae	Bruchidae	Curculionoidea	Anthribidae	Rhynchitidae, Attelabidae	Apionidae	Dryophthoridae, Eirrhiniidae	Curculionidae	Другие семейства	Всего
Полизональный	168	5	160	3	246	4	11	40	9	180	2	414
Полизональная	55	0	54	1	62	0	2	15	4	41	0	117
Температная	113	5	106	2	184	4	9	25	5	139	2	297
Южный	267	32	217	18	460	11	9	59	6	364	11	727
Южнотемператная	80	5	71	4	134	3	3	21	0	105	2	214
Степная	164	27	123	14	262	6	3	37	4	208	4	426
Неморальная	23	0	23	0	64	2	3	1	2	51	5	87
Северный	55	2	52	1	55	2	2	1	7	42	1	110
Северотемператная	13	0	13	0	21	0	0	1	3	17	0	34
Арктобореальная	14	0	13	1	11	0	0	0	3	8	0	25
Бореальная	28	2	26	0	23	2	2	0	1	17	1	51

Вероятно, резкое преобладание суббореальных форм над бореальными можно расценивать как характерную черту фауны растительноядных жуков полосы, переходной от таёжных к степным ландшафтам (бореального экотона).

Наглядно соотношение широтных комплексов в семействах Chrysomelidae и Curculionidae (рис. 1). Если в фауне долгоносиков резко повышена доля южных видов и снижен процент полизональных и бореальных форм, то среди листоедов, напротив, значительно ниже доля южных форм и повышена — полизональных видов и представителей северного комплекса. При этом виды, имеющие суббореальные (степные и неморальные) ареалы, в фауне Curculionidae составляют 44 %, тогда как в фауне Chrysomelidae — лишь 34 %.

Выводы

Фауна востока Русской равнины (ВРР) в сравнении с другими равнинными регионами умеренного пояса Палеарктики (в частности Сибири) характеризуется высоким уровнем видового богатства (1251 вид из 3 семейств Chrysomelidae и 10 семейств Curculionidae).

Важнейшая черта фауны ВРР — симпатрия западных (западнопалеарктических и европейских, в том числе восточноевропейских) и восточных (казахстанских, сибирских и трансаятских) элементов. Многие из них находятся здесь на границах или в островных частях ареалов.

По зонально-поясной составляющей ареала в фауне ВРР преобладают суббореальные и южно-температные элементы (58 %), а на бореальный комплекс приходится менее 10 % видового состава. В целом она имеет переходный характер между фаунами бореального и суббореального типов, но ближе к последнему.

В региональной фауне долгоносиков (Curculionidae) в сравнении с фауной листоедов (Chrysomelidae) существенно выше доля представителей западнопалеарктического (25 % против 18 %) и центральнопалеарктического (16,5 % против 9,5 %) комплексов, а также суббореальных (степных и неморальных) видов (44 % относительно 34 %); и ниже процент транспалеарктических (с трансевразийскими) (48 % против 61 %); полизональных (31 % против 37 %) и бореальных форм (7 % и 12 %).

Благодарности

Автор глубоко благодарен А.О. Беньковскому (Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва) и Б.А. Коротяеву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за помощь в определении видов жуков, а также всем местным коллегам и энтомологам-любителям, способствовавшим проведению полевых исследований, а также выражает особую признательность А.Ю. Кардапольцеву, В.С. Окулову и А.Н. Созонтову, принимавшим участие в ряде дальних экспедиций.

