

УДК 595.768.2+631.147

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ
ДОЛГОНОСИКООБРАЗНЫХ ЖУКОВ
(Coleoptera, Curculionoidea) АГРОЭКОСИСТЕМ
ПРИ АДАПТИВНО-ЛАНДШАФТНОМ ЗЕМЛЕДЕЛИИ
НА СЕВЕРЕ ЛЕСОСТЕПИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ**

Т.Г. Николаева

Аннотация

В работе представлены результаты по исследованию некоторых аспектов экологической структуры фауны Curculionoidea агроэкосистем при адаптивно-ландшафтном земледелии на севере лесостепной зоны Приволжской возвышенности. Приведены данные по приуроченности выявленных видов долгоносикообразных жуков к жизненным формам растений и органам кормовых растений (личинок и имаго), охарактеризованы пищевая специализация группы и трофическая структура надсемейства, рассмотрено биотопическое распределение Curculionoidea. Показано, что адаптивно-ландшафтное земледелие способствует высокому экологическому разнообразию фауны Curculionoidea, которое сопоставимо с таковым фауны долгоносикообразных жуков природно-естественных комплексов.

Ключевые слова: долгоносикообразные жуки, адаптивно-ландшафтное земледелие, фитобионтные группы, трофическая структура, пищевая специализация, кормовые растения, личинки, имаго, биотопическое распределение.

Введение

Большинство представителей надсемейства Curculionoidea – узкоспециализированные фитофаги, разнородные по предпочтениям к абиотическим условиям среды. Изучение особенностей экологической структуры фауны Curculionoidea при адаптивно-ландшафтном земледелии способствует пониманию процессов формирования устойчивых агроэкосистем, отражает специфику изменчивости агроландшафтных комплексов и их динамику в ходе антропогенной трансформации, что дает возможность использовать данную группу жесткокрылых при мониторинге и индикации современного состояния агроценоза.

1. Материал и методы

Исследования проводились в полевой сезон 2009–2010 гг. на территории производственного участка СХПК «Ленинская искра» Ядринского района Чувашской Республики, расположенного в лесостепной провинции северной части Приволжской возвышенности. Адаптивно-ландшафтная беспестицидная система земледелия внедрена в хозяйстве в полном объеме более 40 лет назад.

Материалом для работы послужили сборы долгоносикообразных жуков, которые осуществлялись в буферных участках и на окраинах агроценозов под зерновыми культурами (озимая пшеница, яровая пшеница, овес, ячмень), кормовыми травосмесями (овсяно-ячменно-гороховая, вико-овсяная), многолетними (8-летняя люцерна с подсевом зерновых) и однолетними травами (вика, клевер). Буферные участки представлены 5 группами биотопов: разнотравные луга с отдельными деревьями и различным режимом увлажнения на склонах, сосново-рябиновые лесополосы вблизи мезофитных и гигрофитных лугов, одиночные березово-липовые лесополосы, околородно-прибрежные биотопы, зарастающие участки поля на окраине сосново-широколиственного леса. Сбор материала выполнен в 15 биотопах с помощью традиционного набора общепринятых методов: «кошение» энтомологическим сачком, визуальный осмотр и ручной сбор насекомых на земле и растениях, стряхивание насекомых с нижних веток деревьев и травянистых растений в энтомологический сачок [1]. Учетная единица (проба) составила 100 взмахов. Всего собрано около 16 тыс. экз. жуков.

Номенклатура таксонов надсемейства Curculionoidea приведена в соответствии с работами М.А. Алонсо-Сарасаги и К.Г.К. Лайала [2], Н.Н. Юнакова и др. [3]. Анализ приуроченности видов Curculionoidea к определенным жизненным формам растений осуществлен на основе классификации фитобионтных групп, разработанной Г.А. Ануфриевым и В.И. Кирилловой [4]. Определение приуроченности имаго и личинок куркулиноидных жуков-фитофагов к органам кормовых растений проводилось с учетом классификации, предложенной М.А. Хрисановой [5]. При оценке широты трофического спектра видов-фитофагов применили классификацию А.Ф. Емельянова [6] с дополнениями А.Ю. Исаева [7]. Идентификация типов адаптивных (эколого-фитоценологических) стратегий растений проводилась по работам Дж.Ф. Грайма и др. [8] и Д. Франка и Ш. Клоца [9].

В таблицах указана ошибка выборочной доли в процентах ($s_p\%$) [10]. Математическая обработка данных выполнена с помощью стандартных пакетов Microsoft Exel 2007 и Statistica 8.0 (StatSoft, Inc. 2007).

2. Результаты и их обсуждение

В ходе исследования на территории изучаемой агроэкосистемы при адаптивно-ландшафтном земледелии выявлено 215 видов Curculionoidea (без Scolytidae) из 99 родов, принадлежащих к 45 трибам, 15 подсемействам и 8 семействам (Anthribidae, Attelabidae, Rhynchitidae, Apionidae, Nanophyidae, Dryophthoridae, Eirrhinidae, Curculionidae) [11, 12].

2.1. Фитобионтные группы. По приуроченности к жизненным формам растений нами выделено 5 основных и 8 переходных фитобионтных групп: 1) дендробионты – обитатели древесного яруса, 2) тамнобионты – обитатели кустарникового яруса, 3) хамебионты – обитатели полукустарников и кустарничков, 4) хортобионты – виды, приуроченные к травянистому ярусу, 5) гидатобионты – обитатели водных растений. Кроме того, в наших сборах отмечено 3 вида Curculionoidea: *Omiamima mollina* (Boheman, 1834), *Brachysomus (Brachysomus) echinatus* (Bonsdorff, 1785), *Cathormiocerus aristatus* (Gyllenhal, 1827), являющихся

подстилочными детритофагами [13] и относящихся к герпетобионтам – обитателям надпочвенного слоя органических остатков.

