УДК 595.768.12(471.501)

© И. А. Богачева и В. Н. Ольшванг

ЛИСТОЕДЫ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) ПРИОБСКОГО СЕВЕРА

[I. A. BOGACHEVA a. V. N. OLSHVANG. LEAF BEETLES (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) OF THE NORTHERN OB AREA]

Хорошо известно, что группа растительноядных насекомых в арктических регионах заметно обеднена. Листоеды, типичная группа растительноядных жесткокрылых, также представлены в Арктике относительно слабо (Чернов и др., 1993; Danks, 1986). Однако они распространены там вплоть до арктических тундр, заселяют разные типы ландшафтов, будучи в некоторых из них доминирующими видами, они достаточно заметны и доступны для сборов. Видимо, этим определяется значительный интерес к данной группе: за последние 10—15 лет в нашей стране появилось значительное число работ по региональным фаунам и экологии отдельных видов (Медведев, Коротяев, 1980; Медведев, Хрулева, 1986; Россолимо, 1990), а большая сводка по фауне листоедов Сибири и Дальнего Востока (Дубешко, Медведев, 1989) содержит специальные разделы, посвященные экологии и адаптациям арктических видов. Наконец, совсем недавно появилась обобщающая работа по арктическим листоедам (Чернов и др., 1993).

В то же время фауны отдельных регионов изучены крайне недостаточно; к таким регионам относятся Полярный Урал и Ямал (Чернов и др., 1993). Наша работа частично восполняет этот пробел, хотя достаточно полные сборы имеются у нас только для южной части региона.[1] В настоящей работе обсуждаются основные тенденции трофики видов этой группы при ее продвижении на Север аналогично более ранней работе по слоникам региона (Ольшванг, Богачева, 1990). Наконец, мы делаем попытку оценить адаптации видов этой группы к условиям Севера с точки зрения их приспособленности к питанию определенными видами корма.

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТ И ОСНОВНЫХ МЕТОДИК РАБОТЫ

Материал был собран в 1970—1993 гг. на четырех постоянных участках: в г. Лабытнанги и его окрестностях; на Полярном Урале (в основном на ст. Красный Камень, в 50 км от Лабытнанги); на станции «Харп», в 15 км от Лабытнанги; на стационаре «Хадыта». Первые три участка расположены у северной границы лесотундры, четвертый — на юге подзоны кустарниковых тундр, в среднем течении р. Хадытаяха. На каждом из участков в течение ряда лет проводились регулярные обследования населения травостоя и древесно-кустарниковой растительности методом энтомологического кошения, которые дали основные сведения по видовому составу фауны и фенологии отдельных фаз развития листоедов. Такие работы проводили обычно три раза в сезон, в окрестностях Лабытнанги и на Полярном Урале в

[1] Работа проводилась по проекту 09.11 «Арктические экосистемы».

1977—1987 гг., на «Харпе» — в 1970—1976 гг., на «Хадыте» — в 1970—1983 гг. Они дополнялись фаунистическими обследованиями с помощью кошения и ручных сборов. Рельеф и растительность всех площадок подробно описаны ранее (Горчаковский, Троценко, 1974; Богачева, Ольшванг, 1977; Богачева, 1980; Ольшванг, Богачева, 1990). Кроме того, в статью включены материалы, собранные В. Н. Ольшвангом в 1990 г. на северном Ямале (окрестности пос. Бованенково, север подзоны типичных тундр) и А. В. Рябицевым в 1984 г. на среднем Ямале (пойма р. Нурмаяха, север подзоны кустарниковых тундр) и в 1989—1993 гг. на северном Ямале (в пойме р. Венуйеуояха, окрестности пос. Сабетта, юг подзоны арктических тундр).

Собранные нами листоеды были частично просмотрены Л. Н. Медведевым, Б. А. Коротяевым и И. К. Лопатиным. Всем им мы глубоко признательны за помощь.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ И ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Литературные данные по фауне листоедов Ямала (до 1970 г.) отсутствуют; для Полярного Урала отмечено 10 видов (район горы Пайэр, Фридолин, 1935); 11 видов отмечает Седых (1974).

К 1980 г. на Приобском Севере было известно 24 вида листоедов (Ольшванг, 1980). Список листоедов, обнаруженных нами на Приобском Севере (Полярный Урал, «Харп», «Хадыта», Лабытнанги) к настоящему моменту, включает 26 видов, относящихся к 6 подсемействам; еще два вида были найдены на среднем и северном Ямале. Сведения по кормовым связям и распространению листоедов, приведенные в списке, взяты в основном из двух источников (Дубешко, Медведев, 1989; Медведев, Дубешко, 1992). Другие источники, использованные для этой цели, указаны в списке особо.

1. **Donacia sparganii** Ahr. Пойма р. Хадытаяха, на околоводной растительности, 7 VII 1981 (1 экз.). В средней полосе питается на Sparganium и Butomus, из которых в районе исследований есть только Sparganium. Трансевразийский бореальный вид.

2. **Cryptocephalus distinguendus** Schneid. Лабытнанги, на Betula tortuosa, 11 VII 1983 (1 экз.) и 14 VII 1984 (1 экз.). В других частях ареала также питается на березе. Трансевразийский бореальный вид.

