

УДК 595.768 (470.4/5)

## КОНСОРТИВНЫЕ СВЯЗИ ЖУКОВ-ФИТОФАГОВ (COLEOPTERA: CHRYSOMELOIDEA, CURCULIONOIDEA) С РАСТЕНИЯМИ НА УНИКАЛЬНЫХ СТЕРЛИТАМАКСКИХ ШИХАНАХ

© 2020 г. С. В. Дедюхин, <sup>1\*</sup> В. Б. Мартыненко <sup>2\*\*</sup>

<sup>1</sup> Удмуртский государственный университет  
ул. Университетская, 1/1, Ижевск, 426034 Россия  
\*e-mail: ded@udsu.ru, Olga\_Dedyukhina@mail.ru

<sup>2</sup> Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН  
пр. Октября, 69, Уфа, 450054 Россия  
\*\*e-mail: vasmarr@anrb.ru

Поступила в редакцию 15.10.2019 г.

После доработки 11.06.2020 г.

Принята к публикации 11.06.2020 г.

Обобщены данные о связях с кормовыми растениями жесткокрылых из надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea на трех уникальных природных объектах – горах-останцах (шиханах) близ г. Стерлитамак, состоящих из органогенного известняка. Всего на шиханах зарегистрировано 427 видов из 9 семейств (35.5 % фауны растительноядных жуков лесостепи востока Русской равнины и Предуралья). На Тратау обнаружено 341, на Куштау – 281, на Юрактау – 276 видов жуков-фитофагов. Анализ распределения жуков по кормовым растениям показал, что трофически специализированные виды (368; 87 % от состава фауны) зарегистрированы на 232 видах растений из 40 семейств (еще на растениях 5 семейств обнаружены только многоядные формы), при этом на 141 виде растений из 35 семейств найдены монофаги и/или узкие олигофаги (в общей сложности 213 видов). Подавляющее большинство олигофагов и монофагов (75 %) сосредоточено на 8 семействах растений, а половина из них (49.7 %) связана с растениями 3 семейств – Asteraceae, Fabaceae и Brassicaceae. Подробно описаны комплексы жуков, питающиеся на некоторых видах растений. Показано, что в состав консорциев многих редких и реликтовых растений входят не только обычные многоядные виды жуков, но и трофически специализированные фитофаги (региональные монофаги и узкие олигофаги), часть из которых имеет здесь островные участки дизъюнктивных ареалов реликтового типа либо находится на границах распространения. Представленные данные свидетельствуют о высоком своеобразии биотических комплексов шиханов, подчеркивая уникальность этих природных объектов и необходимость их сохранения.

*Ключевые слова:* жуки-фитофаги, Chrysomeloidea, Curculionoidea, Стерлитамакские шиханы, консорции, кормовые растения.

DOI: 10.31857/S0367144520020100

Комплексные исследования консортивных связей насекомых-фитофагов с растениями – важное направление работ по выявлению и анализу регионального биоразнообразия.

зия. В работах первого автора (Дедюхин, 2013, 2016г, 2016д, 2019) рассмотрены особенности пищевой специализации растительноядных жесткокрылых на востоке Русской равнины, но необходимы детальные исследования особенностей консортивных связей локальных фаун. Особое значение они приобретают при описании природных объектов, имеющих статус особо охраняемых природных территорий (ООПТ).

Стерлитамакские шиханы – одни из немногих природных объектов в Заволжье и Предуралья, где флоры сосудистых растений и фауны двух крупнейших групп растительноядных насекомых – листоедообразных (Chrysomeloidea) и долгоносикообразных (Curculionoidea) жуков – изучены с примерно одинаковой полнотой. Это позволяет разносторонне оценить степень своеобразия сообществ, сложившихся на шиханах, а также показать закономерности формирования трофических связей листоедов и долгоносиков с растениями на локальном уровне. Актуальность данной работы определяется также планируемой в ближайшее время промышленной разработкой одного из шиханов (Куштау).

Детальное флористическое обследование шиханов Тратау и Юрактау было проведено в 2010 г., а – Куштау в 2019 г. Сведения о флоре и растительности первых двух шиханов были обобщены в коллективной монографии (Уникальные ..., 2014).

Исследования листоедов и долгоносиков на Стерлитамакских шиханах проводятся первым автором статьи в течение 10 лет, а сведения о видовом составе и характерных чертах этой фауны вошли в цикл статей и сообщений (Дедюхин, 2010, 2011а, 2013, 2014, 2015а, 2015б, 2016д, 2016е, 2016ж, 2018, 2020; Yunakov et al., 2012). В некоторых из них (Дедюхин, 2010, 2013, 2018, 2020), указываются трофически специализированные виды жуков, обитающие на ряде редких видов растений, однако полноценный анализ трофических связей и подробное описание группировок жуков-фитофагов на широком круге видов растений Стерлитамакских шиханов ранее не проводились.

Цель данной статьи – впервые охарактеризовать распределение жесткокрылых из надсемейств Chrysomeloidea и Curculionoidea по таксонам растений разного ранга и описать комплексы жуков на видах растений, произрастающих на Стерлитамакских шиханах.

#### ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ ОБЪЕКТОВ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Стерлитамакские шиханы (Тратау, Куштау и Юрактау) – всемирно известные уникальные геологические объекты на территории Стерлитамакского и Ишимбайского районов Республики Башкортостан (РБ) (рис. 1–3). Это пермские ископаемые рифы, часть грандиозной системы погребенных древних рифовых образований, прослеживаемых от Прикаспия до Северного Ледовитого океана. Шиханы сложены биогенными известняками ассельского, сакмарского и артинского ярусов приуральского отдела пермской системы, которые имеют возраст 299–272 млн. лет (Чувашов и др., 1996; Гареев, 2004; Котляр и др., 2013; Уникальные ..., 2014). Уникальность Стерлитамакских шиханов заключается в том, что в результате альпийского тектогенеза в течение последних 5 млн. лет только эти участки древних рифов были выдвинуты на дневную поверхность (Уникальные ..., 2014).

Шиханы расположены цепочкой на первой надпойменной террасе р. Белая со следующими координатами вершин (WGS-84): Тратау (Торатау) – 53.554931° с. ш., 56.097458° в. д.; Куштау – 53.692239° с. ш., 56.083346° в. д., и Юрактау – 53.741843° с. ш., 56.097188° в. д. Расстояние между крайними шиханами (Тратау и Юрактау) составляет около 21 км, их относительная высота над уровнем р. Белая варьирует от 216 до 270 м при абсолютных высотах над ур. м. 338.4 (Юрактау), 374.5 (Куштау) и 402 м (Тратау), благодаря чему они резко выделяются на фоне окружаю-



**Рис. 1.** Шихан Тратау (западный склон).



**Рис. 2.** Шихан Куштау (южная вершина).

щего их относительно выровненного ландшафта. Площадь проекции Тратау – 42 га, длина 1200, ширина 800 м; Юрактау имеет длину около 1000 и ширину 900 м. Куштау – самый обширный и наиболее облесенный шихан, имеет форму двугорбого хребта, вытянутого в меридиональном направлении, длиной около 4 км и шириной 1–1.4 км. Со стороны западного и южного склонов его огибает р. Белая.

Шиханы Тратау и Юрактау относятся к памятникам природы республиканского значения (Уникальные ..., 2014; Реестр ..., 2016). В настоящее время на территории Стерлитамакского, Ишимбайского и Гафурийского р-нов РБ идет проектирование геопарка ЮНЕСКО «Торатау», в котором Тратау и Юрактау выступают ключевыми объектами. Куштау пока не вошел в состав геопарка, поскольку есть планы по его разработке для нужд содового производства. Самый высокий шихан – Шахтау, который находился между Тратау и Куштау, уже полностью разработан.

Шиханы относятся к числу наиболее значимых природных объектов в Южно-Уральском регионе с богатейшим биоразнообразием. По составу флоры и по растительности шиханы значительно отличаются от прилегающих территорий. Список флоры горы Тратау включает 388 видов высших сосудистых растений (23 % от общего числа видов флоры РБ), Юрактау – 368 видов, Куштау – 312 видов. Поскольку на столь небольшой площади встречается почти четверть флоры РБ, флору шиханов следует признать чрезвычайно богатой (Мулдашев, Мартыненко, 2014). При этом шиханы представляют собой места высокой концентрации редких и нуждающихся в охране «краснокнижных» видов, а также реликтов и эндемиков уральской флоры (Уникальные ..., 2014).

Несмотря на то, что горы располагаются на относительно небольшом расстоянии друг от друга и населены сходными природными комплексами, они значительно различаются по составу видов растений. Сравнение флор Юрактау и Тратау позволило выявить 326 общих видов. При этом на Тратау произрастает 62 вида, которых нет на Юрактау, и, напротив, на Юрактау произрастает 42 вида, которых нет на Тратау, а 30 видов, зарегистрированных на Куштау, отсутствуют и на Тратау, и на Юрактау.

Согласно физико-географическому районированию РБ, шиханы находятся в Уршакско-Бельском районе Чермасано-Ашкадарского остепненного увалисто-равнинного округа подзоны южной лесостепи провинции Высокого Заволжья лесостепной зоны Западной Башкирии (Физико-географическое..., 1964), однако растительный покров всех шиханов существенно отличается от окружающей растительности района и характеризуется высокой мозаичностью в связи с выраженным рельефом, разной экспозицией склонов и степенью развитости почв.

На шиханах преобладают различные варианты степей и лугово-степей лугостепей, обычна растительность скальных обнажений и осыпей (рис. 4–6). На крутых склонах с выходом плитняка и неразвитых почвах распространены гиперпетрофитные степи, которые описаны как эндемичные сообщества (Ямалов и др., 2011). На нижних частях склонов, где почвы более развиты и увлажнены, распространены мезоксерофитные и мезофитные широколиственные леса, которые по северным склонам на Юрактау и Тратау доходят практически до вершин (Уникальные ..., 2014). На Куштау сформировались более развитые почвы, в связи с чем основная часть шихана покрыта типичными для Предуралья широколиственными лесами, но в виде довольно крупных пятен (особенно на склонах южной и восточной экспозиций) здесь присутствуют и каменистые степи (Мулдашев, Мартыненко, 2014; Уникальные ..., 2014).

В основу статьи положены данные по жукам-фитофагам, полученные в результате 10 экспедиционных выездов на Стерлитамакские шиханы: Юрактау, Куштау, Тратау (3–4 мая 2009 г.); Юрактау, Тратау (29 мая–2 июня 2010 г., 18–19 июля 2012 г. и 3–4 мая 2013 г.); Куштау, Тратау (18–19 июня 2013 г.); Куштау, Юрактау (19–20 мая 2016 г.); Куштау (19 июня 2016 г.). Обширные новые материалы были собраны в 2019 г. в ходе исследований, охвативших разные части сезона (11–13 мая 2019 г., 3–5 июня 2019 г. и 5–8 августа 2019 г.). При этом работы были впервые проведены параллельно на всех трех шиханах, что позволило перевести изученность фаун всех



**Рис. 3.** Шихан Юрактау (вид с северной вершины Куштау).



**Рис. 4.** Петрофитные степи и скальные обнажения шихана Тратау.



**Рис. 5.** Степи южной части шихана Куштау.



**Рис. 6.** Осыпи и скалы шихана Юрактау.

трех гор на новый уровень и сделать более равномерной. Всего за время исследований удалось собрать и обработать свыше 5000 экз. жуков.