Типичными дендробионтами хвойных пород деревьев (преимущественно *Pinus sylvestris* L.) являются *Brachonyx pineti* (Paykull, 1792), *Magdalis duplicata* Germar, 1819, *Magdalis frontalis* (Gyllenhal, 1827), *Magdalis linearis* (Gyllenhal, 1827). К типичным дендробионтам лиственных деревьев (главным образом из семейств Betulaceae, Salicaceae) относятся *Tropideres dorsalis* (Gyllenhal, 1813), *Betulapion simile* (Kirby, 1811), *Curculio rubidus* (Gyllenhal, 1836), *Curculio venosus* (Gravenhorst, 1807), *Anoplus plantaris* (Naezen, 1794), *Anthonomus pomorum* (Linnaeus, 1758), *Orchestes signifer* (Creutzer, 1799), *Coeliodinus rubicundus* (Herbst, 1795), *Cryptorhynchus lapathi* (Linnaeus, 1758), *Polydrusus (Polydrusus) fulvicornis* (Fabricius, 1792), *Magdalis carbonaria* (Linnaeus, 1758). Ложнослоник *Anthribus nebulosus* Forster, 1770 в равной степени может быть отнесен и к дендробионтам хвойных, и к дендробионтам лиственных деревьев, поскольку личинки найдены в основном на сосновых (*Abies* Mill., *Picea* A. Dietr., *Pinus* L.), в то время как имаго обнаружено на тех же видах хвойных древесных растений (включая *Larix* Mill.), а также лиственных (*Quercus* L., *Salix* L.) [14].

Спектр группы дендротамнобионтов более широк и представлен видами из семейств Attelabidae – *Apoderus coryli* (Linnaeus, 1758); Rhynchitidae – *Deporaus betulae* (Linnaeus, 1758), *Deporaus mannerheimii* (Hummel, 1823), *Temnocerus tomentosus* (Gyllenhal, 1839), *Tatianaerhynchites aequatus* (Linnaeus, 1767), *Byctiscus betulae* (Linnaeus, 1758); Apionidae – *Melanapion minimum* (Herbst, 1797); Curculionidae – *Archarius crux* (Fabricius, 1777), *Archarius salicivorus* (Paykull, 1792), *Acalyptus carpini* (Fabricius, 1792), *Acalyptus sericeus* Gyllenhal, 1836, *Anthonomus rectirostris* (Linnaeus, 1758), *Ellescus bipunctatus* (Linnaeus, 1758), *Ellescus infirmus* (Herbst, 1795), *Dorytomus melanophthalmus* (Paykull, 1792), *Dorytomus taeniatus* (Fabricius, 1781), *Isochnus foliorum* (Mueller, 1776), *Orchestes rusci* (Herbst, 1795), *Rhamphus pulicarius* (Herbst, 1795), *Tachyerges salicis* (Linnaeus, 1758), *Tachyerges stigma* (Germar, 1821), *Phyllobius (Dieletus) argentatus* (Linnaeus, 1758), *Polydrusus (Eurodrusus) cervinus* (Linnaeus, 1758), *Polydrusus (Eustolus) flavipes* (De Geer, 1775), *Polydrusus (Eudipnus) mollis* (Ström, 1768), *Polydrusus (Eustolus) pterygomalis* Boheman, 1840, *Curculio tereticollis* (De Geer, 1775), *Magdalis ruficornis* (Linnaeus, 1758), трофически приуроченных преимущественно к растениям из семейств Betulaceae, Salicaceae, Fagaceae, Rosaceae.

Интересна группа обитателей водных и околоводных растений, включающая главным образом представителей из семейства Eirrhinidae: *Notaris acridulus* (Linnaeus, 1758), *Notaris rhamni* (Herbst, 1795), *Tanysphyrus lemnae* (Paykull, 1792) – и некоторых Curculionidae: *Bagous lutulentus* Gyllenhal 1813, *Bagous scanicus* Silfverberg, 1997. Гидатобионты и гидатохортобионты практически не встречаются в типичных агроценозах. Создание системы искусственных водоемов и минимизация антропогенного воздействия на прибрежные участки при адаптивно-ландшафтном земледелии способствовали формированию околоводной фауны Curculionoidea в агроэкосистеме.

По приуроченности к жизненным формам основных кормовых растений наибольшее число выявленных видов является хортобионтами (69.81%), значительно меньше дендробионтов (7.55%) и дендротамнобионтов (13.21%) (табл. 1).

Табл. 1

Распределение видов Curculionoidea агроэкосистемы по фитобионтным группам

| Фитобионтные группы | Число видов | % | <i>S_p</i> % |
|------------------------------|-------------|--------|------------------------|
| Дендробионты хвойных | 5 | 2.36 | 1.04 |
| Дендробионты лиственных | 11 | 5.19 | 1.52 |
| Дендротамнобионты лиственных | 28 | 13.21 | 2.33 |
| Дендротамнохамебионты | 2 | 0.94 | 0.66 |
| Дендротамнохамехортобионты | 5 | 2.36 | 1.04 |
| Дендротамнохортобионты | 1 | 0.47 | 0.47 |
| Тамнобионты лиственных | 1 | 0.47 | 0.47 |
| Тамнохамехортобионты | 2 | 0.94 | 0.66 |
| Хамебионты | 1 | 0.47 | 0.47 |
| Хамехортобионты | 3 | 1.42 | 0.81 |
| Хортобионты | 148 | 69.81 | 3.15 |
| Гидатобионты | 1 | 0.47 | 0.47 |
| Гидатохортобионты | 4 | 1.89 | 0.94 |
| Всего | 212 | 100.00 | |

Среди хортобионтов 64 вида (43.24%) развиваются на многолетниках, 28 видов (18.92%) – на однолетниках и многолетниках, 19 видов (12.84%) – на двулетниках и многолетниках, 18 видов (12.16%) – на одно- дву- и многолетниках, 8 видов (5.41%) – на двулетниках, 7 видов (4.73%) – на однолетниках, 4 вида (2.70%) – на однолетниках и двулетниках. Следовательно, основу фауны куркулионоидных жуков агроэкосистемы составляют хортобионты, связанные с многолетниками, что свидетельствует о ее сформированности и стабильной структуре.