3. **C. hirtipennis** Fald. Лабытнанги, на иве Salix lanata, 15 VII 1981 (1 экз.) и 6 VII 1984 (1 экз.). В других частях ареала на иве, тополе, чозении, березе, ольхе. Транссибирский интразональный вид.

4. **C. krutovskyi** Jacobs. Стационар «Харп», 12 VII 1972, в пробе корма птенцов краснозобого конька (1 экз.); Полярный Урал, на Betula tortuosa, 6 VII 1982 (2 экз.). Собранные жуки относятся к подвиду *C. k. triangulifer* Jacobs. В других частях ареала отмечалось питание на иве и спирее. Транссибирский бореомонтанный вид.

5. **C. orotschena** Jacobs. Стационар «Харп», 17 VII 1971 (1 экз.), в пробе корма птенцов краснозобого конька. Очень редкий вид: кроме Полярного Урала (Фридолин, 1935), известен только из Забайкалья и верховьев р. Колымы. На бобовых (Фридолин, 1935).

6. **Chrysolina graminis** L. Обычный и очень заметный вид на Приобском Севере; в местах постоянных работ не встречали его только в окрестностях Лабытнанги, хотя наиболее обилен он на южном Ямале (Хадыта). На луговой растительности, чаще всего на пижме двупарноперистой Tanacetum bipinnatum. Жуков находили с конца июня до середины августа. В литературе отмечен на различных сложноцветных, преимущественно на полыни. Трансевразийский полизональный вид.

7. **Ch. instabilis** Mäkl. Пойма р. Хадытаяха, 6 VII 1978 (4 экз.), 22 VII 1980 (1 экз.) и 23 VI 1982 (1 экз.); пойма р. Нурмаяха, на лугу, 7 VII 1984 (1 экз.); пойма р. Венуйеуояха, июль 1989—1993 гг., на лугах

и в кустарниковых зарослях (29 экз.). Кормовое растение в исследуемом районе неизвестно, в других местах отмечен на полыни. Транссибирский арктический вид.

8. **Ch. marginata** L. Пойма р. Хадытаяха, луга, 23—26 VII 1970; в июле 1972; 1 VII 1978; 18 VII 1980 (по 1 экз.). Серия жуков была выведена из личинок, собранных на иве Salix lanata на Полярном Урале. В литературе указан на сложноцветных, а в западной части ареала — на ивах (Calwers, 1893). Трансевразийский полизональный вид. Жуки из наших сборов описаны Л. Н. Медведевым как новый подвид *Ch. m. borealis* L. Medv.

9. **Ch. sculpturata** Jacobs. Пойма р. Венуйеуояха, первая половина июля, 1989—1993 гг. (15 экз.); окрестности п. Бованенково, 17 VII 1990 (2 экз.).

10. **Ch. septentrionalis** Men. Полярный Урал (рзд. 134 км), горный луг, 12 VII 1975 г. (2 экз.). Отмечен Седых (1974) в районе станции «Полярный Урал». Кормовое растение в исследуемом районе не известно; по сведениям из других районов Арктики (Чернов и др., 1993), широкий полифаг. Сибирский арктомонтанный вид.

11. **Ch. staphylea** L. Полярный Урал, 9 VII 1979; Лабытнанги, 5 VIII 1979; Лабытнанги, 10 VIII 1992 (по 1 экз.). В последнем пункте вид неоднократно отмечали и раньше, но на кормовом растении не находили. Отмечен Седых (1974) на Полярном Урале в районе станций «Сейда» и «Полярный Урал». По сведениям из других частей ареала, широкий полифаг на древесных и травянистых растениях. Трансевразийский полизональный вид.

12. **Ch. subsulcata** Mnnh. Северный Ямал, пойма р. Венуйеуояха: 30 VI 1989, 26 VII 1990 (1 экз.) и 29 VI 1993 (2 экз.). По литературным данным, широкий полифаг на травянистых растениях. Сибирско-американский арктический вид.

13. **Phaedon armoraceae** L. Полярный Урал, 9 VII 1983 (1 экз.), на сердечнике Cardamine amara. По литературным данным, многояден: кроме крестоцветных, встречается на лютиковых и веронике. Трансевразийский интразональный вид.

14. **Ph. concinnus** Steph. Полярный Урал, 17 VII 1981 (1 экз.). По литературным данным, питается на лютиковых и крестоцветных. Трансевразийский интразональный вид.

15. **Hydrothassa hannoveriana** F. Лабытнанги, 20 VII 1974, на околоводной растительности, и 11 VII 1979, на иве S. phylicifolia (по 1 экз.); пойма р. Хадытаяха, 28.06.1983, при кошении на лугу (4 экз.); пойма р. Венуйеуояха, 1989—1993 гг., с 17 июня по 1 августа, при кошении на лугу и в пойменном ивняке (13 экз.). Отмечен Седых (1974) в районе станции «Полярный Урал». По литературным данным, питается на лютиках, калужнице, нардосмии; на иве мог быть пойман случайно. Трансевразийский полизональный вид.