Литература

- Abbazzi P., Colonnelli E., Masutti L., Osella G. 1995. 61. Coleoptera Polyphaga XVI (Curculionoidea). Checklist delle specie della fauna Italiana. Bologna: Ministero dell'Ambiente e Comitato Scientifico per la Fauna d'Italia. 68 p.
- Alonso-Zarazaga M.A., Lyal Ch.H.C. 1999. A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (Excepting Scolytidae and Platypodidae) // Entomopraxis. Barcelona. 315 p.
- Audisio P., Alonso Zarazaga M., Slipinski A., Nilsson A., Jelinek J. 2015. Fauna Europaea: Coleoptera 2 (excl. series Elateriformia, Scarabaeiformia, Staphyliniformia and superfamily Curculionoidea) // Biodiversity Data Journal. Vol.3: e4750. P.1–42.
- Baitenov M.S. 1974. [Weevils of Middle Asia and Kazakhstan. Illustrated key of the genera and species of the catalog]. Alma-Ata: Nauka. 287 p. [In Russian].
- Bien'kowski A.O. 2004. Leaf-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New key to subfamilies, genera and species. M. 278 p.
- Bien'kowski A.O. 2011. [Leaf beetles of the European part of Russia (according to the materials of the doctoral dissertation)]. M.: Lambert Academic Publishing. 535 p. [In Russian].
- Biondi M., Urbani F., D'Alessandro P. 2013. Endemism patterns in the Italian leaf beetle fauna (Coleoptera, Chrysomelidae) // ZooKeys. Vol.332. P.177–205.
- Bouchard P., Bousquet Y., Davies A. E., Alonso-Zarazaga M. A., Lawrence J.F., Lyal C.H.C., Newton A.F., Reid C.A.M., Schmitt M., Slipinski S.A., Smith A.B.T. 2011. Family group names in Coleoptera (Insecta) // Zookeys. Vol.88. P.1–972. [Cadastre of invertebrates Samara Luka: study guide]. 2007 // Rosenberg G.S. (Ed.): Samara: Ofort. 471p. [In Russian].
- Catalogue of Palearctic Coleoptera. 2010. Vol.6. Chrysomeloidea // Loeb I. and Smetana A. (Eds). Stenstrup, Denmark: Apollo Books. 924 p.
- Catalogue of Palearctic Coleoptera. 2011. Vol.7. Curculionoidea I. Loeb I., Smetana A. (Eds). Stenstrup: Apollo Books. 373 p.
- Catalogue of Palearctic Coleoptera. 2013. Vol.8. Curculionoidea II. Loeb I., Smetana A. (Eds). Leiden: Brill. 700 p.
- Chernov Yu.I. 1975. [Natural Zonality and the Animal World of Land]. Moscow: Mysl'. 222 p. [In Russian].
- Coleoptera Poloniae. 2015. Information System about Beetles of Poland. Database Browser. URL: <http://coleoptera.kсіб.pl/index.php?l=en>
- Dedyukhin S.V. 2010. [Results and prospects of the exploration of Curculionoidea and Chrysomeloidea beetles in plains of the eastern part of European Russia] // Entomologicheskije issledovania v Severnoi Azii. Materialy Sibirskoi Zoologicheskoi konferentsii. Novosibirsk. P.69–71. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2011a. [Materials on the interesting findings of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) in the East of the Russian plain] // Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Serya 6. Biologia. Nauka o Zemle. 2011. No.2. P.90–104. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2011b. [Peculiarities of the phytophagous beetles fauna in the north part of insular Kungur forest-steppe] // Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. No.2. P.20–28. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2012a. [Checklist of beetles (Coleoptera) of the Udmurt Republic. Version 2012]. http://www.zin.ru/ANIMALIA/coleoptera/rus/udm_list.htm. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2012b. [The beetles weevils (Coleoptera, Curculionoidea) of the Vyatka-Kama interfluvium: fauna, distribution, ecology]. Izhevsk: Udmurt University. 340 p. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2013. [Peculiarities of the complex of phytophagous beetles (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionoidea) of stony slopes of the forest-steppe Trans-Volga and Cis-Urals areas] // Lesostep' Vostochnoi Evropy: structura, dinamica, okhrana. Sbornik statei mezhdunarodnoi