Полученные данные согласуются с известными литературными сведениями, приведенными для природных сообществ Curculionoidea севера лесостепи Приволжской возвышенности и Мещерской низменности [5, 15]. В отличие от природных комплексов и агроэкосистем в условиях адаптивно-ландшафтного земледелия, в традиционных агроценозах в фауне долгоносикообразных жуков доля хортобионтов значительно выше, дендробионты, дендротамнобионты и гидатобионты почти не представлены.

Согласно нашим и литературным данным [15], включение в трофический спектр дополнительных кормовых растений способствует некоторому расширению состава переходных фитобионтных групп с сохранением соотношений между основными группами, а также сокращению числа видов в главных группах. Если более конкретно, то возрастает доля дендротамнохортобионтов (21 вид, 9.91%), дендротамнохамехортобионтов (11 видов, 5.19%), дендротамнобионтов лиственных (30 видов, 14.15%), тамнохамехортобионтов (3 вида, 1.42%), хамехортобионтов (4 вида, 1.89%), выделяется группа тамнохортобионтов (4 вида, 1.89%), снижается доля хортобионтов (120 видов, 56.6%) и дендробионтов (13 видов, 6.13%). Наблюдаемые различия в соотношении фитобионтных групп в зависимости от широты трофического спектра связаны с тем, что для имаго некоторых видов долгоносикообразных жуков в течение определенного периода своего жизненного цикла характерна миграция с травянистого яруса на древесно-кустарниковый. Данная особенность отмечена многими авторами и наиболее выражена у большинства видов семейства Arionidae (особенно триб

Arionini, Oxystomatini, Piezotrachelini, Ceratariini, Kalcariini), личинки которых преимущественно развиваются на травянистых растениях, а имаго в начале и в конце или на протяжении всего вегетационного периода предпочитает древесно-кустарниковые породы. Среди имаго Arionidae 52.94% (27 видов) трофически связано с деревьями и кустарниками, преобладают дендротамнохортобионты (33.33%). На личиночной стадии доминируют хортобионты, составляющие 96.08%.

Описанное явление миграции представителей Arionidae получило название “Aufbäumen” [16]. Некоторые исследователи полагают, что причиной массовой миграции является поиск среды со стабильным микроклиматом и оптимальными показателями температуры, влажности, солнечного излучения и т. д. [17]. Выявленная чувствительность к высоким температурным порогам (29–31 °C) [18, 19], при которых имаго становится неактивным, способствует тому, что жуки предпочитают находиться в тени на нижних листьях высоких деревьев с густой листвой [17, 19]. Аналогичная закономерность прослеживается и у некоторых представителей семейства Curculionidae.

Широкий спектр фитобионтных групп изучаемой фауны Curculionoidea обусловлен разнообразием жизненных форм произрастающих в агроэкосистеме растений и ландшафтными особенностями территории, способствующими формированию различных микроклиматических условий.

2.2. Анализ приуроченности долгоносикообразных жуков-фитофагов к органам кормовых растений. Распределение имаго и личинок долгоносикообразных жуков по органам кормовых растений отличается и по широте трофического спектра, и по предпочитаемым органам растений (табл. 2). По трофическим связям имаго Curculionoidea с органами растений нами выделено 22 группы, для личинок данный показатель значительно больше и составляет 35 трофических групп (табл. 2).

При этом для большинства имаго долгоносикообразных жуков, ведущих открытый образ жизни, в качестве пищевого объекта чаще всего выступают листья (45.02%), а также ткани цветков растений (7.11% антофагов и 18.96% антофиллофагов). В спектре приуроченности имаго Curculionoidea наиболее разнообразна группа видов, связанных с почками растений. Широта спектра питания имаго обусловлена особенностями жизненного цикла развития растения: весной с массовым выходом имаго (апрель-май) из мест зимовок большинство растений находится в стадии почкообразования и бутонизации, поэтому потенциальный пищевой ресурс имаго включает главным образом листья, почки и соцветия растений. На личиночной стадии Curculionoidea имеют более широкий трофический спектр приуроченности к органам растений. Отмечены минеры листьев, галлообразователи (листовые, стеблевые, корневые). Личинки Curculionoidea, находящиеся в толще растительных тканей, развиваются преимущественно в генеративных органах и корнях растений (включая и представителей рода *Sitona* Germar, развитие личинок которых происходит в клубеньках на корнях бобовых растений). Встречаются и эктофаги: личинки *Cionus scrophulariae* (Linnaeus, 1758), *Hypera* Germar.

Табл. 2

Распределение имаго и личинок представителей фауны Curculionoidea агроэкосистемы по трофической приуроченности к органам растений