В полевых изысканиях был использован комплекс методов эколого-фаунистических исследований (Арнольди, 1960; Палий, 1970; Медведев, Рогинская, 1988; Беньковский, 2011; Дедюхин, 2011б). Сборы проводились вдоль всего ландшафтного профиля шиханов и на склонах различной экспозиции. На двуглавом шихане Куштау исследована в основном южная вершина, но в 2019 г. интересные материалы получены и в его северной части.

Помимо широко применяемого энтомологического кошения (в том числе в сумерках и ночью) в разных типах растительных ассоциаций особое внимание уделялось изучению трофических связей с растениями. Оно проводилось на уровне конкретных видов растений во всех биотопах, в которых они произрастают; основными методами были сборы жуков с кормовых растений (путем стряхивания жуков в сачок с растений определенного вида, ручного сбора с поверхности растений, обкашивания крон деревьев и кустарников, раскопок в основании растений), регистрация питания имаго и личинок, а также сборы частей растений (корни, стебли, плоды), содержащих личинок или куколок, с последующим выведением жуков 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 и факты пробного или дополнительного питания не учитывались, а полученные данные сопоставлялись с литературными сведениями по известным видам кормовых растений.

При определении видов жуков использован набор классических и современных определителей и ревизий (Определитель..., 1965; Dieckmann, 1972, 1974, 1977, 1983, 1988; Беньковский, 1999; Warchałowski, 2003; Bieńkowski, 2004; Исаев, 2007; Лопатин, 2010) и коллекция Зоологического института РАН (С.-Петербург; ЗИН). Большую помощь в окончательной идентификации видов в течение многих лет оказывали Б. А. Коротяев (ЗИН) и А. О. Беньковский (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва).

Сведения о флористическом составе и характеристики растительных ассоциаций получены в ходе многолетних исследований, в том числе в 2019 г. при подготовке Досье в ЮНЕСКО по геопарку «Торатау». Флора обследовалась стандартным маршрутным методом с гербаризацией и определением растений в камеральный период.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

К началу 2019 г. на шиханах было зарегистрировано 327 видов растительных жуков (Дедюхин, 2020). В результате исследований 2019 г. и более тщательного изучения старых материалов этот список удалось увеличить еще на 100 названий и теперь на трех шиханах (от подножий до вершин) зарегистрировано 427 видов из 9 семейств<sup>1</sup>. Фауна этих групп в лесостепной зоне востока Русской равнины (от Приволжья до Предуралья) включает около 1200 видов (Дедюхин, 2016б), и свыше трети (35.5 %) видов растительных жуков, обитающих в этом обширном природном регионе, сосредоточено на Стерлитамакских шиханах. Видовое богатство жуков на Тратау (известен 341 вид) значительно превосходит таковое на Куштау (281 вид) и на Юрактау (276 видов).

Подавляющее большинство видов (91 %) изученной фауны приходится на 3 семейства: Curculionidae – 184 вида (43 % фауны), Chrysomelidae – 157 (37 %) и Apionidae – 47 видов (11 %). Немногими видами представлены семейства Bruchidae – 11 видов, Attelabidae (включая подсем. Rhynchitinae) – 9, Anthribidae (включая подсем. Urodont-

<sup>1</sup> В это число не включено еще свыше 50 видов, обнаруженных только в примыкающих к шиханам биотопах (на берегах озер и р. Белая, в сырых балках, на пойменных лугах и т. д.).

inae) – 4 вида, Nemonychidae – 1 вид. Кроме того, в составе анализируемой фауны рассматриваются 12 хortoфильных и тамнофильных видов усачей (Cerambycidae) и 2 вида травоядных короедов (Scolytidae) (*Thamnurgus petzi* Reitter, 1901 и *Th. caucasicus* Reitter, 1887). В основании шиханов отмечены также жуки нескольких видов долгоносиков сем. Nanophyidae, но они развиваются на околородных растениях, поэтому в составе фауны собственно шиханов эти виды не учитывались.

### **Распределение видового разнообразия растительноядных жуков по семействам кормовых растений**

На шиханах жуки-фитофаги отмечены на 240 видах растений из 45 семейств и вероятно, связаны еще не менее чем с 60 видами растений (их развитие или питание на этих растениях зарегистрировано в Поволжье и/или на Урале). Учитывая, что флора шиханов включает 460 видов из 65 семейств (без учета видов, отмеченных только в прилегающих к шиханам пойменных и рудеральных биотопах), более чем с половиной (вероятно, с 2/3) видов растений, произрастающих на шиханах, связаны отдельные виды или комплексы жуков. При этом трофически специализированные виды фитофагов (368; 87 % от состава фауны) отмечены на 232 видах растений из 40 семейств, из них на 141 виде растений найдены узкие олигофаги и/или монофаги (в общей сложности 213 видов, из них 87 – преимущественные или истинные монофаги).

Видовое богатство группировок фитофагов почти на всех семействах растений на шиханах значительно меньше, чем на востоке Русской равнины и в Предуралье в целом (см. табл. 1). Это обусловлено как ограниченным спектром биотопов в локальных местообитаниях, так и гораздо менее разнообразным составом потенциальных кормовых растений (на шиханах представлено около 30 % видов региональной флоры). Тем не менее, на шиханах, как правило, на растениях конкретных семейств обитает очень большая доля олигофагов, связанных с этими семействами в региональной фауне в целом.

Наибольшая доля олигофагов и монофагов на шиханах зарегистрирована на растениях из семейств Fabaceae (72 вида из 137 в фауне региона, из них 51 – монофаги или узкие олигофаги), Asteraceae (65 видов из 137; 29 монофагов и узких олигофагов), Brassicaceae (48 из 112 видов; 14 монофагов и узких олигофагов) и Lamiaceae (28 видов из 55; 18 монофагов и узких олигофагов) (см. таблицу). Таким образом, на шиханах на растениях каждого из этих семейств обнаружено около половины видов жуков-фитофагов, связанных с ними на востоке Русской равнины и в Предуралье.

Эти же семейства растений входят в пятерку семейств, с которыми связано наибольшее число видов растительноядных жуков на востоке Русской равнины и Предуралье (Дедюхин, 2016в), но удельный вес группировок жуков на этих семействах в фауне шиханов, как правило, заметно выше. Например, доля видов фитофагов бобовых и сложноцветных в региональной фауне составляет по 14.5 %, тогда как в фауне шиханов – 19.4 и 17.5 % соответственно, фитофагов губоцветных – 5.8 % в фауне региона и 7.5 % в фауне шиханов. Лишь на крестоцветных она в локальной фауне лишь незначительно выше (12 % в регионе и 13 % на шиханах), что, вероятно, обусловлено небольшим видовым богатством и обилием во флоре шиханов рудеральных видов этого семейства, с которыми связаны обширные группировки жуков. При этом состав видов жуков, связанных с петрофитными видами крестоцветных, на шиханах очень свое-



**Таблица 1.** Распределение специализированных видов жуков-фитофагов по семействам кормовых растений на Стерлитамакских шиханах и на востоке Русской равнины

Семейство растений	Число видов			
	На шиханах		В фауне региона	
	Олигофаги и монофаги	Узкие олигофаги и монофаги	Олигофаги и монофаги	Узкие олигофаги и монофаги
1. Fabaceae	72	51	137	100
2. Asteraceae	66	29	137	89
3. Brassicaceae	48	14	112	55
4. Lamiaceae	28	18	55	39
5. Scrophulariaceae	19	16	35	19
6. Rosaceae	18	7	40	20
7. Boraginaceae	17	8	28	14
8. Caryophyllaceae	11	6	20	12
9. Polygonaceae	9	3	37	24
10. Euphorbiaceae	8	7	19	17
11. Fagaceae	8	6	17	17
12. Betulaceae	5	4	29	22
13. Salicaceae	5	2	68	50
14. Poaceae	6	–	29	8
15. Chenopodiaceae	2	–	26	8
16. Ranunculaceae	4	3	16	14
17. Apiaceae	4	1	20	4
18. Malvaceae	4	3	13	9
19. Plantaginaceae	4	4	13	12
20. Hypericaceae	3	3	7	7
21. Asparagaceae	3	3	4	4
22. Alliaceae	3	3	7	5
23. Convolvulaceae	3	1	6	3
24. Ulmaceae	2	2	4	4
25. Samranulaceae кольчи- ковые	2	2	7	7
26. Urticaceae	2	2	3	3
27. Cuscutaceae	2	2	6	6
28. Caprifoliaceae	2	2	2	2
29. Onagraceae	2	1	4	3
30. Geraniaceae	1	1	4	4
31. Linaceae	1	1	3	3

Таблица 1 (продолжение)

Семейство растений	Число видов			
	На шиханах		В фауне региона	
	Олигофаги и монофаги	Узкие олигофаги и монофаги	Олигофаги и монофаги	Узкие олигофаги и монофаги
32. Dipsacaceae	1	1	3	1
33. Aceraceae	1	1	1	1
34. Fumariaceae	1	1	3	1
35. Crassulaceae	1	1	2	2
36. Rubiaceae	1	1	2	2
37. Asclepiadaceae	1	1	1	1
38. Cyperaceae	1	–	24	11
39. Liliaceae	1	–	1	1
40. Rhamnaceae	1	–	1	–

образен и богат. На видах из этих 4 семейств растений живут и большинство из отмеченных на шиханах редких и локально распространенных в регионе видов жуков.

Довольно большое разнообразие жуков здесь отмечено и на ряде других семейств растений, характерных для степных экосистем, например, на Scrophulariaceae s. l. (19 видов; 5.7 %) и Caryophyllaceae (11 видов; 3 %). Напротив, на шиханах обнаружено очень мало видов жуков на ивовых (Salicaceae) (в общей сложности всего 5 видов на *Populus tremula* L. и *Salix caprea* L., из них 2 монофага на осине), занимающих 3-е место среди семейств региональной флоры по числу связанных с ними жуков (68 видов; свыше 7 % монофагов и олигофагов региональной фауны). Это объясняется отсутствием на шиханах прибрежных биотопов, в которых сконцентрировано большинство видов ивовых. В пойме р. Белая на прилегающих к шиханам участках на ивах и тополях нами обнаружены довольно богатые группировки листоедов и долгоносиков.

На шиханах отсутствуют или очень обеднены комплексы жуков и на других семействах растений, представленных исключительно водными и околводными видами растений (например, на Cyperaceae). Всего 5 видов листоедов (в том числе типичный степной вид *Hispa atra* Linnaeus, 1767) и 1 вид усача (*Theophilea subcylindricollis* Hladil, 1988) отмечены на злаках (Poaceae). С этим огромным семейством растений в регионе связано в целом немного видов жесткокрылых (особенно долгоносиков) (всего 29; 3 % от фауны региона) (Дедюхин, 2016в). К тому же большинство видов, развивающихся на злаках, обитает на околводных и болотных растениях (в частности, долгоносики сем. Eirrhinidae), которых нет на шиханах.

Неожиданная особенность степных сообществ шиханов – очень малое количество видов маревых (всего 4) и, соответственно, их фитофагов (зарегистрировано только 2 широких олигофага – *Chaetocnema breviscula* (Faldermann, 1837) и *Lixus subtilis* Boheman, 1835). Из других семейств растений, характерных для степных участков лесостепи Заволжья, на шиханах нет Resedaceae (единственный в регионе вид этого се-

мейства – *Reseda lutea* L.), в связи с чем нет и комплекса видов зерновочек, долгоносиков и блошек, тесно связанных с резедой.