- nauchnoi konferencii. Penza: Isdatel'stvo PGU. P.289–291. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2014a. [New data on the fauna and ecology of the weevils (Coleoptera, Curculionoidea) Vyatka-Kama region and Middle Preduralye] // Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Seriya 6. Biologiya. Nauki o zemle. Vol.1. P.73–84. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2014b. [On the fauna and ecology of phytophagous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) of the Trans-Volga and the Cis-Urals areas] // Entomologicheskoe Obozrenie. Vol.93. No.3. P.568–593. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2015a. [Diversity of herbivorous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) in steppe reserves in the forest-steppe of the High Zavolzhie and Predurelye] // Stepi Severnoi Eurasii. Materialy VII mezhdunarodnogo simposiuma. Orenburg: Pechatnyi dom «Dimur». P.291–293. [In Russian].
- Dedyukhin S.V. 2015b. [Diversity of herbivorous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) in steppe communities in the forest-steppe of the high Trans-Volga region] // Entomologicheskoe Obozrenie. Vol.94. No.3. P.626–650. [In Russian].
- Dedyukhin S.V., Nikitsky N.B., Semenov V.B. 2005. [Checklist of the beetles (Insecta, Coleoptera) of Udmurtia] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Eurasian Entomological Journal). Vol.4. No.4. P.293–315. [In Russian].
- Dedyukhin S.V., Sozontov A.N., Eyunin S.L. 2015. [On the interesting findings of spiders (Aranei) and herbivorous beetles (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) from forest-steppe of Russian Plain's East] // Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Seriya 6. Biologiya. Nauki o zemle. Vol.1. P.66–77. [In Russian].
- Dmitrieva I.N. 2005. [Fauna and ecological features of rhynchophorous beetles (Coleoptera, Curculionoidea) in Northern forest-steppe of the Volga Upland]. Cheboksary. 180 p. [In Russian].
- Dolgin M.M., Bienkowski A.O. 2009. [Fauna of European North-East Russia. Vol.VIII. Part 3. Leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae)]. SPb: Nauka. 291 p.
- Egorov L.V., Isaev A.Yu. 2006. [On the composition of the fauna of some families Curculionoidea beetles (Coleoptera: Curculionoidea: Nemonychidae, Apionidae, Nanophyidae, Dryophthoridae, Erihiniidae, Curculionidae) of Chuvashia] // Nauchnye trudy GPZ «Prisurskii». Materialy yubileinoi konferencii «Osobo ohranyaemye pryrodnye territorii v Privolzhskom Federal'nom okruge». Cheboksary: KLIO. P.10–50. [In Russian].
- Fauna Europaea. 2013. Web Service. Version 2.6.2 (29.VIII.2013). URL: <http://www.faunaeur>.
- Freude H., Harde K., Lohze G. 1981. Die Kaefer Mitteleuropas. Bd.10. Bruchidae-Curculionidae I. Krefeld: Goecke, Evers. 310 s.
- Gorodkov K.B. 1984. [The types of insects areals of tundra and forest zones of the of the european part of USSR]. L.: Nauka. P.3–20. [In Russian].
- Isaev A.Yu. 1994a. [Ecological and faunistic review of the weevils (Coleoptera: Apionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) of the Central part of the Middle Volga region]. Aforeferat dissertatsii...kandidata biologicheskikh nauk.. Moskva. SPb. 35 p. [In Russian].
- Isaev A.Yu.1994b. [Ecological-faunistic review of weevils (Coleoptera: Apionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) from Ulyanovsk Province]. Ulyanovsk. 77 p. [In Russian].
- Isaev A.Yu. 1996. [Review of weevils (Coleoptera: Apionidae, Curculionidae) of Zhiguli Natural Reserve] // Samarskaya Luka. Vol.5. P.153–179. [In Russian].
- Isaev A.Yu. 2000. [Additional data on the weevil fauna (Coleoptera, Curculionoidea: Apionidae, Dryophthoridae, Curculionidae) of Ulyanovsk Province] // Nasekomye I paukoobraznye Ulyanovskoi oblasti. Priroda Ulyanovskoi oblasti. Vol.9. Ulyanovsk. P.65–82. [In Russian].