16. **Phratora polaris** Schneid. Вид обычный на Полярном Урале, в приобской лесотундре и на южном Ямале, хотя, как правило, более многочислен в разных типах тундр, чем в интразональных сообществах. На березе B. tortuosa, карликовой березке, различных видах ивы; личинки встречаются обычно во второй половине июля—начале августа. В 1993 г. впервые было замечено значительное повышение численности; вид был многочислен даже на ивах городских зеленых насаждений, где раньше практически не встречался. Трансевразийский гипоарктический вид.

17. **Gonioctena affinis** Gyll. Неоднократно отлавливали имаго на Полярном Урале, а также выводили из личинок, собранных на ивах. На

других растениях здесь не встречался, но в других частях ареала отмечен также на тополе, спирее. Трансевразийский бореальный вид.

18. **G. linnaeanus** Schrnk. Указан Седых (1974) для Полярного Урала в районе станций «Сейда» и «Полярный Урал». Нами регулярно отмечался на Полярном Урале на ивах S. phylicifolia и S. dasyclados. Иногда бывает многочислен. В 1990 и 1991 гг. личинки довольно сильно объедали листья ив на песчано-галечных косах и островах р. Собь, надолго заливаемых при весеннем половодье. В других частях ареала — на иве и чозении. В районе исследования — подвид *G. l. bergrothi* Jacobs. Трансевразийский бореомонтанный вид.

19. **G. pallida** L. В регионе повсеместно в лесотундре и кустарниковой тундре на кустарниковых ивах, предпочитает S. phylicifolia. В других частях ареала также на рябине, черемухе (Богачева, Дубешко, 1975), лещине (Axelsson et al., 1974). На Полярном Урале взрослых личинок иногда находили на березе извилистой, куда они, очевидно, переходили с сильно поврежденной ивы. Численность вида довольно высокая и обычно стабильная, но в 1989—1990 гг. личинки полностью дефолиировали кормовые растения. Заселяет в основном ивняки в понижениях рельефа и по склонам, заходя в горы до верхней границы распространения ивы S. lanata. В пойме избегает надолго заливаемых участков, в тундрах малочислен. Трансевразийский бореальный вид.

20. **Cercyonops caraganae** Gebl. Пойма р. Хадытаяха, VII 1981 (2 экз.). Полярный Урал, повсеместно. В 1983 г. был многочисленным, местами сильно повредил мышиный горошек Vicia cracca. В других частях ареала отмечен также на бобовых. Трансевразийский бореомонтанный вид.

21. **Chrysomela collaris** L. Полярный Урал, 17 VIII 1971 (1 экз.) и 28 VII 1986 (1 экз.). Несколько экземпляров выведены из личинок, собранных на иве. В других частях ареала встречается на иве, тополе, чозении. Трансевразийский бореальный вид.

22. **Ch. lapponica** L. Полярный Урал, на березе извилистой, 30 VI 1977 и 16 VII 1978 (по 1 экз.). Полифаг: найден на иве, тополе, осине, березе, черемухе, вязе. Трансевразийский бореальный вид.

23. **Ch. tremulae** F. Встречен в Лабытнанги и ближайших окрестностях поселка: 22 VII 1977, 18 VII 1979 и в июле 1992 г. (по 1 экз.); на иве S. lanata (либо вне кормовых растений). В других частях ареала отмечен на ивах, осине, тополе. Трансевразийский бореальный вид.

24. **Gastrophysa viridula** Deg. Полярный Урал: обычный вид на лугах. В отдельные годы (1987, 1992, 1993) был довольно многочисленным. Южный Ямал: пойма р. Хадытаяха, VII 1981 (1 экз.). Питается на щавеле Rumex confertus (Россолимо, 1990) и других видах рода и на Polygonum, особенно на P. viviparum, который повреждается больше других. Трансевразийский интразональный вид.

25. **Lochmaea caprea** L. Полярный Урал, на иве S. lanata, 2 VII 1977 и 18 VII 1978 (по 1 экз.), причем только на верхнем пределе распространения ивы в горах. Трансевразийский бореальный вид.

26. **Hippuriphila modeeri** L. Пойма р. Хадытаяха, 25 и 31 VII 1974 (3 экз.). По всему ареалу питается на хвощах. Голарктический бореальный вид.

27. **Phyllotreta flexuosa** Ill. Лабытнанги, 9 VII 1978, на иве филиколистной и стационар «Харп», 29 VII 1979 (по 1 экз.). Ранее был указан как *Phyllotreta undulata* L. (Ольшванг, 1980). По всему ареалу питается на крестоцветных. Голарктический бореальный вид.

28. **Cassida rubiginosa** Müll. Один экземпляр найден на стационаре «Харп» 17 VII 1971, но, по-видимому, обитает и на Полярном Урале; в конце августа 1993 г. там были обнаружены сильно поврежденные расте-

ния Cirsium heterophyllum. Экзувии личинок принадлежали виду рода *Cassida*, но вид остался неизвестным. На сложноцветных. Трансевразийский бореальный вид.

Некоторые сомнения вызывают у нас данные по *Chrysolina septentrionalis*. Просмотрев наши материалы по этому виду, И. К. Лопатин выделил из них несколько экземпляров, которые он отнес к *Ch. septentrionalis*; все они были собраны в горных тундрах — на Полярном Урале и на Иремеле (Южный Урал). Материалы с Венуйеуояхи и Бованенково он отнес к другому виду — *Chrysolina sculpturata*. Однако, просмотрев последнюю серию, Б. А. Коротяев определил этих жуков тоже как *Ch. septentrionalis*. Возможно, это один полиморфный вид.