Из растений, произрастающих на шиханах, помимо семейств, на видах которых не развиваются жуки региональной фауны (например, все семейства папоротников, а из цветковых – Trilliaceae, Santalaceae, Aristolochiaceae, Rutaceae, Gentianaceae, Polygalaceae, Valerianaceae), листоеды и долгоносики пока не отмечены (но очень вероятно) лишь на двух семействах: Cannabaceae (возможны 1 вид блошки и 1 вид долгоносика) и Violaceae (возможен долгоносик *Orobitis cyaneus* (L.)).

Далее рассмотрены наиболее крупные группировки жуков, связанные на шиханах с родами и видами растений из разных экологических и таксономических групп.

### **Консорции, связанные с основными экологическими и таксономическими группами растений**

Консорции деревьев и кустарников. На шиханах отмечено 29 видов древесных и кустарниковых растений, с которыми связан 81 вид жуков-фитофагов (из них 51 относится к специализированным дендробионтам или тамнобионтам, остальные могут питаться и на травянистых растениях). Из 13 видов деревьев, произрастающих на шиханах, наиболее богатая группировка жуков связана с дубом (22 вида, из них 6 преимущественно или исключительно обитают на дубе). Помимо 5 истинных или преимущественных монофагов, указанных в предыдущих работах (*Curculio venosus* (Gravenhorst, 1807), *C. glandium* Marsham, 1802, *Archarius pyrrhoceras* (Marsham, 1802), *Orchestes hortorum* (Fabricius, 1792), *Altica quercetorum* Foudras, 1860) (Дедюхин, 2016ж, 2020), в этом году на Куштау и Юрактау зарегистрирован дубовый трубокверт (*Attelabus nitens* Scopoli, 1763), обитание которого здесь предполагалось нами ранее (Дедюхин, 2020). В пределах шиханов отмечены практически все монофаги дуба, известные к настоящему времени с Южного Урала и из Лесостепного Предуралья, что лишний раз подчеркивает консервирующую роль этих природных объектов для биоразнообразия региона. Отсутствие на шиханах ряда других специализированных фитофагов дуба, известных в Поволжье и Вятско-Камском междуречье (Дедюхин, 2012, 2016г), в частности, представителей родов *Coeliodes* Schönh. и *Magdalis* Germ. и 4 из 5 видов рода *Orchestes* Ill., вероятно, объясняется общей обедненностью данной консорции в Предуралье вблизи восточной границы ареала *Quercus robur* (Дедюхин, 2016ж). Помимо узкоспециализированных видов на дубе в лесах шиханов и на их опушках отмечена и группа многоядных дендробионтов: *Cryptocephalus schaefferi* Schrank, 1789, *C. cordiger* (Linnaeus, 1758), *C. querceti* Suffrian, 1848, *C. labiatus* (Linnaeus, 1761), *Pachybrachis tessellatus* (Olivier, 1791), *Luperus flavipes* (Linnaeus, 1758), *L. luperus* (Linnaeus, 1758), *Phyllobius pyri* (Linnaeus, 1758), *Polydrusus pterygomalis* Boheman, 1840, *P. mollis* (Strøm) и др.

На клене остролистном (*Acer platanoides* L.) и липе мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), двух других эдификаторах местных лесов, состав жуков-фитофагов гораздо беднее и образован в основном многоядными формами. Малое число видов жуков-фитофагов – характерная особенность консорций этих видов растений на всем ареале. В связи с этим интересна находка в 2019 г. в кленовнике на северном склоне Трагау неморального вида *Bradybatus kellneri* Bach, 1854 (Curculionidae), развивающегося в плодах кленов. Ранее самые восточные его находки были известны на 500–700 км западнее шиханов на Приволжской возвышенности в пределах Чувашии (Егоров,

2004), Ульяновской (Исаев, 2007) и Саратовской (Забалуев, 2019) областей. В Заволжье и Вятско-Камском междуречье, несмотря на специальные поиски, этот вид пока обнаружить не удалось.

В составе консорций большинства других древесных и кустарниковых растений, произрастающих на шиханах, также есть специализированные (на уровне родов или видов) виды жесткокрылых. На березе (*Betula pendula* Roth.) это *Deporaus betulae* (Linnaeus, 1758) (на облесенном северном склоне шихана Юрактау на отдельных ветках в нижних частях крон и подроста отмечено до нескольких десятков «сигар» этого вида), *Betulapion simile* (Kirby, 1811), *Orchestes rusci* (Herbst, 1795), на вязах (*Ulmus glabra* Huds. и *U. laevis* Pall.) – *Galerucella luteola* (Müller, 1766), *Euluperus xanthopoda* (Schrank, 1781), на миндале (*Amygdalus nana* L.) – *Magdalis serricollis* Reitter, 1895, *Anthonomus rufus* Gyllenhal, 1836, *Rhamphus oxyacanthae* (Marsham, 1802), а также встречающиеся и на других косточковых розоцветных (*Cerasus fruticosa* Pall., *Sorbus aucuparia* L., *Padus avium* Mill.), *Tatianaerhynchites aequatus* (Linnaeus, 1767) и *Epirhynchites auratus* (Scopoli, 1763); на спиреях (*Spiraea* spp.) – *Temnocerus subglaber* (Desbrochers, 1897); на карагане (*Caragana frutex* (L.) C. Koch) – зерновка *Kytorhinus quadriplagiatus* Motschulsky, 1839, ложнослоник *Trigonorrhinus dolgovi* (Korotyayev, 1977) и долгоносик *Tychius uralensis* Pic, 1902; на раkitнике (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wołoszcz.) Klásková) – зерновка *Bruchidius villosus* (Fabricius, 1792), семяеды *Exapion corniculatum* (Germar, 1817), *E. elongatulum* (Desbrochers, 1891) и долгоносик *Sitona striatellus* Gyllenhal, 1834; на жостере (*Rhamnus cathartica* L.) обычен листоед *Pachybrachis tessellatus* (Olivier, 1791), встречающийся также на дубе.

Как уже отмечено, на шиханах резко обеднены консорции ивовых. Однако представляет интерес своеобразная группировка, обнаруженная на *Populus tremula* L. в разреженном колке в основании курумника в пределах юго-восточного склона Тратау, которая включает двух монофагов осины, характерных для лесостепной зоны: *Crepidodera lamina* (Bedel, 1901) (достигает высокой численности) и *Cryptocephalus populi* Suffrian, 1848. Первый вид на востоке Русской равнины распространен локально и характерен для склоновых разреженных осинников, а второй восточнее Волги нам известен не был. Здесь же, но в основном на *Salix caprea* L., отмечен и широкий олигофаг ивовых *Crepidodera aurata* (Marsham, 1802).

Консорции сложноцветных (Asteraceae). С сем. Asteraceae в регионе связана одна из самых крупных группировок жуков-фитофагов – чуть менее 140 специализированных видов (Дедюхин, 2016в, 2016г). На шиханах из них зарегистрировано 66, еще около 35 видов, отмеченных здесь на растениях этого семейства, относятся к многоядным формам.

В пределах шиханов олигофаги и/или монофаги отмечены на видах сложноцветных из 18 родов. Наиболее крупные консорции связаны с полынями (*Artemisia* L.), васильками (*Centaurea* L.) и чертополохами (*Carduus* L.).

На 13 видах полыней, произрастающих на шиханах, в общей сложности зарегистрировано 29 видов жуков. Большинство из них – полифаги травянистых растений, например, *Galeruca tanacetii* (Linnaeus, 1758), *Phyllobius brevis* Gyllenhal, 1834, *Polydrusus inustus* Germar, 1824, *Eusomus ovulum* Germar, 1824, или умеренные олигофаги, живущие на растениях из разных родов сложноцветных трибы Anthemideae: *Cryptocephalus anticus* Suffrian, 1848, *Chrysolina marginata* (Linnaeus, 1758), *Cassida denticollis* Suffrian,

1844, *C. prasina* Illiger, 1798, *C. sanguinolenta* O. F. Müller, 1776, *Cyphocleonus dealbatus* (Gmelin, 1790) и др. Из 25 видов узких олигофагов или монофагов полыней, отмеченных в фауне востока Русской равнины, на шиханах зарегистрированы 6. Из листоедов это *Cryptocephalus elegantulus* Gravenhorst, 1807, обычный на большинстве видов полыней; *Cassida lineola* Creutzer, 1799, преимущественный монофаг на полынях из группы *A. campestris* L. s. l., характерный для песчаных стадий (лишь однажды собран на Юрактау с *A. marschalliana* Spreng.); *Cryptocephalus apicalis* Gebler, 1830, довольно регулярно встречающийся на *Artemisia austriaca* Jacq. Кроме того, на рудеральных видах полыней отмечены долгоносики *Microplontus rugulosus* (Herbst, 1795) (на *Artemisia vulgaris* L.) и *Pseudorchestes smreczynskii* (Dieckmann, 1958) (на *A. absinthium* L.). Очень вероятно также обитание на *Artemisia vulgaris* L. в нарушенных местообитаниях в основании шиханов пока не отмеченных здесь *Chrysolina aurichalcea* (Gebler in Mannerheim, 1825), *Baris artemisiae* (Herbst, 1795) и *Lixus fasciculatus* Boheman, 1835.

Особо выделим обнаружение на сибирском по происхождению, реликтовом виде полыни *Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess. листоеда *Pallasiola absinthii* (Pallas, 1773). Два экземпляра этого центральнопалеарктического степного вида собраны в августе 2019 г. в зарослях полыни сантолинолистной на обширной каменистой осыпи в верхней части южного склона Тратау (самое западное из известных местонахождений этого листоеда). Первым автором *P. absinthii* в большом количестве был найден в сходных условиях в предгорьях северного Алтая (природный парк «Ая») на этом же виде полыни. Помимо некоторых полифагов в состав консорции данной полыни на шиханах входят также лишь 2 широких олигофага – *Longitarsus succineus* (Foudras, 1860) и *Cassida stigmatica* Suffrian, 1844.

Отсутствие на шиханах ряда других олигофагов полыней, известных из региона, обусловлено тем, что они либо характерны для других типов местообитаний, либо связаны с видами полыней, не произрастающими на шиханах. Например, здесь отсутствуют *Cryptocephalus gamma* Herrich-Schäffer, 1829, *Labidostomis beckeri* Weise, 1881, *Pachnophorus cylindricus* Lucas, 1846, *Longitarsus absynthii* Kutschera, 1862 (все характерны для солонцов, где обитают на *Artemisia nitrosa* Web.), *Cryptocephalus bohemiensis* Seidlitz, 1837, *Chrysolina besseri* (Harold, 1874) и *Ch. carnifex* (Fabricius, 1792) (обычные на песках на *A. campestris* L. s. l.), *Ch. graminis* (L.) и *Cyphocleonus adumbratus* (Gebler, 1830) (живут в поймах рек в основном на *Artemisia abrotanum* L.).

На 4 видах васильков (*Centaurea* L.) на шиханах отмечено 28 видов жуков, 15 из них специализированы на Asteraceae, а 7 видов – монофаги или узкие олигофаги васильков. Консорции отдельных видов васильков отличаются значительным своеобразием.