| Трофические группы имаго | Число видов | Трофические группы личинок | Число видов |
|--------------------------|-------------|-----------------------------|-------------|
| Поллиноантокарпофаги | 1 | Поллинофаги | 1 |
| Антофаги | 15 | Антофаги | 14 |
| Антосеменофиллофаги | 1 | Антосеменофаги | 8 |
| Антокарпофиллокаулофаги | 1 | Антокарпофаги | 2 |
| Антофиллофаги | 40 | Антокарпофиллофаги | 1 |
| Антофиллокаулофаги | 8 | Антофиллофаги | 7 |
| Семенофаги | 1 | Антокаулофаги | 1 |
| Карпофиллокаулофаги | 2 | Антофиллокаулофаги | 1 |
| Геммоантосеменофаги | 1 | Антокаулоцицидофаги | 1 |
| Геммоантосеменфиллофаги | 1 | Антоцицидофаги | 1 |
| Геммоантокарпофиллофаги | 2 | Анто-филлокаулоцицидофаги | 1 |
| Геммоантофиллофаги | 5 | Семенофаги | 26 |
| Геммокарпофиллофаги | 1 | Карпофаги | 5 |
| Геммофиллофаги | 11 | Карпосеменофаги | 3 |
| Геммофиллокаулофаги | 1 | Карпосеменокаулофаги | 1 |
| Геммофиллоксилофаги | 1 | Геммофаги | 2 |
| Филлофаги | 95 | Геммоантофаги | 1 |
| Филлокаулофаги | 17 | Геммоантофиллофаги | 2 |
| Филлоксилофаги | 1 | Геммоантофиллокаулофаги | 1 |
| Каулофаги | 2 | Геммофиллофаги | 2 |
| Ксилофаги | 3 | Филлофаги | 18 |
| Ризофаги | 1 | Филлокаулофаги | 1 |
| Всего | 211 | Филлокаулоризофаги | 2 |
| | | Филлоризофаги | 1 |
| | | Филлоцицидокаулофаги | 1 |
| | | Филлокаулоцицидофаги | 1 |
| | | Филлокаулоризоцицидофаги | 2 |
| | | Каулофаги | 23 |
| | | Каулоризофаги | 9 |
| | | Каулоцицидофаги | 6 |
| | | Каулоризоцицидофаги | 2 |
| | | Ксилофаги | 7 |
| | | Ризофаги | 31 |
| | | Ризофаги, клубеньки бобовых | 12 |
| | | Ризоцицидофаги | 4 |
| | | Не установлены | 6 |
| | | Всего | 207 |

Выявленные различия, существующие между имаго и личиночной стадией, способствуют расхождению экологических ниш и ослаблению внутри- и межвидовой конкуренции за общий кормовой субстрат, что положительно сказывается на видовом богатстве фауны Curculionoidea агроэкосистемы.

2.3. Трофическая структура фауны Curculionoidea.

Пищевая специализация. По характеру предпочитаемого пищевого субстрата среди выявленных нами видов долгоносикообразных жуков в пределах агроэкосистемы выделены следующие группы:

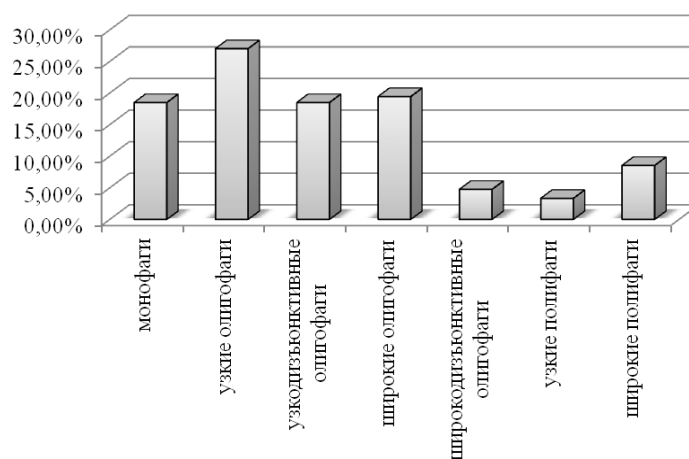


Рис. 1. Трофический спектр жесткокрылых-фитофагов надсемейства Curculionoidea агроэкосистемы при адаптивно-ландшафтном земледелии

1) детритофаги (характерно питание мертвыми, разлагающимися растительными остатками) – малочисленная группа, к которой отнесено 3 вида;

2) зоомикофаги (кокцидомикофаги) – имаго *Anthribus nebulosus*, которое охотится преимущественно на ложнощитовку еловую *Physokermes piceae* (Schrank, 1801), личинки вида питаются щитовками, развивающимися на деревьях, также обнаружены на грибе *Apiosporium pinophilum* (Fuckel, 1870) [20];

3) зооцицидофаги – виды-инквилины: *Archarius crux*, личинки которого развиваются в галлах пилильщиков *Pontania proxima* (Lepeletier, 1823), *P. vesicator* (Bremi-Wolf, 1849), *P. viminalis* (Linnaeus, 1758), *Euura venusta* (Zaddach, 1883) (Hymenoptera: Tenthredinidae) на листьях ив; *A. salicivorus*, развивающийся в галлах *P. proxima*, *P. vesicator*, *P. carpentieri* Konow, 1907, *P. viminalis* [21], являющийся важным регулятором численности вредоносных видов пилильщиков. Личинки *M. minimum* – инквилины в листовых галлах пилильщиков *P. femoralis* (Cameron, 1875), *P. proxima*, *P. bella* (Zaddach, 1876), *Amauronematus viduatus* (Zetterstedt, 1838) из семейства Tenthredinidae, личинки *Polydrusus (Eurodrusus) cervinus* являются инквилинами в листовых галлах, образуемых клещиками из рода *Eriophyes* von Siebold (= *Flexipalpus* Scheuten, = *Phytocoptes* Donnadieu);

4) фитофаги – многочисленная группа (211 видов среди имаго и 207 – среди личинок), включающая растительноядных Curculionoidea.

В фауне долгоносикообразных жуков рассматриваемой агроэкосистемы среди фитофагов преобладают олигофаги (147 видов, 69.67%) (рис. 1). Незначительна доля полифагов (25 видов, 11.85%). Основу исследуемой фауны Curculionoidea преимущественно составляют виды с узкой пищевой специализацией: 96 видов (45.50%) являются монофагами и узкими олигофагами. Сложившаяся трофическая структура Curculionoidea свидетельствует об устойчивости и зрелости фауны долгоносикообразных жуков в условиях беспестицидной адаптивно-ландшафтной системы земледелия.