Для полноты списка необходимо отметить еще несколько видов листоедов, отмеченных на Полярном Урале Фридолиным (1935) и Седых (1974). Оба автора указывают там арктический вид *Chrysomela tollii* Jacobs. (= *Chrysolina cavigera* Sahlb.) и широко распространенные трансевразийские виды *Plagiodera versicolora* Laich. и *Phytodecta* (*Gonioctena*) *quinquepunctata* F. Отдельно В. Ю. Фридолиным указан *Chrysomela guttata* ab. *nigrogemmata* Mts. (по этому виду не удалось обнаружить каких-либо данных в доступной нам литературе по *Chrysomelidae*. Вполне возможно, что это *Chrysolina exanthematica* Wied. Одна из форм этого вида, *Ch. e. guttata* Gebl., известна из степных и горных районов Восточной Сибири).

При характеристике географического распространения мы руководствовались классификацией ареалов Городкова (1984). Виды, отмеченные хотя бы в одной точке в Европе, Азии и Америке, рассматривались как голарктические (в нашем случае это 2 вида, 7.1 %); встречающиеся от Европы до Байкала считали трансевразийскими (71.4 %), в Сибири на запад до Урала — транссибирскими (17.9 %).

В отличие от всей фауны листоедов субарктической Евразии (Чернов и др., 1993) в фауне исследуемого региона в большей мере представлены широко распространенные трансконтинентальные виды (71.4 % против 44.8 % по всей Субарктике Евразии), уменьшена доля сибирских видов (соответственно 17.9 и 41.4 %). Таким образом, фауна листоедов Полярного Урала и Приобского Севера в большей степени европейская, чем сибирская. Коэффициент сходства по Жаккару при сравнении фауны листоедов Полярного Урала и Южного Ямала с фауной Скандинавии составлял соответственно 50 и 44 %, а с фауной севера Сибири — 35 и 30 %.

По таксономическому составу в исследуемой фауне преобладают листоеды подсем. *Chrysomelinae*. Настоящих арктических видов 4, подавляющее большинство (и массовые виды тоже) относятся к бореальным лесным видам, многие распространены только в интразональных (поймы рек) биотопах. На всем полуострове Ямал, кроме юга, отмечено только 4 вида листоедов, из них 3 арктических.

ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ

Пищевые связи арктических *Chrysomelidae* были недавно (Чернов и др., 1993) исследованы достаточно подробно. Это облегчает нашу задачу, позволяя рассматривать только особенности, отличающие нашу фауну от таковой высокоширотной Арктики, и сконцентрировать внимание на аспектах проблемы, ранее не обсуждавшихся.

Как и для слоников (Ольшванг, Богачева, 1990), мы проанализировали широту трофики листоедов. При ее оценке основные понятия «монофаг», «олигофаг», «полифаг» употребляли в том же смысле, что и ранее: моно-

Соотношение трофических группировок листоедов в различных регионах

Регионы	Доля видов, питающихся на:		Доля видов с разной широтой пищевого спектра		Всего видов в расчетах
	древесной растительности	травянистой растительности	полифаги	моно- и олигофаги	
Вся Арктика	50	57.1	42.8	57.1	28
Приобский Север	53.8	57.7	38.5	61.5	26
Республика Коми	50	54.2	33.3	66.7	72
Средний Урал	44	62	30	70	50
Южный Урал	31.7	74.2	29.2	70.8	120
Белоруссия и Прибалтика	27.8	75.2	22.5	77.5	299
Приморье	39.7	69	17.2	82.7	204

фагом считали вид, кормовые связи которого не выходят за пределы растений одного рода; олигофагом — вид, связанный с растениями одного или (широкий олигофаг) двух близких семейств; полифагом — вид, использующий в пищу более широкий круг растений. Различия в подходе к этим понятиям в работах разных исследователей не дают нам возможности использовать расчеты соотношения узкоспециализированных видов и видов с широким спектром питания, имеющиеся в ряде работ; поэтому при анализе фаун мы использовали только собственные расчеты, сделанные на основе списков видов, приведенных в региональных сводках. Следует упомянуть также, что анализ проводили по кормовым связям личинок; спектр кормовых растений имаго в ряде случаев шире такового личинок, но он в расчет не принимался. При анализе фаун постоянно будет проводиться сравнение листоедов со слониками; это особенно интересно потому, что листоеды и слоники — две наиболее облигатные группы фитофагов среди жесткокрылых — тем не менее различаются во многих отношениях.

Анализируя трофику насекомых-филлофагов в высоких широтах, исследователи нередко смешивают два вопроса: 1) какие виды проникают в высокие широты и 2) как меняются кормовые связи видов, проникших в Арктику, по сравнению с таковыми более южных популяций (или близких видов). Таблица освещает первый вопрос. Кроме наших данных, в таблице представлен материал по листоедам всей Арктики (Чернов и др., 1993), Коми АССР (Седых, 1974), Среднего Урала (Редикорцев, 1908), Ильменского заповедника на Южном Урале (Лагунов, 1992), Белоруссии и стран Балтии (Лопатин, 1986) и Приморья (Определитель, 1992). Общее число видов, использованных в расчетах, меньше общего числа видов в регионе, приводимого в указанных сводках, так как не для всех видов известны кормовые растения.