Наиболее специфичная и богатая группировка связана с *Centaurea ruthenica* Lam., одном из доминантных видов в высокотравных сообществах осыпей и склоновых ложбин. Обращает на себя обилие на васильке русском узкоспециализированных форм фитофагов (особенно региональных монофагов) и малое число широких олигофагов. На Куштау отмечена вся группа региональных монофагов этого вида (*Cortodera villosa* Heyden, 1876, *Cassida elongata* Weise, 1893 и *Pseudocleonus dauricus* Gebler, 1830). На Тратау из этих видов известен пока только *Ps. dauricus* Gebler (рис. 7), при этом на курумниках собраны 2 других олигофага – *Pseudocleonus cinereus* (Schrank, 1781) и *Lixus pulverulentus* (Scopoli, 1763), не специфичные для василька русского.

Особо отметим обнаружение на Тратау *Ceratapion* sp. pr. *austriacum* (Wagner, 1904) (Ариониде). Два экземпляра этого вида впервые были выкошены в каменистой степи в мае 2019 года, а в августе обширные серии были собраны с отцветших и отчасти высухающих растений василька русского, но в разнотравной степи на обычном здесь васильке шероховатом (*Centaurea scabiosa* L.), кормовом растении собственно *Ceratapion austriacum* (Wagner, 1904), жуки ни одного из этих видов обнаружены не были<sup>1</sup>.

Из полифагов для консорции этого вида василька на шиханах наиболее характерны *Galeruca pomonae* (Scopoli, 1763), *Centricnemus leucogrammus* (Germar, 1824) и *Otiorhynchus unctuosus* Germar, 1824.

На васильке сибирском (*Centaurea sibirica* L.), доминанте каменистых сообществ шиханов, помимо нескольких полифагов обитают 4 вида, связанные только со сложноцветными – это узкие олигофаги *Ceratapion* sp. pr. *austriacum* и *Larinus ruber* Motschulsky, 1845, а также широкие олигофаги *Ceratapion onopordi* (Kirby, 1808) и редкий на нем *Larinus carlinae* (Olivier, 1807). *Larinus ruber*, в регионе специфичный для васильков с розеточными побегами из группы *C. marschalliana* Spreng., собран лишь однажды на Юрактау (2 спаривающиеся особи) (рис. 8). В Заволжье и Прикамье этот вид обычен в песчаных стациях и на псаммофитных опушках сосняков, где живет на *C. sumensis* Kalen. (Дедюхин, 2012) и значительно реже встречается на мергелистых и глинистых склонах Бугульминско-Белебеевской возвышенности на *C. carbonata* (Klok.) Sojak. Вероятно, лимитирующим фактором для этого вида долгоносика, определяющим его чрезвычайную редкость на шиханах при обилии кормового растения, выступает каменистый субстрат, не позволяющий жукам забираться глубоко в грунт под растения на зимовку (как это не раз отмечалось нами на песках).

Довольно богатая группировка жуков связана с *Centaurea scabiosa*. На васильке шероховатом отмечены монофаг *Pseudorchestes ermishi* (Dieckmann, 1958), а также преимущественно узкие олигофаги васильков *Chrysolina pseudolurida* (Roubal, 1917) и *Pseudocleonis cinereus*, а также большая группа широких олигофагов (*Cassida vibex* Linnaeus, 1767, *Ceratapion onopordi*, *Cleonis pigra* (Scopoli, 1763), *Larinus carlinae*) и полифагов (*Phyllobius brevis*, *Eusomus ovulum*, *Eusomostrophus acuminatus* (Boheman, 1840) и др.).

На *Centaurea pseudofrigia* С. А. Мей., произрастающем по опушкам лесов, пока собрано 3 широких олигофага сложноцветных (*Longitarsus apicalis* (Beck.), *Cassida vibex* Linnaeus, 1767 и *Ceratapion onopordi*) и узкие олигофаги васильков – *Neocrepidodera crassicornis* (Faldermann, 1837) и *Larinus obtusus* Gyllenhal, 1835. Последний в регионе связан преимущественно с *C. pseudomaculosa* Dobr., но в местах, где отсутствует его основное кормовое растение, переходит на некоторые другие виды (*C. jacea* L. и *C. pseudophrygia*) (Дедюхин, 2016г).

---

<sup>1</sup> Возможно, *Ceratapion* sp. pr. *austriacum* не относится к монофагам *Centaurea ruthenica*, так как отдельные экземпляры в петрофитных степях были выкошены и с *C. sibirica* L. Помимо специфических кормовых растений и занимаемых биотопов, обнаруженный вид имеет ряд небольших морфологических отличий от *Ceratapion austriacum* (Wagner, 1904), сближающих его с европейским видом *C. decolor* (Desbrochers, 1875), на восток известным до Курской области (Wanat, 1995).



Рис. 7. Молодой жук *Pseudocleonus dauricus* (Gebl.) в корне *Centaurea ruthenica* Lam.



Рис. 8. Жуки *Larinus ruber* Motsch. на соцветии *Centaurea sibirica* L.

Богатая группировка связана и с 3 видами чертополохов, особенно с *Carduus thoermeri* Weinm. Из характерных преимущественно для чертополохов видов жуков на шиханах отмечены пока только 2 (*Psylliodes chalcomerus* (Illiger, 1807) и *Lixus filiformis* (Fabricius, 1781)), а остальные – широкие олигофаги (*Agapanthia dahli* (Richter, 1821), *A. villosoviridescens* (DeGeer, 1775), *Cassida rubiginosa* O. F. Müller, 1776, *Ceratapion onopordi*, *C. gibbirostre* (Gyllenhal, 1813), *Larinus carlinae*, *L. turbinatus* Gyll.). Возможно, на *Carduus acanthoides* L. развивается кавказский травоядный короед (*Thamnurgus caucasicus* Reitter, 1887) (единичный жук выкошен на степном склоне Юрактау, где это растение есть).

Комплексы жуков на растениях из других родов сложноцветных гораздо беднее, поэтому далее приведены только специфичные или характерные виды. На мордовниках (*Echinops ruthenicus* Vieb. и *E. sphaerocephalus* L.) повсеместно обычен развивающийся в цветочных головках *Larinus vulpes* (Olivier, 1807), а на последнем виде на нижней стороне листьев регулярно встречаются также жуки *Ceratapion transsylvanicum* (Schilsky, 1906). На *Serratula gmelinii* Tausch. на Тратау зарегистрирован *Larinus serratulae* Capiomont, 1874, узкий олигофаг серпух. Для наголоваток (*Jurinea ledebourii* Bunge и *J. cyanoides* (L.) Reichenb.) характерен *Larinus iaceae volgensis* Becker, 1864. С девясилами (*Inula* spp.) связаны *Pilemostoma fastuosum* (Schaller, 1783) и *Lachnaeus crinitus* (Boheman, 1836). На пижме уральской (*Tanacetum uralense* (Krasch.) Tzvel.) живет *Diplapion sareptanum* (Desbrochers, 1867). На соцветиях ястребинок, в особенности на *Hieracium virosus* Pall. и *Pilosella echioides* (Lumn.) F. Schultz et Sch. Bip., во второй половине лета обычен скрытоглав *Cryptocephalus laetus* Fabricius, 1792 (гораздо реже жуки этого вида встречаются на других желтоцветковых растениях трибы Anthemideae). На Юрактау на опушках лесов несколько раз собрана с *Hieracium umbellatum* L. щитоноска *Cassida panzeri* Weise, 1907.

Из сложноцветных рудерального комплекса узкие олигофаги и монофаги есть на *Cirsium setosum* (Willd.) Bess. (*Lema cyanella* (Linnaeus, 1758) и *Hadroplontus litura* (Fabricius, 1775)), *Achillea millefolium* L. (*Phytoecia pustulata* (Schrank, 1776) и *Microplontus triangulum* (Boheman, 1845)), *Tripleurospermum perforatum* (Mérat) M. Lainz. (*Omphalopion hookerorum* (Kirby, 1808), *Diplapion detritum* (Mulsant et Rey, 1858) и *Pseudostyphlus pillumus* (Gyllenhal, 1835)).

Консорции бобовых (Fabaceae). На бобовых в пределах шиханов обнаружено около 100 видов жуков, из них 72 специализированы на этом семействе. Общее число видов жуков, в той или иной степени связанных с бобовыми, на востоке европейской части России достигает 180 (в том числе 137 монофагов и олигофагов), в основном за счет представителей семейств Arionidae и Curculionidae (Дедюхин, 2016в), и на шиханах сконцентрировано свыше половины регионального разнообразия жуков-фитофагов этого семейства растений.

Наибольшее число специализированных видов жуков здесь отмечено на родах *Trifolium* L. s. l. (18 видов долгоносиков, в том числе 12 монофагов и узких олигофагов), *Lathyrus* L. (14 видов долгоносиков и зерновок, в том числе 6 узких олигофагов), *Vicia* L. (16 видов; 7 узких олигофагов), *Medicago* L. (9 видов; 6 узких олигофагов), *Chamaecytisus* Link. (8 видов, 4 монофага и узких олигофага), *Melilotus* Mill. (7 видов; 4 узких олигофага), *Astragalus* L. (6 видов; 4 узких олигофага), *Onobrychis* Mill. (3 вида; 2 узких олигофага), *Oxytropis* DC. (2 вида; 1 узкий олигофаг), *Hedysarum* L. (3 вида; 1 узкий олигофаг), *Securigera* DC. (6 видов; 4 монофага и узких олигофага), *Caragana*



Lam. (3 специфичных вида). Консорции отдельных видов бобовых (или групп очень близких видов) растений также, как правило, характеризуются высокой степенью специфичности.

Далее подробнее рассмотрены комплексы жуков, связанные с некоторыми родами бобовых.

В Поволжье и Предуралья своеобразные консорции складываются на 16 видах астрагалов, с которыми связаны 14 узких олигофагов и монофагов (Исаев, 2001; Дедюхин, 2016г). На шиханах зарегистрировано 7 видов астрагалов, из них жуки зарегистрированы на 4. В каменистых степях фоновым видом выступает петрофитный *Astragalus helmii* Fisch.; в состав его консорции входят регулярно встречающиеся семееды *Mesotrichapion punctirostre* (Gyllenhal, 1839), *Pseudoprotapion ergenense* (Becker, 1864) и долгоносик *Tychius longulus* Desbrochers, 1873 (все узкие олигофаги некоторых степных видов астрагалов). На произрастающем в ковыльных и каменистых степях *Astragalus macropus* Bunge отмечены *Tychius longulus* и *T. astragali* Becker, 1862, регулярно встречающиеся на этом же виде и в степях Заволжья. На *Astragalus cicer* L. и *A. danicus* Retz., обычных в нарушенных биотопах и на лугах у подножия шиханов, найдены только немногие виды широких олигофагов и полифагов, хотя на *A. danicus* очень вероятно обитание *Tychius trivialis* Boheman, 1843, регулярно встречающегося на этом виде в Заволжье.

На очень редких на шиханах *Astragalus austriacus* Jacq., *A. wolgensis* Bunge и *A. testiculatus* Pall. специализированных видов на шиханах пока обнаружить не удалось, хотя в лесостепи Заволжья характерные виды долгоносиков на каждом из этих видов астрагалов есть.

В целом некоторая обедненность консорций на шиханах характерна и для ряда других степных бобовых. Например, на 3 видах остролодочников, в том числе и на эндемичном для Поволжья и Предуралья *Oxytropis baschkirensis* Кнжасев, встречается узкий олигофаг *Tychius tectus* LeConte, 1876, но не обнаружена более редкая зерновка *Bruchidius marginalis* (Fabricius, 1777). На обычном в каменистых степях шиханов копеечнике крупноцветковом (*Hedysarum grandiflorum* Pall.), несмотря на специальные поиски, не удалось обнаружить реликтовый вид долгоносика *Tychius alexii* (Korotyaev, 1991). На эспарцете (*Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.), спорадичном на шиханах, из 3 специализированных видов сем. Arionidae (*Stenopteropion intermedium* (Eppelsheim, 1875), *Pseudoprotapion elegantulum* (Germar, 1818), *Hemirichapion reflexum* (Gyllenhal, 1833)) пока обнаружены лишь первые два.