Интересно отметить, что для фауны долгоносикообразных жуков природных комплексов характерно сходное соотношение основных групп по пищевой

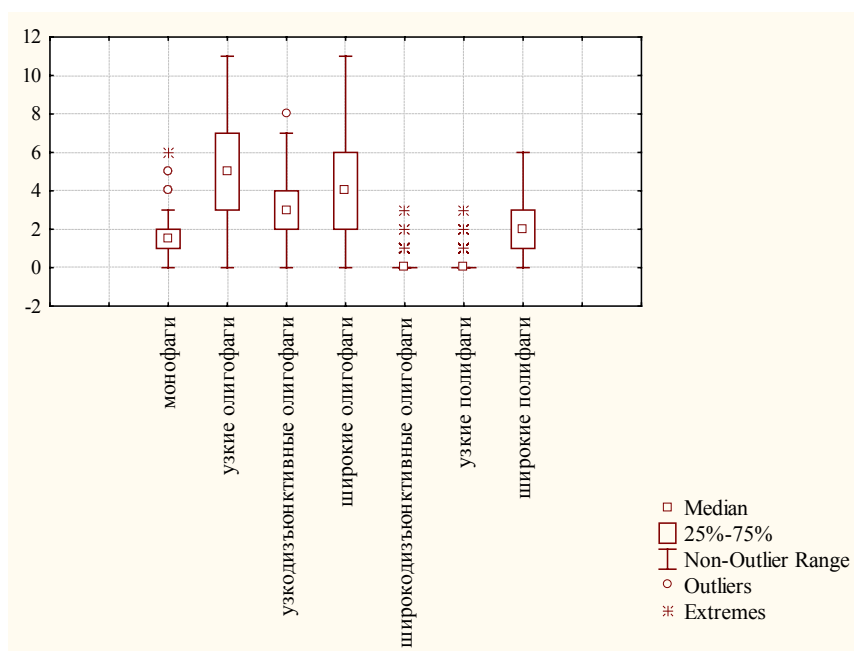


Рис. 2. Варьирование числа видов Curculionidea различного трофического спектра в агроэкосистеме

специализации [5, 15], что еще раз подчеркивает близость структуры фауны Curculionidea агроэкосистемы при адаптивно-ландшафтном земледелии к таковой в природных биоценозах.

В наибольшей степени в фауне долгоносикообразных жуков агроэкосистемы варьирует число узких и широких олигофагов (рис. 2).

Проведенный дискриминантный анализ позволил выявить статистически значимые различия (Wilks' Lambda: 0.3991313, approx. $F(28.906) = 9.391806$, $p < 0.00001$) в трофической структуре сообществ долгоносикообразных жуков модельных групп биотопов. Расстояние квадрата Махаланобиса (MD^2) в плоскости канонических дискриминантных функций (КДФ) максимально ($MD^2 = 7.45$, $p = 0.0000001$) между сообществами Curculionidea березово-липовых лесополос и разнотравных лугов, минимально ($MD^2 = 1.77$, $p = 0.0000001$) – между сообществами Curculionidea разнотравных лугов и околородно-прибрежных биотопов. Статистически значимых различий в трофической структуре Curculionidea не отмечено между сообществами околородно-прибрежных биотопов и зарастающих участков поля у смешанного леса. Данные биотопы характеризуются ярко выраженными сукцессионными процессами и сходной трофической структурой ядра фаун. Наиболее значимыми показателями, определяющими расстояние между центроидами модельных групп биотопов в плоскости КДФ, является количество широких полифагов, узких олигофагов, узких полифагов, широких олигофагов и монофагов. Число широкодизъюнктивных олигофагов, представленных в биотопах в небольшом количестве, статистически значимого вклада в общую дискриминацию не вносит.

Анализ трофических связей позволил выявить приуроченность долгоносикообразных жуков к более 50 семействам растений из 3 отделов: Хвощеобразные

(Equisetophyta), Соснообразные (Pinophyta), или Голосеменные (Gymnospermae) и Магнолиообразные (Magnoliophyta), или Покрытосеменные (Angiospermae).

Наиболее значим вклад представителей отдела Покрытосеменные растения, с которыми подавляющее большинство Curculionoidea связано консортивно [22, 23]. Наибольшее число видов долгоносикообразных жуков отмечено на растениях семейств Fabaceae (62 вида), Salicaceae (33), Asteraceae (32), Betulaceae (28), Rosaceae (24), Polygonaceae (22), Fagaceae (18), Brassicaceae (14), Lamiaceae (8), Tiliaceae, Scrophulariaceae (по 7 видов), Pinaceae, Chenopodiaceae, Ulmaceae и Urticaceae (по 6 видов), Aceraceae (5), Caryophyllaceae, Oleaceae и Poaceae (по 4 вида), составляющих основу флористического комплекса изучаемой территории. Сходные результаты получены для фауны природных сообществ Curculionoidea севера лесостепи Приволжской возвышенности [15], что, по-видимому, объясняется сходством природно-климатических условий и видового состава доминантных растений.

По приуроченности к родам растений наиболее богата фауна представителей *Trifolium* L. (36 видов), *Vicia* L. (32), *Medicago* L. (30), *Salix* L. (29), *Lotus* L. (27), *Betula* L. (26), *Lathyrus* L. (23), *Populus* L. (21), *Amoria* C. Presl. (20), *Rumex* L. и *Quercus* L. (по 19), *Corylus* L. и *Melilotus* Mill. (по 18), *Alnus* Mill. (17), *Pinus* L. и *Rubus* L. (по 15), *Rosa* L. и *Malus* Mill. (по 14), *Pyrus* L., *Padus* Mill., *Cirsium* Mill., *Centaurea* L. (по 12), *Cerasus* Mill., *Prunus* L. (по 11), *Fragaria* L., *Pisum* L., *Carduus* L. (по 10), *Sorbus* L., *Crataegus* L., *Astragalus* L., *Securigera* DC., *Lupinus* L., *Achillea* L. (по 9), *Tilia* L., *Arctium* L. (по 8), *Onobrychis* Mill., *Artemisia* L. (по 7), *Persicaria* Mill., *Polygonum* L., *Sisymbrium* L., *Ulmus* L., *Urtica* L., *Tanacetum* L. (по 6), *Berteroa* DC., *Acer* L., *Onopordum* L., *Tripleurospermum* Sch. Bip. (по 5). На представителях 79 родов растений (41.14%), большая часть из которых относится к дополнительному кормовому ресурсу Curculionoidea, обитает по одному виду долгоносикообразных жуков. В целом трофический спектр фауны Curculionoidea изучаемой агроэкосистемы при адаптивно-ландшафтном земледелии включает более 190 родов растений.