Анализ этого материала показывает, что листоеды, связанные с древесными растениями, продвигаются на Север дальше, чем виды, связанные с травянистыми растениями, и доля последних снижается по мере продвижения к Полярному кругу. Ту же тенденцию мы обнаружили и у слоников (Ольшванг, Богачева, 1990): эта группа, в целом тяготеющая к древесным растениям, гораздо больше, чем листоеды, увеличивает долю дендрофагов по мере продвижения от Белоруссии (48.0 %) до Приобского Севера (86.2 %) так же значительно, как листоеды (27.8 и 53.8 %). Объясняя эту тенденцию, мы уже говорили, что она обусловлена не общим видовым богатством древесных растений на Севере (соотношение числа видов древесных и травянистых растений на Севере и в средних широтах почти

одинаково), а высоким разнообразием некоторых групп, в первую очередь рода Salix (Danks, 1986), приуроченностью их к самым разным биотопам, постоянством этого вида кормового ресурса в пространстве и во времени. Значительное число видов в наших сборах (12 и 26) связано именно с ивой; она является одним из основных кормовых растений листоедов и в высокой Арктике (Чернов и др., 1993).

Вторая тенденция к изменению трофических групп листоедов, хорошо прослеживающаяся на материале таблицы, — это увеличение числа полифагов по мере продвижения к полярному кругу. Ранее мы обнаружили, что у слоников эта особенность в увеличении числа полифагов отсутствует. Какие же различия между слониками и листоедами вызывают эту разницу?

Понять это окажется возможным, если мы примем во внимание, что по мере продвижения к Северу у фитофагов наблюдаются две другие тенденции, с которыми связано увеличение доли полифагов. Во-первых, это уже обсуждавшаяся тенденция к дендрофагии: доля полифагов выше среди дендрофагов (Futuyma, 1976). Но она наблюдается и у листоедов, и у слоников. Во-вторых, отмечается снижение доли видов-криптофагов (минеры, галлообразователи, ксилофаги и др.): доля полифагов среди открытоживущих видов также заметно выше (Gaston et al., 1992). Среди слоников и листоедов она проявляется по-разному. У слоников на Севере сохраняются многие виды, личинки которых обитают в листьях, генеративных органах, семенах (роды *Coeliodes*, *Acalyptus*, *Dorytomus*, *Rhynchaenus*, *Apion*). Возможность быстрого развития и, следовательно, продвижения на север у них определяется как высокими качествами кормового ресурса, так и температурными условиями субстрата, в котором они развиваются. Среди листоедов Севера криптофагов практически нет (Медведев, Хрулева, 1986); в средних широтах эту нишу занимают многочисленные *Alticinae*, живущие в основном в стебле и корнях и заметно обогащающие местные фауны монофагами.

Рассмотрим изменение пищевого спектра листоедов в Арктике. Недостаток данных о кормовых растениях листоедов на Приобском Севере значительно сужает возможности полноценного обсуждения. Некоторые виды отловлены вообще не на растениях; другие добывались при кошении на лугу, что не дало возможности связать их с каким-либо конкретным растением; наконец, одиночная находка имаго на том или ином растении тоже не позволяет с уверенностью заключить, что оно — кормовое. Случаев сбора и воспитания на определенном растении личинок немного.

Анализ имеющихся у нас материалов позволяет сделать лишь самые общие заключения. Пищевой спектр листоедов на Приобском Севере в основном остается тем же, что и в лесной зоне. Среди предпочитаемых кормовых растений можно выделить те же группы (Дубешко, Медведев, 1989): ивовые, береза, среди травянистых — сложноцветные, крестоцветные, гречишные, лютиковые, бобовые. Почти все эти группы растений хорошо представлены в Арктике (Danks, 1986), хотя многие виды травянистых растений на Приобском Севере встречаются редко и рассеянно (Горчаковский, Троценко, 1974). У некоторых видов отмечается вынужденное сужение пищевого спектра, так как часть их кормовых растений на Приобском Севере отсутствует; может не заселяться и часть присутствующих кормовых растений, как у *Gonioctena pallida* (Богачева, Дубешко, 1975). Впрочем, если у *G. pallida* к разным кормовым растениям приурочены разные расы (Дубешко, Медведев, 1989), то последний случай следует толковать иначе. Единственный пример расширения пищевого спектра — от олигофагии на сложноцветных к широкой полифагии (Чернов и др.,

1993) — заслуживает специального обсуждения, которое поможет нам понять причины этого явления.