Возможно часть из “недостающих” видов в дальнейшем здесь будет найдена, однако отсутствие некоторых может объясняться проявлением островного эффекта, когда виды фитофагов в изолированных местообитаниях исчезают раньше их кормовых растений (особенно в периоды резкого спада численности последних).

Консорции крестоцветных (Brassicaceae). Листоеды и долгоносики – главные консорты крестоцветных. С растениями из этого семейства на востоке Русской равнины в общей сложности связано около 120 видов жуков. К особенностям комплексов жесткокрылых крестоцветных относятся отсутствие зерновок (Bruchidae) и семеедов (Arionidae), одних из важнейших компонентов консорций бобовых. Еще одна характерная черта группировок фитофагов крестоцветных – резкое преобладание в их составе умеренных и широких олигофагов при отсутствии или малочисленности

полифагов. На многих видах формируются консорции, включающие высокоспециализированные виды жуков (Дедюхин, 2016в, 2016г).

На шиханах зарегистрировано 24 вида этого семейства растений и 49 видов их фитофагов (в том числе 15 видов монофагов и узких олигофагов). Самые крупные группировки жуков связаны с бурачками (*Alyssum lenense* Adams и *A. tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd.) (в общей сложности обнаружено 16 видов, из них 2 монофага), вайдой ребристой (*Isatis costata* С.А. Мей) – 12 видов, в том числе 3 преимущественных монофага; гулявником Лёзеля (*Sisymbrium loeselii* L.) – 12 видов, 1 монофаг; шиверекией северной (*Schivereckia hyperborea* (L.) Berkutenko) – 10 видов, в том числе 1 преимущественный монофаг; икотником седым (*Berteroa incana* (L.) DC.) – 9 видов, 3 монофага; желтушниками (*Erysimum* L.) – 6 видов, из них 2 специализированных на этом роде.

Далее рассмотрены некоторые группировки, включающие специфичные виды фитофагов. Из 2 монофагов бурачков, отмеченных на шиханах, центральнопалеарктический *Ceutorhynchus potanini* Korotyaev, 1980 явно предпочитает *Alyssum lenense* Adams (хотя единичные жуки могут встречаться и на *A. tortuosum*). Напротив, западнопалеарктический *Ceutorhynchus subpilosus* С. Brisout, 1869 здесь связан исключительно с *A. tortuosum*. Личинки этого вида образуют галлы на корнях этого вида, развиваясь только на мелкодисперсных осыпях под скалами на Тратау и Юрактау (на скалах и выходах плотных каменных пород даже при обилии кормового растения они отсутствуют). На бурачках обычны и несколько ксерофильных видов блошек (*Phyllotreta wiseana* Jacobson, 1901, *Ph. pallidipennis* Reitter, 1891, *Ph. erysimi* Weise, 1900).

На *Schivereckia hyperborea* в мае и июне в массе встречается *Ceutorhynchus unguicularis* С. G. Thomson, 1871<sup>1</sup>. В отличие от долгоносиков, связанных с бурачками, максимальная численность этого вида (как и его кормового растения) отмечена на тенистых обрывистых склонах и осыпях, в которых наряду с шиверекией доминирует зеленый мох *Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch. На шиверекии в большом количестве встречается ряд видов блошек, из которых кроме обычных видов, обитающих на многих других крестоцветных (*Phyllotreta cruciferae* (Goeze, 1777), *Ph. atra* (Fabricius, 1775), *Ph. astrachanica* Lopatin, 1977), в этой консорции зарегистрированы как мезофилы, в целом не характерные для степей (например, *Phyllotreta nemorum* (Linnaeus, 1758) и *Ph. ochripes* (Curtis, 1837)), так и пустынно-степной вид *Phyllotreta erysimi* Weise, 1900. В корнях шиверекии отмечено развитие петрофитностепного вида долгоносика *Aulacobaris violaceomicans* (Solari, 1904).

Еще одну специфичную консорцию, очень характерную для шиханов, образует вайда *Isatis costata* С. А. Мей, обычный здесь на каменных опушках и осыпях вид. На вайде развивается многочисленный на шиханах узкоспециализированный долгоносик *Ceutorhynchus kaszabi* Korotyaev, 1980. На отдельных растениях вайды во время бутонизации и начала цветения может концентрироваться до нескольких десятков жуков. В июне помимо основного кормового растения жуки местами в большом количестве встречаются на цветущих бурачках и даже спиреях (по всей видимости, проходя на этих растениях дополнительное питание). На вайде же питаются многие блошки, как широкие олигофаги (*Phyllotreta cruciferae* (Goeze, 1777), *Ph. atra* (Fabricius, 1775)), так и более специализированные, например, *Psylliodes isatidis* Heikertinger, 1913 (преимущественно связанный с вайдой, местами обычный вид, особенно на Куштау)

<sup>1</sup> В начале мая несколько жуков было собраны также с *Arabis auriculata* Lam. (Дедюхин, 2010).

и *Phyllotreta weiseana* Jacobson, 1901 (редкий петрофитностепной вид). В начале мая 2009 г. на вегетирующем растении вайды на осыпях южного склона Тратау было собрано несколько жуков бескрылого вида рода *Phyllotreta* Steph. (1 экз. был найден также на *Alyssum lenense*) (Дедюхин, 2010), но в дальнейшем собрать этот еще не описанный вид не удалось. Кроме того, на вайде здесь развиваются 3 широких олигофага из подсем. Baridinae: *Melanobaris hochhuthi* (Faust, 1888), *Aulacobaris lepidii* (Germar, 1824) и *A. janthina* (Boheman, 1836).

Особенность консорции клаусии (*Clausia agideliensis* Knjasev), очень характерного растения каменистых степей шиханов, составляет отсутствие долгоносиков рода *Ceutorhynchus* Germ. и чрезвычайная малочисленность блошек (Дедюхин, 2016г). При этом в корнях этого многолетнего растения развиваются (местами совместно) 3 вида долгоносиков из подсем. Baridinae: *Aulacobaris violaceomicans* (Solari, 1904), *Melanobaris nigratarsis* (Boheman, 1844) и *M. carbonaria* (Boheman, 1836). Первые 2 вида обычны на всех шиханах, а последний найден пока только на курумниках Тратау в корнях очень крупных растений. Все 3 вида и в Заволжье также типичны для петрофитных степей, где развиваются и на некоторых других многолетних крестоцветных.

Своеобразные группировки жуков присутствуют ранней весной в сообществах эфемерных крестоцветных. В частности, на крупке дубравной (*Draba nemorosa* L.) в местах массового цветения зарегистрирован ее монофаг – *Ceutorhynchus kipchak* Коротяев, 1996 (Дедюхин, 2010).

Из видов, связанных с лесными крестоцветными, наибольший интерес представляет находка в июне 2019 года в широколиственном лесу на склоне Тратау на бутонизирующих соцветиях гулявника прямостоячего (*Sisymbrium strictissimum* L.) скрытнохоботника *Ceutorhynchus interjectus* Schultz, 1903. Этот европейский вид, насколько известно, живущий только с *S. strictissimum*, впервые обнаружен в России. Не исключено его обитание и на других шиханах, в лесах которых также произрастает *S. strictissimum* L. На другом обычном на шиханах лесном виде крестоцветных – чесночнице *Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande – также очень вероятно обитание преимущественного монофага *Ceutorhynchus roberti* Gyllenhal, 1837. Кратковременные сборы позволили обнаружить на чесночнице пока лишь несколько видов блошек (*Phyllotreta ochripes*, *Ph. nigripes*, *Ph. atra*), не специфичных для данного растения.

Консорции губоцветных (Lamiaceae). С отдельными родами и видами губоцветных связаны своеобразные группировки жесткокрылых, как правило, сравнительно немногочисленные. Из 27 видов 14 родов губоцветных, произрастающих на шиханах, жуки (37 видов; в том числе 28 видов, специализированных на этом семействе) связаны по меньшей мере с 16 видами из 9 родов. Наибольшее число видов обнаружено на шалфеях (*Salvia* L.) – 8 видов; в том числе 5 узких олигофагов или преимущественных монофагов; чистецах (*Stachys* L.) – 7 видов, в том числе 3 монофага; тимьянах (*Thymus* L.) – 5 видов; 4 специфичных или характерных вида; котовниках (*Nepeta* L.) – 3 узкоспециализированных вида; зопнике (*Phlomodoides tuberosa* (L.) Moench) – 4 вида, из них 2 монофага; душице (*Origanum vulgare* L.) – 3 вида, 1 монофаг; яснотках (*Lamium* L.) – 2 вида, 1 узкий олигофаг<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> По берегам стариц в основании Юрактау на *Lycopus europaeus* L. отмечены также листоеды *Chrysolina polita* (Linnaeus, 1758), *Ch. herbacea* (Duftschmid, 1825) и долгоносик *Datonychus arquata* (Herbst, 1795).

Высокая степень специализации жуков к отдельным группам губоцветных, вероятно, обусловлена тем, что растения разных родов, а часто и видов одного рода этого семейства, имеют специфичные пахучие вторичные метаболиты. Например, узкоспециализированный вид блошки *Longitarsus salviae* Gruev, 1975 отмечен нами лишь на шалфее сухостепном (*Salvia tesquicola* Klok. et Pobed.), из трех шиханов произрастающем лишь на Юрактау, где блошка встречается на этом кормовом растении в большом количестве; узкие олигофаги шалфеев *Dibolia metallica* Motschulsky, 1845 и *Squamapion elongatum* (Germar, 1812) обычны на *S. tesquicola* и *S. stepposa* Shost., а щитоноска *Cassida canaliculata* Laicharting, 1781 найдена только на *S. stepposa* (рис. 9). При этом ни одного из специализированных видов не найдено на шалфее муточатом (*S. verticillata* L.).

Консорции разных видов тимьянов также специфичны. На тимьяне Маршалла (*Thymus marschallianus* Willd.), произрастающем в луговых степях и на остепненных опушках, отмечены блошка *Dibolia cryptocephala* (Koch, 1803) и семяед *Squamapion lukjanovitshi* (Korotyaev, 1988). Жуки последнего вида собраны также на *Origanum vulgare* L. и *Thymus talijevii* Klok. et Shost., а *D. cryptocephala* – на *Thymus cimicinus* Blum ex Ledeb. и однажды на *Stachys recta* L.

Для тимьянов каменистых степей, скал и осыпей (*Th. talijevii* Klok. et Shost. и *Th. cimicinus* Blum ex Ledeb.) специфичен, но встречается sporadично *Squamapion oblivium* (Schilsky, 1902), местами на них обычен *Longitarsus obliteratedus* (Rosenhauer, 1847) (жуки собраны и с *Thymus punctulosus* Klok.), изредка встречается *Dibolia cryptocephala* (Koch, 1803). *Longitarsus obliteratedus* обитает также на опушках и в луговых степях на



Рис. 9. *Cassida canaliculata* Laich. на листе *Salvia stepposa* Shost.