В исследуемой фауне Curculionoidea преобладают виды, развивающиеся преимущественно на растениях одного семейства (178 видов, 82.79%), значительно реже на двух (12 видов, 5.58%) и трех (7 видов, 3.26%) семействах. Биохимическая коэволюция растений и насекомых-фитофагов привела к развитию защитных механизмов у растения и противодействующих механизмов у насекомого. Кормовые растения характеризуются синтезом вторичных веществ, часто ядовитых для фитофагов. В число вторичных веществ входят многие фенольные производные (ацетогенины, хиноны, танины и др., действующие как токсиканты, ингибиторы роста личинок и их развития), воск (создающий защитный покров на тканях), алкалоиды, терпены. Установлено, что в организме насекомого возможна детоксикация лишь определенного ряда химических веществ, что приводит к ограничению потенциального спектра потребляемых растений и выработке приспособлений к питанию на определенном, предпочитаемом ряде растений [24]. В то же время известно, что химический состав растений зависит от условий и адаптивных способностей растений. В связи с этим мы предположили, что трофический спектр долгоносикообразных жуков-фитофагов в биоценозе определенным образом зависит от типа адаптивной стратегии произрастающих в нем растений.

Преобладающими типами стратегии среди выявленных видов растений в агроэкосистеме являются: а) конкурентный С-тип (86 видов, 36.91%), к которому относятся многие растения-эдификаторы с широкой экологической нишей; б) виды с сочетанием свойств первичных типов стратегий – CSR-тип (61 вид, 26.18%), представленные большинством луговых растений; в) виды со стратегией CS (33 вида, 14.16%), сочетающей свойства конкурентности и стресс-толерантности. Доминирование виолентов свидетельствует о благоприятных абиотических условиях (обогащенность почвы минеральными элементами питания, обеспечение водой, оптимальный уровень инсоляции) и отсутствии (минимум присутствия) нарушений на изучаемой территории, а также об устойчивости фитоценоза.

Выявлена значимая положительная корреляция между числом видов узких олигофагов (коэффициент корреляции Спирмена – $r_s = 0.90$, $p = 0.04$), широко-дизъюнктивных олигофагов ($r_s = 0.97$, $p = 0.005$), широких полифагов *Curculionoidea* ($r_s = 0.90$, $p = 0.04$) и числом видов растений конкурентного и вторичного CSR-типа адаптивной стратегии в модельных группах биотопов. Зафиксирована сильная линейная положительная корреляционная зависимость числа видов-олигофагов от видового богатства растений с CSR-типом адаптивной стратегии. Следовательно, виды-эдификаторы с конкурентным типом эколого-фитоценотической стратегии и большинство луговых растений со вторичным CSR-типом стратегии создают кормовую базу преимущественно для долгоноси-кообразных жуков-фитофагов со средним и широким трофическими спектрами.

2.4. Биотопическое распределение *Curculionoidea*. Оценка биотопической приуроченности видов куркулионоидных жесткокрылых проводилась на основе показателя встречаемости. По преимущественной биотопической приуроченности имаго нами выделены следующие основные группы: 1) лесная; 2) луговая; 3) болотная; 4) околородная. По спектру заселяемых стаций в фауне *Curculionoidea* рассматриваемой агроэкосистемы встречаются также переходные биотопические группы: лугово-лесные, лугово-степные, болотно-лесные, околородно-лесные, околородно-луговые и т. д. (табл. 3). В целом биотопический спектр изучаемой фауны *Curculionoidea* включает 15 групп. Заметно преобладание комплекса лугово-лесных (34.88%), лесных (13.49%) и луговых (10.70%) видов, которые суммарно составляют около 60% фауны *Curculionoidea* агроэкосистемы. Кроме того, по видовому богатству выделяется также комплекс околородно-лугово-лесных видов (15.81%). Полученные данные объясняются в первую очередь особенностями физико-географического расположения территории исследования, а также ландшафтными особенностями (преобладание балок, мезопонижений и т. д.), внедренным комплексом лесомелиоративных и гидромелиоративных мероприятий в пределах агроэкосистемы, которые, в свою очередь, способствовали формированию различных условий обитания, разнообразных луговых ассоциаций и многочисленных экотонных участков.

В фауне агроэкосистемы наиболее варьирует число лугово-лесных и околородно-лугово-лесных видов долгоносикообразных жуков (рис. 3), составляющих ядро фауны всех групп биотопов.