Дело в том, что анализ кормового спектра, который проводится по систематическим категориям растений, достаточно формален. Конечно, при этом имеется в виду, что чем у́же систематическая категория, тем более сходны растения, составляющие ее, по химическим показателям. Но существует большая разница между древесными и травянистыми растениями: химизм последних гораздо более разнообразен. У древесных растений умеренной зоны в качестве веществ, ограничивающих деятельность фитофагов, часто используются фенолы; поэтому многие фитофаги, будучи приспособлены лишь к корму с присутствием фенолов, могут питаться на систематически отдаленных древесных растениях (Futuyma, 1976). Номинально мы считаем их полифагами, хотя по сути дела они скорее олигофаги. Напротив, в крупных семействах травянистых растений (сложноцветные, губоцветные, зонтичные и др.) разные виды могут быть качественно различными по химическому составу тканей (Maiorana, 1978), и фитофагов, связанных со значительным кругом родов внутри семейства, следовало бы скорее считать полифагами, чем олигофагами.

Именно такими являются виды рода *Chrysolina*. Если представители подрода *Arctolina*, к которому относятся арктические виды, питаются на сложноцветных (Чернов и др., 1993), то представители других подродов — на значительно более широком круге растений: губоцветных, зонтичных, норичниковых, зверобойных и многих других (Медведев, Дубешко, 1992). Можно с полным правом считать, что предки арктических *Chrysolina* были преадаптированы к расширению пищевого спектра. И напротив, *Chrysomela*, по всему ареалу связанные почти исключительно с ивовыми и не имеющие преадаптаций к полифагии, не переходят к ней и в Арктике. Изменения пищевого спектра у листоедов еще раз подтверждают мнение, что «круг кормовых растений насекомых в Арктике в значительной степени зависит от их предшествующих привычек» (Danks, 1986 : 63).

ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ, ЧИСЛЕННОСТЬ И РОЛЬ ЛИСТОЕДОВ В ЭКОСИСТЕМАХ

Жизненные стратегии листоедов хорошо рассмотрены как применительно ко всей группе (Дубешко, Медведев, 1989), так и к арктическим видам (Дубешко, Медведев, 1989; Чернов и др., 1993). Мы не будем повторять этот анализ для Приобского Севера, но попытаемся связать жизненные стратегии с адаптациями к питанию разными видами корма.

Молодая весенняя листва древесных растений представляет собой ценный кормовой ресурс, богатый белками и водой. Такой корм обеспечивает быстрое развитие личинок, обусловленное в первую очередь высоким коэффициентом использования съеденной пищи на увеличение роста (Scriber, Slansky, 1981; Hodkinson, Hudges, 1982). Этот ресурс существует непродолжительное время, но высокая питательная ценность входящего в него корма позволяет приспосабливаться к нему многим видам. Это вызывает появление облигатно унивольтинных видов с зимовкой в стадии, приближенной к личинке (обычно яйца или имаго) (Feeny, 1970; Warrington, 1985). У листоедов зимует имаго, а стадия яйца у северных видов нередко вовсе отсутствует (живорождение). К этой группе, безусловно, относятся ранневесенние *Gonioctena pallida* и *G. linnaeanus*, примыкают развивающиеся несколько позднее *G. affinis*, *Chrysomela* и, видимо, *Lochmaea*. Развитие всех этих видов на Приобском Севере успевает завершиться в один вегетационный сезон.

В зрелых листьях древесных растений содержание питательных веществ (за исключением углеводов) падает, а содержание фенолов и клетчатки возрастает. Зрелая листва не может поддерживать быстрого роста филлофагов, но мелкий листоед *Phratora polaris* успевает все-таки завершить развитие до зимовки в стадии имаго. Питание такой листвой среди северных листоедов встречается редко.

Двудольные травянистые растения представляют собой кормовой ресурс, богатый белками и водой, но разнообразный в отношении защитных приспособлений. Поэтому связанные с ним фитофаги, оставаясь в Субарктике на своих обычных растениях, достаточно быстро растут как за счет высокой эффективности использования корма, так и за счет интенсивности питания. Ценность этого вида кормового ресурса сохраняется до осени, так как до самого конца сезона продуцируется молодая листва (Hodkinson, Hudges, 1982). Развитие гербофагов обычно начинается позднее, чем развитие дендрофагов, — в конце весны или в начале лета, но благодаря быстрому развитию и мелким размерам *Cercyonops*, *Gastrophysa*, *Phaedon*, принадлежащие к этой группе, также успевают завершить развитие до стадии имаго, в которой зимуют.

Злаки, осоки и хвощи, содержащие мало питательных веществ и много клетчатки и кремния, не обеспечивают быстрого развития фитофагов. Хотя эти растения широко распространены как в Субарктике (Горчаковский, Троценко, 1974), так и в настоящих арктических сообществах (Danks, 1986), до южной границы Субарктики из листоедов доходит только *Hippuriphila modeeri*, питающийся хвощом. Цикл его развития неизвестен.

Завершение развития в течение одного сезона и зимовка на стадии имаго — стратегии сезонного развития, обычные у листоедов в Арктике (Медведев, Хрулева, 1986; Дубешко, Медведев, 1989). Они являются частью активных адаптаций насекомых к существованию в арктическом регионе (Чернов, 1974, 1978; Ланцов, Чернов, 1987; Чернов и др., 1993). Сезонная стратегия — зимовка в стадии личинки — обычна для *Chrysolina*. Следует подчеркнуть, что *Chrysolina* приобрели эту особенность не на Севере, а в степных регионах Сибири, откуда потом они продвигались на Север (Дубешко, Медведев, 1989). Возможно, что и там она была приспособлением к короткому (в данном случае по причине аридного климата) сезону вегетации растений, в течение которого эти довольно крупные виды не успевали бы завершить развитие, либо требовалась бы длительная личиночная диапауза до осени. Вместо этого летнюю диапаузу *Chrysolina* проходят в стадии имаго, в конце лета откладывают яйца, и личинка развивается на растениях, вновь зазеленевших после осенних дождей. После зимовки личинка докармливается на весенней траве; имаго выходят в начале лета после кратковременной стадии куколки.