*Origanum vulgare* L., причем вблизи этих биотопов в каменистых степях этот вид на тимьянах практически отсутствует (возможно, жуки привлекаются обильно цветущей душицей), но на скальных обнажениях и курумниках вдали от мезофитных местообитаний жуки этого вида регулярно встречаются в куртинах тимьянов.

Самобытны и видовые консорции чистецов. Для обычного в степях шиханов *Stachys recta* L. специфичны блошки *Longitarsus celticus* Leonardi, 1975 и *Dibolia rugulosa* L. Redtenbacher, 1849, а также долгоносик *Thamiocolus signatus* (Gyllenhal, 1837). Первые два вида встречаются регулярно, и *L. celticus* достигает большой численности, а *Th. signatus* очень редок (собран только в ковыльной степи на Тратау). Напротив, с *S. sylvatica* L. связаны его преимущественный монофаг *Datonychus urticae* (Boheman, 1845) (пока отмечен только в лесном массиве в северной части Кушгтау) и широкий олигофаг губоцветных *Cassida viridis* Linnaeus, 1758. На *S. officinalis* (L.) Trevis., произрастающем по опушкам и лугам, пока фитофаги не отмечены, но возможно обитание живущей в основном на этом растении в Поволжье и на Урале блошки *Dibolia foersteri* Vach, 1859.

С котовниками тесно связаны две блошки *Dibolia carpathica* Weise, 1893 и *Longitarsus alfieri* Pic, 1923, а также семяед *Squamapion samarense* (Faust, 1891). *Squamapion samarense* – монофаг на *Nepeta pannonica* L.; *L. alfieri* Pic, 1923 на шиханах собран только на *N. cataria* L. на скальных обнажениях Тратау, где был обычен (хотя в других местах Заволжья этот вид живет на *N. pannonica* L.), а *D. carpathica* на шиханах регулярно встречается на обоих видах этого рода.

На *Lamium album* L. регулярно встречаются широкий олигофаг губоцветных *Chrysolina fastuosa* (Scopoli, 1763) и узкий олигофаг ясноток – долгоносик *Coeliastes lamii* (Fabricius, 1792). Первый вид нередок также на пустырниках (особенно на *Leonurus quinquelobatus* Gilib.).

Пока не обнаружены жуки на *Glechoma hederacea* L. и *Prunella vulgaris* L., хотя трофические связи отдельных видов листоедов с ними возможны, а *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy и змееголовники (*Dracocephalum ruyschiana* L. и *D. thymiflorum* L.) жуками не повреждаются.

Консорции норичниковых (Scrophulariaceae). Из 10 родов норичниковых, известных на шиханах, фитофаги связаны всего с четырьмя – *Verbascum* L. (9 видов жуков, 8 узких олигофагов), *Linaria* L. (6 специализированных видов), *Veronica* L. (2 узких олигофага – *Gymnetron melanarium* (Germar, 1821) и *Longitarsus medvedevi* Shapiro, 1956) и *Scrophularia* L. (1 преимущественный монофаг – *Cionus tuberculatus* (Scopoli, 1763)).

Основу консорций коровяков составляют долгоносики рода *Cionus* Clairville (на шиханах – 5 видов), причем на отдельных куртинах коровяков встречается не больше 3. На всех видах, но предпочитая *V. nigrum* L. и *V. marschallianum* Ivanina et Tzvel., отмечены только *C. hortulanus* (Geoffroy, 1785) и *C. thapsus* (Fabricius, 1792). На *Verbascum lychnitis* L. (на Тратау также на *V. phoeniceum* L.) живут 2 степных вида – *C. olivieri* Rosenschold, 1838 и *C. leonhardi* Wingelmüller, 1914. Только с *V. thapsus* L. связан редкий на шиханах *Cionus longicollis* Brisout de Barneville, 1863. Кроме ционусов почти на всех видах коровяков обычны долгоносик *Rhinusa tetra* (Fabricius, 1792) и блошка *Longitarsus tabidus* (Fabricius, 1775). Еще один узкий олигофаг – *Longitarsus nigrofasciatus* (Goeze, 1777) – отмечен пока только на *V. lychnitis* и *V. nigrum*. Помимо них

на крупных растениях *Verbascum lichnitis* часто встречается усач *Agapanthia dahli* (Richter, 1821), не специфичный для корвяков (в частности, он нередок также на *Carduus toermeri* и некоторых других крупностебельных сложноцветных).

На льянке (*Linaria vulgaris* L.) живет 1 вид листоедов – *Chrysolina sanguinolenta* (L.) и 5 видов долгоносиков. Среди последних 2 вида обычны (*Rhinusa neta* (Germ.) и *Rh. antirrhini* (Pk.)), а 2 вида рода *Mecinus* Germ. (*M. ianthinus* Germ. и *M. heydeni* Wenck.) собраны в единичных экземплярах. *Rhinusa pilosa* (Gyllenhal, 1838) – очень редкий вид, образующий многокамерные стеблевые галлы, которые (с несколькими молодыми жуками) были обнаружены лишь однажды в ковыльной степи в основании Тратау.

Консорции бурачниковых (Boraginaceae). Всего на бурачниковых в пределах шиханов зарегистрирован 21 вид жуков, из них 17 тесно связаны с растениями из этого семейства. Из широких олигофагов на растениях большинства родов зарегистрирован *Longitarsus anchusae* (Paykull, 1799); на *Nonea rossica* Stev., *Cynoglossum officinale* L., *Echium vulgare* L. и *Myosotis popovii* Dobrecz. отмечен *Mogulones asperifoliarum* (Gyllenhal, 1813); в основном на *Cynoglossum officinale* и *Nonea rossica* встречаются *Longitarsus exsoletus* (Linnaeus, 1758) и *Phytoecia coerulescens* (Scopoli, 1763). Пока только на *Nonea rossica* в основании шихана Тратау собран долгоносик *Pachycerus segnis* (Germar, 1824), способный развиваться и на растениях из других родов бурачниковых.

Узкие олигофаги и монофаги (8 видов) отмечены на 6 видах из 5 родов. На *Onosma simplicissima* это *Longitarsus violentus* Weise, 1893, *Longitarsus* sp. и *Rhabdorrhynchus karelini* (Fähræus, 1842) (все виды найдены только на осыпях шихана Тратау); на *Nonea rossica* – *Mogulones austriacus* (Brisout de Barneville, 1869) и *M. dimidiatus* (Fridvaldszky, 1865), на *Cynoglossum officinale* – *Mogulones crucifer* (Pallas, 1781), на медуницах (*Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem. и *P. obscura* Dumort.) – *Mogulones pallidicornis* (Gougelet et Brisout de Barneville, 1860). Особый интерес представляет находка на *Echium vulgare* в основании северного склона Юрактау узкого олигофага синяков, долгоносика *Mogulones geographicus* (Goeze, 1777). Этот западнопалеарктический суббореальный вид на восток был известен до Среднего Поволжья (Исаев, 2007), а многолетние поиски его в Заволжье ранее были безрезультатными. Вероятно, вид очень редок и на шиханах. На Юрактау был собран лишь 1 экз., а на других шиханах, несмотря на специальные поиски на кормовом растении, вид пока не обнаружен.

Консорции травянистых растений из других семейств. Еще на 29 семействах растений на шиханах отмечено от 11 до 1 специализированного вида жуков.

Для группировок жуков большинства гвоздичных (Caryophyllaceae) характерно наличие умеренных и узких олигофагов (на шиханах отмечено 11 видов) при отсутствии истинных монофагов. К первым относятся *Cassida subreticulata* Suffrian, 1844 и *C. margaritacea* Schaller, 1783, связанные с гвоздиками (*Dianthus* spp.), мыльнянкой (*Saponaria officinalis* L.) и качимами (*Gypsophila* spp.); *Sibinia pellucens* (Scopoli, 1772) и *S. viscaria* (Linnaeus, 1761), преимущественно живущие на растениях из родов *Silene* L. и *Viscaria* Bernh. (первый), *Elisanthe* (Fenzl) Reichenb. и *Melandrium* Roehl. (второй). Из узких олигофагов на роде *Otites* Adans. специализирован *Sibinia tibialis* (Gyllenhal, 1836); на качимах (*Gypsophila* spp.) – *S. unicolor* (Fähr.) (на шиханах обычен на *Gypsophila altissima* L.); на разных видах рода *Eremogone* Fenzl. развивается *Sibinia*

*hopffgarteni* Tournier, 1873 (на шиханах – *E. koriniana* (Fisch. ex Fenzl) Ikonn. и *E. longifolia* (Bieb.) Fenzl.); исключительно с гвоздиками (на шиханах в основном с *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb.) связаны *Sibinia subelliptica* (Desbrochers, 1873) и *S. vittata* Germar, 1824; по-видимому, на *Cerastium arvense* L. развивается *Sibinia phalerata* (Gyllenhal, 1836). Единжды собран на Тратау *Lixus brevipes* Brisout, 1866, развивающийся в стеблевых галлах на некоторых видах рода *Otites* (на шиханах, возможно, связан с *O. baschkirorum* (Janisch.) Holub).

Из растений сем. Polygonaceae для высокотравья шиханов очень характерен таран (горец) альпийский (*Aconogonon alpinum* (All.) Schur), на котором зарегистрировано 8 видов жуков. В первую очередь это многоядные формы, причем значительная часть из них, например, *Labidostomis humeralis* (D. N. Schneider, 1792) (местами образует скопления, сильно повреждая растения), *Cryptocephalus querceti* Suffrian, 1848, *C. planifrons* Weise, 1882, *Phyllobius viridicollis* (Fabricius, 1792), *Ph. maculicornis* Germar, 1824, обычно встречается на древесно-кустарниковой растительности, но на шиханах регулярна на таране. Очень характерен для консорции этого вида также степной вид листоеда *Cheilotoma musciformis* (Goeze, 1777). Из олигофагов гречишных на горце альпийском неоднократно зарегистрирован только *Lixus bardanae* (Fabricius, 1787), в других местах развивающийся в основном на крупностебельных щавелях (особенно на *Rumex confertus* Willd. и *R. crispus* L.), характерных для пойменных и рудеральных ассоциаций и отсутствующих на шиханах.

Другие виды, связанные с гречишными, обитают в рудеральных биотопах вдоль троп и дорог на *Polygonum arenastrum* Boreau (*Gastrophysa polygoni* (Linnaeus, 1758), *Chaetocnema concinna* (Marsham, 1802), *Amalus scortillum* (Herbst, 1795)), а *Rhinoncus perpendicularis* (Reich, 1797) собран с *Persicaria maculosa* S. F. Gray. на влажной лесной дороге в северной части Куштау.

С молочайными (Euphorbiaceae) на шиханах связаны 8 видов листоедов рода *Aphthona* Chev. Все они развиваются на молочаях (*Euphorbia* L.), часть видов предпочитает мезофитные биотопы в основании шиханов, где они живут в основном на *Eu. virgata* Waldst. et Kit. (*A. czwalinae* Weise, 1888, *A. beckeri* Jacobson, 1896, *A. gracilis* Faldermann, 1837) или на *Eu. semivillosa* Prokh. (*A. ovata* Foudras, 1860), а другие характерны для ксерофитных участков на каменистых склонах и вершинах карстовых воронок, где концентрируются на петрофитных молочаях, в частности на *Eu. seguieriana* Neck. (*Aphthona franzi* (Heikertinger, 1944) и *A. nigriscutis* Foudras, 1860).