Табл. 3

Распределение видов долгоносикообразных жесткокрылых агроэкосистемы по биотопическим группам

| Биотопическая группа | Число видов | % | $S_p\%$ |
|----------------------------------|-------------|--------|---------|
| Лесная | 29 | 13.49 | 2.33 |
| Луговая | 23 | 10.70 | 2.11 |
| Лугово-лесная | 75 | 34.88 | 3.25 |
| Лугово-степная | 7 | 3.26 | 1.21 |
| Лугово-лесостепная | 1 | 0.46 | 0.46 |
| Болотно-лесная | 4 | 1.86 | 0.92 |
| Болотно-околоводно-лесная | 8 | 3.72 | 1.29 |
| Болотно-околоводная | 9 | 4.19 | 1.37 |
| Околоводная | 5 | 2.33 | 1.03 |
| Околоводно-лесная | 7 | 3.26 | 1.21 |
| Околоводно-луговая | 6 | 2.79 | 1.12 |
| Околоводно-лугово-лесная | 34 | 15.81 | 2.49 |
| Околоводно-болотно-луговая | 4 | 1.86 | 0.92 |
| Околоводно-болотно-лугово-лесная | 2 | 0.93 | 0.65 |
| Околоводно-лугово-лесостепная | 1 | 0.46 | 0.46 |
| Всего | 215 | 100.00 | |

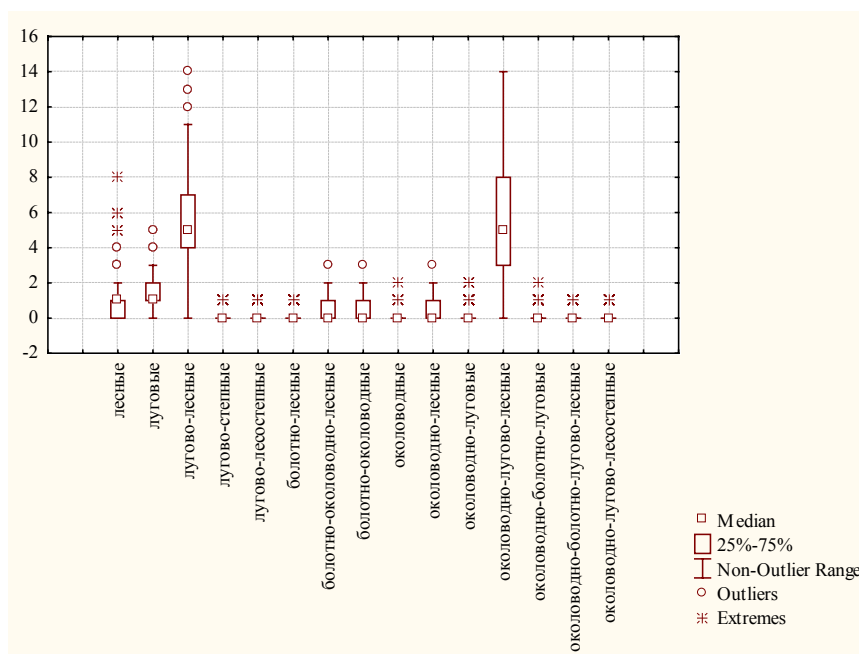


Рис. 3. Варьирование числа видов Curculionidae различной биотопической приуроченности в агроэкосистеме

Дискриминантный анализ позволил выявить статистически значимые различия (Wilks' Lambda: 0.16725, approx. $F(60.950) = 9.2081$, $p = 0.00001$) в биотопической структуре сообществ Curculionidae всех модельных участков. Наиболее различна структура сообществ Curculionidae березово-липовых лесополос и разнотравных лугов (MD^2 в плоскости КДФ составляет 18.97,

$p = 0.0000001$), а также березово-липовых и сосновых лесополос ($MD^2 = 13.91$, $p = 0.0000001$). Минимальное значение между центроидами модельных групп биотопов в плоскости КДФ ($MD^2 = 3.59$, $p = 0.0000001$) отмечено для сообществ Curculionoidea околородно-прибрежных биотопов и сосновых лесополос, граничащих с гигромезофитными и гигрофитными лугами, за счет сходства растительного покрова и микроклиматических условий. Наиболее значимым показателем, определяющим расстояние между модельными группами биотопов в плоскости КДФ, является число околородно-лугово-лесных, лесных и лугово-лесных видов, доминирующих в биотопах. Малочисленные лугово-степные, лугово-лесостепные и болотно-лесные виды статистически значимого вклада в общую дискриминацию не вносят.

Широкий спектр заселяемых станций Curculionoidea в агроэкосистеме обусловлен разнообразием биотопов, их мозаичным и равномерным распределением по всей сельскохозяйственной территории, что соответствует экологическим требованиям сохранения и поддержания биоразнообразия как средства стабилизации агроценозов [25].

Заключение

Таким образом, анализ экологических особенностей фауны Curculionoidea агроэкосистемы при адаптивно-ландшафтном земледелии позволяет заключить, что: 1) по приуроченности к жизненным формам растений выделено 13 групп, среди которых преобладают хортобионты; 2) долгоносикообразные жуки агроэкосистемы трофически связаны с более 50 семействами сосудистых растений, причем большинство Curculionoidea предпочитает растения из одного семейства; 3) основу кормовой базы долгоносикообразных жуков агроэкосистемы составляют покрытосеменные растения из семейств Fabaceae, Salicaceae, Asteraceae, Betulaceae, Rosaceae, Polygonaceae, Fagaceae, Brassicaceae, Lamiaceae, Tiliaceae, Scrophulariaceae; 4) по широте трофического спектра выделено 7 групп, из которых преобладают олигофаги; 5) распределение личинок Curculionoidea агроэкосистемы по органам кормовых растений более разнообразно, чем имаго, причем большинство имаго долгоносикообразных жуков является филлофагами, а личинки преимущественно приурочены к генеративным органам и корням растений; 6) по биотопической приуроченности выделено 15 групп, среди которых преобладают лугово-лесные, лесные и луговые виды.

В целом экологическая структура долгоносикообразных жуков при адаптивной эколого-ландшафтной беспестицидной системе земледелия характеризуется широким спектром, что обуславливает высокое биоразнообразие Curculionoidea в агроэкосистеме.