Конечно, зимовка на стадии личинки сама по себе еще не достаточна для перехода видов к стратегии пассивных адаптаций с нефиксированной продолжительностью развития, определяемой температурой среды (Ланцов, Чернов, 1987). Для этого требуется по крайней мере возможность зимовать на стадии личинки неоднократно, что и осуществилось у *Chrysolina*. Но, видимо, это уже не требует больших преобразований. Так что зимовка на стадии личинки является преадаптацией *Chrysolina* к условиям Севера; мы не нашли упоминаний о ее возникновении на Севере у представителей тех родов (*Chrysomela*, *Gonioctena*, *Phratora*), которые в более низких широтах зимуют на стадии имаго.

Из-за ограниченности жизненной стратегии, не позволяющей зимовать на стадии личинки, многие листоеды заходят лишь в южную часть арктической зоны (Чернов и др., 1993). Зато здесь именно эта стратегия оказывается наиболее удачной: олигофаги на травянистых и древесных

растениях здесь обычны и в отдельные годы многочисленны (*Gastrophysa viridula*, *Cercyonops caraganae*, *Phratora polaris*, *Gonioctena affinis*, *G. linnaeanus*), а *G. pallida*, в некоторых биотопах постоянно поддерживающий высокую численность, в годы ее увеличения способен полностью лишить листвы предпочитаемое кормовое растение (Богачева, Бабкина, 1992). Такие виды изредка дают подъемы численности в районах обитания вплоть до южной границы арктических тундр, как *Chrysomela taimyrensis* (Медведев, Чернов, 1969). Что касается *Chrysolina*, то на Приобском Севере они (за исключением *Ch. graminis* и, возможно, *Ch. marginata*) редки и становятся более обычными дальше к Северу, в типичных и арктических тундрах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна листоедов Приобского Севера еще достаточно богата и разнообразна в основном за счет проникновения в эту низкоарктическую область широко распространенных видов. Здесь найдены представители 6 подсемейств, среди которых заметно доминируют *Chrysomelinae*. Из настоящих арктических видов (Чернов и др., 1993) здесь найдены только *Chrysolina instabilis* и *Ch. septentrionalis*, но встречаются они не часто.

В фауне Приобского Севера наиболее хорошо представлены трансевразийские (по К. Б. Городкову) виды: 71.4 % от общего числа видов. Подавляющее большинство видов относится к бореальным лесным; многие заходят на Приобский Север только по интразональным (поймы рек) биотопам.

Фауна Приобского Севера, как и фауна листоедов Арктики в целом, содержит меньше узкоспециализированных видов, чем более южные фауны — в основном за счет отсева криптофагов. По мере продвижения к Северу в фауне листоедов увеличивается также доля дендрофагов, что связано, по-видимому, с большим постоянством и достаточным разнообразием растительности. Листоеды, найденные на Приобском Севере, в основном сохраняют пищевой спектр, свойственный им в более низких широтах. Некоторые виды вынужденно сужают его, и только виды *Chrysolina* (Чернов и др., 1993) расширяют.

Полифагия и лабильность жизненного цикла — способы приспособления, облегчающие фитофагам возможность продвижения на Север (MacLean, 1983). Они присущи *Chrysolina* и имеют предпосылки возникновения в более южных широтах в ходе адаптации *Chrysolina* к кормовым растениям.

Основу фауны листоедов на Приобском Севере составляют виды, питающиеся на древесных и двудольных травянистых растениях. Их личинки быстро развиваются в течение одного сезона, а зимовка происходит на стадии имаго. Таким видам свойственны значительные колебания численности; в благоприятные годы они могут достигать высокой численности. *Gonioctena pallida* — вид, ежегодно достигающий значительных плотностей в отдельных биотопах. В отдельные годы он может давать вспышки численности, серьезно повреждая кормовые растения на обширных территориях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богачева И. А. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и их локальные различия // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск: УрО АН СССР, 1980. С. 45—68.