- Isaev A.Yu. 2005. [Review of the fauna of leaf-beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of the Ulyanovsk Province] // Samarskaya Luka. Bulletin'. Vol.16. P.33–77. [In Russian].
- Isaev A.Yu. 2007. [Key to the Coleoptera of Middle Volga area (Pt. III. Polyphaga–Phytophaga)]. Ulyanovsk: Vektor-S. 256 p. [In Russian].
- Isaev A.Yu., Egorov L.V., Egorov K.A. 2004. [Beetles of the forest-steppe of the Middle Volga. Catalog]. Ulyanovsk: Izdatel'stvo UIGU. 72 p. [In Russian].
- Isaev A.Yu., Zotov A.A. 2003. [The find in the Ulyanovsk region Adosomus roridus Pall. (Coleoptera, Curculionidae) and additional data on the fauna and ecology of weevils-cleonin southeast forest-steepes of the Middle Volga] // Priroda Simbirskogo Povol'zhyia. Vol.4. P.72–89. [In Russian].
- [Key to Insects of European part of USSR. Vol. 2. Coleoptera and Strepsiptera]. 1965. Bei-Bienko G.Ya. (Ed.). M.–L.: Nauka. 668 p. [In Russian].
- Konstantinov A.S., Korotyaev B.A., Volkovitch M.G. 2009. Insect biodiversity in the Palearctic Region // Insect Biodiversity: Science and Society. 1st edition. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing. P.107–162.
- Korotyaev B.A. 1980. [Materials to the knowledge of Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) of the fauna USSR and Mongolia] // Nasekomye Mongolii. L.: Nauka. No.7. P.167–282. [In Russian].
- Korotyaev B.A. 2000. [On unusually high diversity of phytophagous beetles (Coleoptera, Curculionoidea) in steppe communities of the Northern Caucasus] // Zoologicheskii Zhurnal. Vol.79. No.2. P.242–246. [In Russian].
- Khruleva O.A., Korotyaev B.A. 1999. [Weevils (Coleoptera, Apionidae, Curculionidae) of Wrangel Island] // Entomologicheskoe Obozrenie. Vol.78. No.3. P.648–670. [In Russian].
- Lebedev A.G. 1906. [Materials for the fauna of beetles of Kazan gubernia] // Trudy REO. Vol.37. No.3–4. P.352–438. [In Russian].
- Legalov A.A. 1998. [Latitudinal and zonal distribution of weevils (Coleoptera, Curculionidae) from plains of Western Siberia, Kazakhstan and Central Asia]. Aforeferat diss... kand. biol. nauk. Novosibirsk.18 p. [In Russian].
- Legalov A.A. 2006. [Phylogenetic reconstruction of weevil superfamily Curculionoidea (Coleoptera) using the SYNAP method]. Izvestia RAN. Seriya Biologicheskaya. No1. P.165–172. [In Russian].
- Legalov A.A. 2010. Annotated checklist of species of superfamily Curculionoidea (Coleoptera) from Asian part of the Russia // Amurian Zoological Journal. Vol.2. Ed.3. P.93–132.
- Legalov A.A. 2011. [Contribution to the knowledge of the genus *Kytorhinus* Fisch. (Coleoptera, Chrysomelidae: Bruchinae)]. Amurian zoological Journal. Vol.3. Ed.3. P.262–264.
- Legalov A.A. 2015. Fossil Mesozoic and Cenozoic weevils (Coleoptera, Obrienioidea, Curculionoidea) // Paleontological Journal. Vol.49. No.13. P.1442–1513.
- Legalov A.A., Poiras A.A. Legalova S.E., Shevnin E.Yu. 2007. [Features of the weevils fauna (Coleoptera, Curculionoidea) associated with oak in the Southern Pre-Ural] // Altaiskii Zoologicheskii Zhurnal. No.1. P.37–38. [In Russian].
- Lopatin I.K. 2010. [Leaf beetles (Insecta, Coleoptera, Chrysomelidae) of Central Asia]. Minsk: BGU. 511 p. [In Russian].
- Lukjanovitch F.K., Ter-Minassian M.E. 1957. [Bean beetles (Bruchidae)]. Fauna SSSR. Zhestkokrylye. Vol.24. No.1. M.–L.: Izdatel'stvo AN SSSR. 211 p. [In Russian].
- Medvedev S.I. 1950. [Beetles — Coleoptera] // Zivotnyi mir SSSR. Vol.3. Zona stepei. M.–L.: Izdatel'stvo AN SSSR. P.294–347. [In Russian].
- Medvedev L.N., Dubeshko L.N. 1992. [Key to Leaf beetles of Siberia]. Irkutsk: Irkutskii Universitet. 224 p. [In Russian].
- Medvedev L.N., Korotyaev B.A. 1980. [Essays on the fauna of leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of Asian Arctic and Kamchatka] // Issledovaniya po entomofaune Severo-