Некоторые из представителей рода *Aphthona* специализированы на растениях других семейств. Так, на уральском эндемике льне уральском (*Linum uralense* Juz.) на скальных обнажениях южного склона Тратау в большом количестве встречается *A. placida* Kutschera, 1864 (рис. 10); он не был обнаружен на каменистом и продуваемом восточном склоне шихана, где его кормовое растение также обильно. В Заволжье эта блошка встречается по остепненным склонам на льне желтом (*Linum flavum* L.). Еще один вид, отмеченный на шиханах, *A. kuntzei* Roubal, 1931, специализирован на спаржах (*Asparagus* spp.) (Asparagaceae). На спарже лекарственной (*Asparagus officinalis* L.) здесь найдены также 2 вида рода *Crioceris* F. Mull. – *C. duodecimpunctata* (Linnaeus, 1758) и *C. quatuordecimpunctata* (Scopoli, 1763).

На зонтичных (Apiaceae) в пределах шиханов пока обнаружено всего 4 специализированных вида. В лесах и на лугах на мезофитных зонтичных (*Aegopodium podagraria*



Рис. 10. Жуки *Aphthona placida* Kutsch. на *Linum uralense* Juz.

L. и *Heracleum sibiricum* L.) встречаются 2 обычных вида – усач *Phytoecia icterica* Schall. и долгоносик *Lixus iridis* Olivier, 1807. В травянистых сообществах обнаружены *Lixus cylindrus* (Fabricius, 1781) (собран с *Seseli libanotis* (L.) Koch на Тратау) и *Bruchidius cinerascens* (Gyllenhal, 1833) (на *Eryngium planum* L. в основании Куштау).

Своеобразен небольшой комплекс жуков, связанный с луками. На шиханах зарегистрировано 5 видов рода *Allium* L., из них в каменистых степях и на осыпях доминирует лук шаровидный – *A. globosum* M. Bieb. ex Redoute. На нем довольно регулярно попадает узкий олигофаг луков *Oprohinus jakovlevi* (Schultze, 1902) (на востоке Русской равнины он локально встречается в каменистых степях и на скальных обнажениях, но местами обычен в населенных пунктах, где повреждает *A. oleraceum* L.). На курумниках южного склона Тратау с доминированием *Allium globosum* дважды собран *Stephanocleonus ignobilis* Faust, 1883. Питание луками одного экземпляра, собранного в июле 2012 г., было проверено нами в лаборатории, а в августе 2019 г. мертвый жук был найден в основании кормового растения, одна луковица которого была выедена и содержала выходное отверстие. В аналогичных условиях этот вид нами найден и в ряде мест Оренбургской обл. (также под камнями в основании луков, а однажды при питании побегом лука). Эти данные однозначно показывают тесную связь этого вида долгоносика, кормовые растения которого до наших работ были не известны, именно с луками. Возможно, на луках (или лилейных) развивается долгоносик *Prisistus caucasicus* (Kirsch, 1879), нередко встречающийся в каменистых степях шиханов (все находки сделаны кошением и представлены единичными, вероятно, расселяющимися особями).

На опушке леса северного склона Тратау на *Lilium pilosiusculum* (Freyn) Misch. обнаружен листоед *Lilioceris lili* (Scopoli, 1763). Этот вид – обычно малочисленный и встре-



чающийся локальный в естественных ландшафтах, в последние годы в массе размножается на декоративных лилиях, что послужило основанием считать его в европейской части России инвайдером (Орлова-Беньковская, 2016, 2017; Каталог ..., 2017; Егоров, 2018). Между тем эта, а также ряд других наших находок лилейницы в локальных и, вероятно, реликтовых популяциях лилий из группы *L. martagon*, а также места на рябчике (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) от южной тайги до южных степей Заволжья и Предуралья показывают необоснованность этих взглядов (Дедюхин, 2019).

Только на Тратау пока обнаружен узкий олигофаг ластовней – *Chrysochus asclepiadeus* (Pallas, 1773) (на курумнике на *Vincetoxicum albowianum* (Kusn.) Pobed. и *V. hirundinaria* Medik.), а на Юрактау собран связанный с подмаренниками (*Galium* spp.) листоед *Sermylassa halensis* (Linnaeus, 1767).

В разнотравно-ковыльной степи восточного склона Тратау на *Thalictrum* sp. найдена щитоноска *Cassida* sp. Жуки этого, вероятно, еще не описанного вида собраны нами еще в двух местах Заволжья в аналогичных биотопах также с василистников (*Thalictrum flavum* L. и *Th. minus* L.). Из других узких олигофагов лютиковых на шиханах зарегистрированы собранный в каменистой степи на Куштау примитивный долгоносик *Nemonyx lepturoides* (Fabricius, 1801) (Nemonychidae), трофически тесно связанный с *Consolida regalis* Gray, и травоядный короед *Thamnurgus petzi* Reitter, 1901, развивающийся в стеблях живокостей (род *Delphinium* L.) (на шиханах живет на *D. dictyocarpum* DC.).

Таким образом, можно констатировать, что на Стерлитамакских шиханах практически на всех потенциальных кормовых растениях зарегистрированы группировки жуков, часто содержащие редкие и стенотопные виды, специфичные для конкретных родов или даже видов растений. При этом состав консорциев конкретных видов растений на шиханах, как правило, заметно беднее общего состава специализированных на них фитофагов в регионе. Это согласуется с представлением о том, что конкретные популяции какого-либо растения обычно заселены далеко не всем набором его потенциальных фитофагов, представленных в региональной фауне, а консорциев одного вида растения в разных биогеоценозах существенно различаются (Емельянов, 1965, 1967; Коротяев, 2012; Дедюхин, 2016г). Вероятно, аналогичными черты присущи и остальным компонентам консорциев растений на шиханах (углубленные исследования других групп растительноядных насекомых, как и комплексное изучение энтомофауны шиханов, до настоящего времени не проводились).

Каждый из шиханов отличается высоким своеобразием флоры, растительности и компонентов консорциев растений. Эти природные объекты в совокупности могут служить эталонными для изучения реликтовых комплексов Предуралья и закономерностей «островного эффекта», поэтому представляется чрезвычайно важным сохранение всех трех уникальных гор. Важнейшим шагом в этом направлении стало создание геопарка «Торатау», в который были включены два шихана – Юрактау и Тратау, но необходимо введение запрета планируемой в ближайшие годы промышленной разработки шихана Куштау, пока не имеющего природоохранного статуса.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На Стерлитамакских шиханах зарегистрировано 426 видов из 9 семейств растительноядных жуков (35 % фауны этих групп лесостепи востока Русской равнины и Предуралья). На Тратау обнаружено 340, на Куштау – 281, на Юрактау – 275 видов.

Подавляющее большинство видов жуков (91 %) приходится на 3 семейства: Curculionidae – 184 вида (43 % фауны), Chrysomelidae – 156 (37 %) и Arionidae – 47 видов (11 %). На шиханах обнаружено несколько еще не описанных видов жуков и значительное число видов, популяции которых расположены за пределами их основных ареалов.

2. Отдельные виды или многовидовые группировки жуков-фитофагов зарегистрированы более чем на половине видов растений (242 из 45 семейств), произрастающих на шиханах. Трофически специализированные виды (367; 87 % от состава фауны) отмечены на 233 видах растений из 40 семейств, на 141 виде растений найдены узкие олигофаги и/или монофаги (в общей сложности 213 видов).

3. Самые крупные группировки олигофагов и монофагов на шиханах связаны с растениями семейств Fabaceae (72 вида; из них 51 – монофаги или узкие олигофаги), Asteraceae (65 видов; 29 монофагов и узких олигофагов), Brassicaceae (48; 14 монофагов и узких олигофагов) и Lamiaceae (28 видов; 18 монофагов и узких олигофагов). Низкое видовое разнообразие жуков отмечено на Salicaceae и ряде других семейств растений, представленных в основном околородными формами.

4. Среди консорциев древесных и кустарниковых растений наиболее богата группировка жуков на дубе (22 вида, из них 6 монофагов дуба). Самобытными чертами (и присутствием специализированных видов) характеризуются консорциевые сообщества других деревьев и кустарников, произрастающих на шиханах, в частности, клена, осины, вязов, миндаля, спирей, караганы и раkitника.

5. Трофически специализированные виды жуков отмечены (в ряде случаев впервые) на многих редких и реликтовых видах растений, в частности, на *Centaurea ruthenica* Lam. (*Cortodera villosa* Heyd., *Cassida elongata* Wse., *Ceratopion* sp. pr. *austriacum* (Wagner, 1904), *Pseudocleonus dauricus* (Gebl.), *Lixus pulverulentus* (Scopoli, 1763)), *Tanacetum uralense* (Krasch.) Tzvel. (*Diplapion sareptanum* (Desbr.)), *Linum uralense* Juz. (*Aphthona placida* Kutsch.), *Vincetoxicum albowianum* (Kusn.) Pobed. (*Chrysochus asclepiadeus* (Pall.)), *Isatis costata* C. A. Mey. (*Phyllotreta* sp., *Ph. wiseana* Jacobs. и *Ceutorhynchus kaszabi* Kor.), *Clausia agideliensis* Knjaz. (*Aulacobaris violaceomicans* (Sol.), *Melanobaris nigritarsis* (Boh.) и *M. carbonaria* (Boh.)), *Alyssum lenense* Adams (*Ceutorhynchus potanini* Kor.), *A. tortuosum* Waldst. et Kit. (*C. subpilosus* Bris.), *Schivereckia hyperborea* (L.) Berkutenko (*C. unguicularis* Thoms.), *Oxytropis baschkirensis* Knjaz. (*Tychius tectus* LeConte), *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. (*Sibinia vittata* Germ. и *S. subelliptica* (Desbr.)), *Allium globosum* M. Bieb. ex Redoute (*Oprohinus jakovlevi* (Schultze) и *Stephanocleonus ignobilis* Fst.).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны 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. А. Мулдашеву (Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, Уфа) за предоставление последних данных о флористическом составе шиханов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арнольди Л. В. 1960. Краткие методические указания по изучению консортивных связей насекомых при биокомплексных исследованиях. В кн.: Е. М. Лавренко, Б. А. Быков (ред.). Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. М.; Л.: Издательство АН СССР, Ленинградское отделение, с. 9–14.