Богачева И. А., Бабкина О. Н. Последствия питания на сильно поврежденных растениях ивы филиколистной для ее обычных филлофагов / Насекомые в естественных и антропогенных биогеоценозах Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С. 154—155.
Богачева И. А., Дубешко Л. Н. Экология и энергетика питания листоеда Gonioctena pallida L. в тайге и лесотундре Сибири / Экология. 1975. № 3. С. 94—96.
Богачева И. А., Ольшванг В. Н. Заметки по фауне и продуктивности беспозвоночных стационара «Хадыта» / Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977. С. 72—84.
Городков К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР / Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Карты 179—221. Л. 1984. С. 3—20.
Горчаковский П. Л., Троценко Г. В. Растительность стационара «Харп» / Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: УрО АН СССР, 1974. С. 49—60.
Дубешко Л. Н., Медведев Л. Н. Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Иркутский ун-т, 1989. 224 с.
Лагунов А. В. Фауна листоедов (Chrysomelidae) Ильменского государственного заповедника / Членистоногие охраняемых территорий Челябинской области. Свердловск: УрО АН СССР, 1992. С. 69—80.
Ланцов В. И., Чернов Ю. И. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. М.: Наука, 1987. 176 с.
Лопатин И. К. Жуки-листоеды фауны Белоруссии и Прибалтики. Определитель. Минск: Выш. шк., 1986. 131 с.
Медведев Л. Н., Дубешко Л. Н. Определитель листоедов Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та, 1992. 224 с.
Медведев Л. Н., Коротяев Б. А. Очерки по фауне листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Арктической Азии и Камчатки / Исследование энтомофауны Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 77—95.
Медведев Л. Н., Хрулева О. А. Листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) острова Врангеля / Животный мир острова Врангеля. Владивосток, 1986. С. 135—145.
Медведев Л. Н., Чернов Ю. И. Новый вид листоеда рода Chrysomela (Coleoptera, Chrysomelidae) — важный компонент биоценозов Таймыра / Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 4. С. 532—537.
Ольшванг В. Н. Насекомые Полярного Урала и Приобской лесотундры / Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск: УрО АН СССР, 1980. С. 3—37.
Ольшванг В. Н., Богачева И. А. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Приобского Севера / Энтомол. обозр. 1990. Т. 69, вып. 2. С. 332—341.
Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Ч. 2. СПб.: Наука, 1992. 704 с.
Седых К. Ф. Животный мир Коми АССР. Сыктывкар, 1974. 192 с.
Радикорцев В. Материалы к энтомофауне Урала / Записки УОЛЕ. 1908. Т. 27. С. 95—122.
Россолимо Т. Е. Температурные адаптации листоеда Gastrophysa viridula в Заполярье / Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 1. С. 154—156.
Фридолин В. Ю. Фауна Северного Урала как зоогеографическая единица и как биоценотическое целое / Тр. Ледниковых экспедиций. М.; Л., 1935. Вып. 1. С. 245—270.
Чернов Ю. И. Некоторые закономерности приспособления наземных животных к ландшафтно-зональным условиям / Журн. общ. биол. 1974. Т. 35, № 6. С. 846—857.
Чернов Ю. И. Приспособительные особенности жизненных циклов насекомых тундровой зоны / Журн. общ. биол. 1978. Т. 39, № 3. С. 394—402.
Чернов Ю. И., Медведев Л. Н., Хрулева О. А. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) в Арктике / Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 9. С. 78—92.
Axelsson B., Lohm U., Persson T., Tenow O. Energy flow through a larval population of Phytodecta pallidus L. (Col., Chrysomelidae) on Corylus avellana L. II. Population energy budget. / Zoon. 1974. Vol. 2, N 2. P. 153—160.
Calwers C. G. Kaferbuch. Stuttgart, 1893. 722 S.
Danks H. V. Insect-plant interactions in arctic regions / Revue d'Entomologie du Ouebec. 1986. T. 31. P. 52—75.
Feeny P. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillar / Ecology. 1970. Vol. 51, N 4. P. 565—581.
Futuyma D. J. Food plant specialization and environment unpredictability in Lepidoptera / Amer. Nat. 1976. Vol. 110. P. 285—292.
Gaston K. Y., Reavey D., Valladares G. R. Intimacy and fidelity: internal and external feeding by the British Microlepidoptera / Ecol. Ent. 1992. Vol. 17, N 1. P. 86—88.
Hodkinson J. D., Hudges M. K. Insect herbivory. N. Y., 1982. 77 P.
Mac Lean S. F. Life cycles and the distribution of psyllids (Homoptera) in arctic and subarctic Alaska / Oikos. 1983. Vol. 40. P. 445—451.
Maiorana V. C. What kind of plants do herbivores really prefer? / Amer. Nat. 1978. Vol. 122. P. 631—635.

Scriber J. M., Slansky F. The nutritional ecology of immature insects // Ann. Rev. Ent. 1981. Vol. 26. P. 183—211.
Warrington S. Consumption rates and utilization efficiencies of four species of polyphagous Lepidoptera feeding on sycamore leaves // Oecologia. 1985. Vol. 67, N 4. P. 460—463.

Институт экологии растений и животных
УрО РАН, Екатеринбург.

Поступила 29 VII 1994.

SUMMARY

In 1970—1993, 26 species of leaf beetles have been collected in 4 localities in the Northern Ob area; in addition, 2 species were found only in the middle and northern Yamal Peninsula. A list of species is presented with information on the collection dates, localities, and host plants. 71.4 % of species in the regional fauna have trans-Eurasion ranges. The proportion of the generalists and dendrovores in the local faunas is shown to increase northward; the reason of the differences between weevils and leaf beetles in this respect is considered. The bulk of the leaf beetle fauna in the Northern Ob area is composed of the widespread species feeding on spring foliage of trees and shrubs or on herbs and so possessing high relative growth rate. They undergo the development within one season, and many species live in great numbers. Proper arctic species (of the genus *Chrysolina*) are few in number in the studied area. Pre-requisites of their expansion to the North are discussed considering trophic specialization of these species.