- Vostoka SSSR. Vladivostok: DVNC AN SSSR. P.77–95. [In Russian].
- Medvedev A.A., Lobanov A.L., Dolgin M.M. 2001. [New species of Coleoptera in the fauna of European North-East Russia] // Trudy Komi nauchnogo centra UrO Rossiiskoi AH. No.166. P.15–19. [In Russian].
- Mordkovich V.G., Barkalov A.V., Vasilenko S.V., Grishina L.G., Dubatolov V.V., Dudko R.Yu., Zinchenko V.K., Zolotarenko G.S. Legalov A.A., Marchenko I.I., Tshernyshev S.E. 2002. [Species richness of arthropods in West-Siberian Plain] // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal. Vol.1. No.1. P.3–10. [In Russian]
- Oberprieler R.G., Marvaldi A.E., Anderson R.S. 2007. Weevils, weevils, weevils everywhere. // Zhang Z.-Q., Shear W.A. (Eds): Linnaeus tercentenary: progress in invertebrate taxonomy. Zootaxa, 1668. P.491–520.
- Sedykh K.F. 1974. [The animal world of the Komi ASSR. Invertebrates]. Syktyvkar. 192 p. [In Russian].
- Shernin A.I. 1974. [Order Coleoptera — Beetles] // Zhitovnyi mir Kirovskoi Oblas'ti Vol. 2. Kirov: Isdatel'stvo Kirovskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta. P.111–227. [In Russian].
- Silfverberg H. 2004. Enumeratio nova Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae // Sahlbergia. Vol.9. 111 p.
- Yakovlev A.I. 1910. Perechen' zhestkokrylykh, sobrannykh L.K. Krulikovskim v okrestnostakh g. Urzhuma Vyatskoi gubernii v 1896–1899 godach i g. Malmyzha toi zhe gubernii v 1896–1899 gg. // Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva. Vol.XXXIX. P.276–327.
- Yaroshenko V.A. 1994. [Leaf-beetles of natural and anthropogenic ecosystems of the North Caucasus]. Aftoreferat diss... kand. biol. nauk. M. 49 p. [In Russian].
- Yuferev G.I. 2001. [Order Coleoptera — Beetles] // Zhitovnyi mir Kirovskoi Oblas'ti. Vol.5. Dopolnenie. Kirov: Isdatel'stvo VGPU. P.120–180. [In Russian].
- Yunakov N.N., Dedyukhin S.V., Filimonov R.V. 2012. Towards the survey of Entiminae weevils (Coleoptera, Curculionidae) of Russia: species occurring in the Volga and Ural Regions // Russian Entomological Journal. Vol.21. No.1. P.57–72.

Поступила в редакцию 17.12.2015