- Беньковский А. О. 1999. Определитель жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) европейской части России и европейских стран ближнего зарубежья. М.: Техполиграфцентр, 204 с.
- Беньковский А. О. 2011. Жуки-листоеды европейской части России (по материалам докторской диссертации). М.: Lambert Academic Publishing, 535 с.
- Гареев Э. В. 2004. Геологические памятники природы Республики Башкортостан. Уфа: Тау, 296 с.
- Дедюхин С. В. 2010. Ранневесенний аспект фауны жесткокрылых-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) известняковых рифовых шиханов близ г. Стерлитамак. В кн.: Д. Н. Карпов (ред.). Проблемы и перспективы изучения естественных и антропогенных экосистем Урала и прилегающих регионов: сборник материалов Всероссийской конференции, г. Стерлитамак, Республика Башкортостан, 21–22 мая 2010 года. Стерлитамак: Стерлитамакская государственная педагогическая академия им. Зайнаб Бишевой, с. 63–68.
- Дедюхин С. В. 2011а. Материалы по интересным находкам жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionoidea) на востоке Русской равнины. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле **2**: 90–104.
- Дедюхин С. В. 2011б. Принципы и методы эколого-фаунистических исследований наземных насекомых: учебно-методическое пособие. Ижевск: Издательство «Удмуртский университет», 93 с.
- Дедюхин С. В. 2012. Долгоносикообразные жесткокрылые (Coleoptera, Curculionoidea) Вятско-Камского междуречья: фауна, распространение, экология. Ижевск: Издательство «Удмуртский университет», 340 с.
- Дедюхин С. В. 2013. Особенности комплексов жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) каменистых склонов лесостепи Заволжья и Предуралья. В кн.: Л. А. Новикова, Н. А. Леонова (ред.). Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика, охрана. Сборник статей Международной научной конференции, посвященной 140-летию со дня рождения И. И. Спрыгина, г. Пенза, 10–13 июня 2013 г. Пенза: Издательство Пензенского государственного университета, с. 289–291.
- Дедюхин С. В. 2014. К фауне и экологии жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) Заволжья и Предуралья. Энтомологическое обозрение **93** (3): 568–593.
- Дедюхин С. В. 2015а. Разнообразие жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в степных резерватах Высокого Заволжья и Предуралья. В кн.: А. А. Чибилёв (ред.). Степи Северной Евразии: материалы VII международного симпозиума. Оренбург: ИС УрО РАН, Печатный дом «Димур», с. 291–293.
- Дедюхин С. В. 2015б. Разнообразие растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) в степных сообществах лесостепи Высокого Заволжья. Энтомологическое обозрение **94** (3): 626–650.
- Дедюхин С. В. 2016а. Таксономический и хорологический анализ фауны растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) востока Русской равнины. Евразийский энтомологический журнал **15** (1): 1–11.
- Дедюхин С. В. 2016б. Зональная дифференциация фауны растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) на востоке Русской равнины. Евразийский энтомологический журнал **15** (2): 164–182.
- Дедюхин С. В. 2016в. Трофические связи и кормовая специализация растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) на востоке Русской равнины. Энтомологическое обозрение **95** (2): 37–57.
- Дедюхин С. В. 2016г. Консортивные связи жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) с растениями на востоке Русской равнины. Энтомологическое обозрение **95** (3): 515–542.
- Дедюхин С. В. 2016д. Видовое богатство и зональные особенности парциальных фаун жуков-фитофагов (Coleoptera, Chrysomeloidea, Curculionoidea) травянистых склонов на востоке Русской равнины и в Предуралье. Зоологический журнал **95** (9): 1053–1065.
- Дедюхин С. В. 2016е. Реликтовые элементы фауны жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) востока Русской равнины и их природные резерваты. Вестник Пермского университета. Серия Биология **2**: 124–143.
- Дедюхин С. В. 2016ж. Новые данные о составе растительноядных жуков (Coleoptera: Attelabidae, Chrysomelidae, Curculionidae), связанных с дубом (*Quercus robur* L.), в Предуралье и на Южном Урале. В кн.: Н. М. Сайфуллина (ред.). Природа, наука и туризм. Сборник материалов всероссийской научно-практической конференции, посвященной 30-летию национального парка «Башкирия». Уфа: Гилем, с. 145–152.
- Дедюхин С. В. 2018. Стерлитамакские шиханы – уникальные резерваты видового богатства и реликтовых элементов фауны растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) Лесостепного Предуралья. В кн.: В. В. Меншиков и др. (ред.). XVI Зырянские чтения: материалы Всероссийской научно-практической конференции (Курган, 6–7 декабря 2018 г.). Курган: Издательство Курганского государственного университета, с. 255–256.

- Дедюхин С. В. 2019. Формирование группировок жуков-фитофагов (Coleoptera: Chrysomelidae и Curculionoidea) на адвентивных и культивируемых растениях в условиях Удмуртии. Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле **29** (1): 49–62.
- Дедюхин С. В. 2020. Особенности фауны и сообществ растительноядных жуков (Coleoptera: Chrysomeloidea, Curculionoidea) шиханов близ г. Стерлитамак (Республика Башкортостан). Зоологический журнал **99** (2): (в печати).
- Егоров Л. В. 2004. Новые и редкие виды жесткокрылых для фауны Чувашии (Insecta, Coleoptera). 2. Вестник Чувашского государственного педагогического университета им. И. Я. Яковлева **4** (42): 162–175.
- Егоров Л. В. 2016. Новые данные о распространении лилейной трещалки *Lilioceris lili* (Scopoli, 1863) (Coleoptera, Chrysomelidae, Criocerinae) в Среднем Поволжье. Естественнонаучные исследования в Чувашии **3**: 62–66.
- 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. В кн.: Э. П. Нарчук (ред.). Доклады на девятнадцатом ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского. 1 апреля 1966 г. Л.: Наука, с. 28–65.
- Забалуев И. А. 2019. Новые и интересные находки жуков-долгоносиков (Coleoptera: Curculionidae) в Саратовской области. Сообщение 3. Евразийский энтомологический журнал **18** (2): 99–105.
- 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. 2007. Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ч. 3. Polyphaga–Phytophaga. Ульяновск: Вектор-С, 256 с.
- Каталог чужеродных и криптогенных видов жуков европейской части России (версия декабря 2017 г.). [Интернет-документ]. 2017. М. Я. Орлова-Беньковская (ред.) [URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/invascat.htm>].
- 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.
- Котляр Г. В., Голубев В. К., Силантьев В. В. 2013. Общая стратиграфическая шкала пермской системы: современное состояние. В кн.: М. А. Федонкин и др. (ред.). Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства. Сборник статей. М.: ГИН РАН, с. 187–195.
- Лопатин И. К. 2010. Жуки-листоеды (Insecta, Coleoptera, Chrysomelidae) Центральной Азии. Минск: БГУ, 511 с.
- Медведев Л. Н., Рогинская Е. Я. 1988. Каталог кормовых растений листоедов СССР. М.: ПЭМ ВНИИИС Госстроя СССР, 192 с.
- Мулдашев А. А., Мартыненко В. Б. 2014. К характеристике флоры и растительности шиханов Тра-тау и Юрак-тау. Известия Уфимского научного центра РАН **2**: 68–74.
- Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. 1965. Под редакцией Г. Я. Бей-Биенко. М.; Л.: Наука, 668 с.
- Орлова-Беньковская М. Я. 2016. Можно ли отличить чужеродные виды от местных? Энтомологическое обозрение **95** (2): 71–89.
- Орлова-Беньковская М. Я. 2017. Основные закономерности инвазионного процесса у жесткокрылых (Coleoptera) европейской части России. Российский журнал биологических инвазий **1**: 35–56.
- Палий В. Ф. 1970. Методика изучения фауны и фенологии насекомых. Воронеж: Центрально-черноземное книжное издательство, 190 с.
- Реестр особо охраняемых природных территорий республиканского значения. 2016. Издание 3-е, переработанное. Уфа: «Белая река», 400 с.
- Создание геопарка Торатау – этап сохранения Стерлитамакских шиханов. Оренбургское региональное отделение РГО. 2018. [URL: <https://www.rgo.ru/ru/article/sozdanie-geoparka-toratau-etap-sohraneniya-sterlitamakskih-shihanov>].
- Уникальные памятники природы – шиханы Тра-тау и Юрак-тау. 2014. А. И. Мелентьев, В. Б. Мартыненко (ред.). Уфа: Гилем, Башкирская энциклопедия, 312 с.
- Физико-географическое районирование Башкирской АССР. 1964. Под редакцией И. П. Кадильниковой. Уфа: Башгосуниверситет, 210 с.
- Чувашов Б. И., Пруст Ж.-Н., Буассо Т., Веннан Э., Черных В. В. 1996. К истории формирования Стерлитамакских шиханов (Раннепермские рифовые массивы Южного Предуралья). Ежегодник-1995 Института геологии и геохимии УрО РАН. Екатеринбург: УрО РАН, с. 25–34.
- Ямалов С. М., Байанов А. В., Мартыненко В. Б., Мулдашев А. А., Широких П. С. 2011. Эндемичные ассоциации петрофитных степей палеорифов Южного Урала. Растительность России **19**: 117–126.

- Bieńkowski A. O. 2004. Leaf-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New Key to Subfamilies, Genera and Species. Moscow: Mikron-print, 278 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 6. Chrysomeloidea. 2010. I. Löbl, A. Smetana (eds). Stenstrup, Denmark: Apollo Books, 924 p.
- Dieckmann L. 1972. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera – Curculionidae: Ceutorhynchinae. Beiträge zur Entomologie **22** (1–2): 3–128.
- Dieckmann L. 1974. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera – Curculionidae (Rhinomacerinae, Rhynchitinae, Attelabinae, Apoderinae). Beiträge zur Entomologie **24** (1/4): 5–54.
- Dieckmann L. 1977. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera – Curculionidae: Apioninae. Beiträge zur Entomologie **27** (1): 7–143.
- Dieckmann L. 1983. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera – Curculionidae (Tanymecinae, Leptopiinae, Cleoninae, Tanyrhinchinae, Cossoninae, Raymondionyminae, Bagoinae, Tanysphyrinae. Beiträge zur Entomologie **33** (2): 257–381.
- Dieckmann L. 1988. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera – Curculionidae (Curculioninae: Ellescini, Aca lyptini, Tychiini, Anthonomini, Curculionini). Beiträge zur Entomologie **38** (2): 365–468.
- 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 **21** (1): 57–72.
- Wanat M. 1995. Systematics and Phylogeny of the Tribe Ceratapiini (Coleoptera: Curculionoidea: Apionidae). Wrocław: Biologica Silesiae, 406 p.
- Warchałowski A. 2003. Chrysomelidae. The Leaf-Beetles of Europe and the Mediterranean Area. Warszawa: Natura optima dux Foundation, 600 p.

CONSORTIAL ASSOCIATIONS OF PHYTOPHAGOUS BEETLES  
(COLEOPTERA: CHRYSOMELOIDEA, CURCULIONOIDEA) WITH PLANTS  
ON THE UNIQUE STERLITAMAK SHIKHANS

S. V. Dedyukhin, V. B. Martynenko

*Key words:* phytophagous beetles, Chrysomeloidea, Curculionoidea, Sterlitamak shikhans, consortia, host plants.

SUMMARY

Data on the host associations of beetles of the superfamilies Chrysomeloidea and Curculionoidea on the three unique natural objects, relict mounts (shikhans) composed of the organogenic limestones near the City of Sterlitamak in Udmurtia are presented. In total, 427 species from 9 families have been found on these mounts (35.5% of the phytophagous beetles fauna in the forest-steppe of the East of the Russian Plain and Cis-Urals). On Tratau, 341; on Kushtau, 281, and on Yuratau, 276 species of phytophagous beetles have been found. Specialized species (= specialists) (368; 87% of the fauna) have been found on 232 species of plants from 40 families (on five additional families only polyphagous taxa (= generalists) were found); of these, on 141 species of 35 plants families monophagous or narrowly oligophagous species were found (totalling 213 species). The vast majority (75 %) of the oligo- and monophagous species are associated with plants of 8 families, and half of them (49.7 %) are associated with the 3 families Asteraceae, Fabaceae and Brassicaceae. Coleopteran complexes associated with some plants present on the shikhans are described in detail. Consortia of many rare and relict plants include common polyphagous and specialized herbivores (monophagous in the regions or narrowly oligophagous species), some of them living here in the isolated parts of their disjunctive ranges or at the edges of their range. The data presented manifest highly specific biotic complexes on the shikhans, emphasizing the uniqueness of these natural objects and the necessity of their preservation.