Автор выражает глубокую признательность Б.Р. Григорьяну (г. Казань) за ценные советы и всестороннюю помощь. Автор особо благодарен Л.В. Егорову (г. Чебоксары) за проверку правильности определения энтомологического материала, внимательное прочтение рукописи и ценные замечания; Б.А. Коротяеву (г. Санкт-Петербург) за идентификацию некоторых видов жуков; за помощь в определении видовой принадлежности растений – М.Ш. Сибгатуллиной (г. Ка-

заны), Л.П. Тепловой (г. Чебоксары) – за уточнения и проверку правильности определения некоторых видов растений.

Summary

T.G. Nikolaeva. Ecological Characteristics of the Weevil Fauna (Coleoptera, Curculionoidea) of Agroecosystems under Adaptive-Landscape Farming in the Northern Forest-Steppe of the Volga Upland.

The article presents the results on some aspects of ecological structure of the weevil fauna of agroecosystems under adaptive-landscape farming in the north of the forest-steppe zone of the Volga Upland. The data on the association of the identified species of weevils with certain plant life-forms and host-plant organs (for larvae and adults) are given; the food specialization in the group and the trophic structure of the superfamily are characterized; the biotopical distribution of Curculionoidea is examined. It is shown that adaptive-landscape farming contributes to a high ecological diversity of the weevil fauna, which is comparable to that of the Curculionoidea fauna in natural ecosystems.

Key words: weevils, adaptive-landscape farming, phytobiontic groups, trophic structure, food specialization, host plants, larvae, adults, biotopical distribution.

Литература

1. *Фасулати К.К.* Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М.: Высш. шк., 1971. – 424 с.
2. *Alonso-Zarazaga M.A., Lyal C.H.C.* A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera). – Barcelona: Entomopraxis, 1999. – 315 p.
3. *Yunakov N.N., Dedyukhin S.V., Filimonov R.V.* Towards the survey of Entiminae weevils (Coleoptera: Curculionidae) of Russia: species occurring in the Volga and Ural Regions // Russ. Entomol. J. – 2012. – V. 21, No 1. – P. 57–72.
4. *Ануфриев Г.А., Кириллова В.И.* Цикадовые (Homoptera, Cicadina) Чувашской Республики: опыт анализа фауны. – Чебоксары: КЛИО, 1998. – 176 с.
5. *Хрисанова М.А.* Трофическая структура долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) Мещерской низменности // Вестн. Чув. гос. ун-та. – 2006. – № 2. – С. 164–170.
6. *Емельянов А.Ф.* Пищевая специализация цикадок (Auchenorrhyncha) на материале фауны Центрального Казахстана // Зоол. журн. – 1964. – Т. 43, Вып. 7. – С. 1000–1010.
7. *Исаев А.Ю.* Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera: Arionidae, Rhynchophoridae, Curculionidae) Центральной части Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1994. – 35 с.
8. *Grime J.P., Hodson J.G., Hunt R.* Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. – London, 1988. – 742 p.
9. *Frank D., Klotz S.* Biologisch-ökologische Daten zur Flora in der DDR. – Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universität, 1988. – 110 S.
10. *Лакин Г.Ф.* Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
11. *Егоров Л.В., Николаева Т.Г.* О составе фауны долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) агроэкосистем при адаптивно-ландшафтном земледелии на севере лесостепи Приволжской возвышенности // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия: Материалы III Междунар.

- науч.-практ. конф. (Чебоксары, 25–26 нояб. 2010 г.) // Научные труды ГПЗ «Присурский». – Чебоксары-Атрат: КЛИО, 2010. – Т. 24. – С. 41–45.
12. *Егоров Л.В., Николаева Т.Г.* Новые сведения по фауне куркулиониоидных жесткокрылых (Coleoptera, Curculionoidea) агроэкосистем при адаптивно-ландшафтном земледелии на севере лесостепи Приволжской возвышенности // Современные зоологические исследования в России и сопредельных странах: Материалы II Международ. науч.-практ. конф. (Чебоксары, 27 апр. 2012 г.). – Чебоксары: Тип. «Новое время», 2012. – С. 44–47.
 13. *Исаев А.Ю.* Определитель жесткокрылых Среднего Поволжья. Ч. III. Polyphaga – Phytophaga. – Ульяновск: Вектор-С, 2007. – 256 с.
 14. *Holuša J., Trýzna M.* Flight activity of *Anthribus nebulosus* Forster, 1770 (Coleoptera: Anthribidae) and notes to its life history // J. For. Sci. – 2007. – V. 53. – P. 11–15.
 15. *Дмитриева И.Н.* Структура биоразнообразия долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) севера лесостепи Приволжской возвышенности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Н. Новгород, 2006. – 24 с.
 16. *Wagner H.* Über das Sammeln von Apionen. (Zugleich 46. Beitrag zur Kenntnis der Subfamilie Apioninae.) // Koleopterologische Rundschau. – 1941. – Bd. 26, H. 3/5. – S. 41–65.
 17. *Friedman A.L.L., Friedberg A.* The Apionidae of Israel and the Sinai Peninsula (Coleoptera: Curculionoidea) // Israel J. Entomol. – 2007. – V. 37. – P. 55–180.
 18. *Щеголев В.Н.* Вредители многолетних бобовых трав // Сельскохозяйственная энтомология. – М.-Л.: Сельхозгиз, 1955. – С. 350–366.
 19. *Дмитриева И.Н.* Фауна и особенности экологии долгоносикообразных жуков (Coleoptera, Curculionoidea) на севере лесостепи Приволжской возвышенности. – Чебоксары: Изд-во Нижегород. ун-та, 2005. – 180 с.
 20. *Никитский Н.Б., Осипов И.Н., Чемерис М.В., Семенов В.Б., Гусаков А.А.* Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника // Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. – М., 1996. – Т. 36. – С. 160–166.
 21. *Опанасенко Ф.И.* Виды рода *Curculio* L. (Coleoptera) // Фауна гельминтов и членистоногих Сибири. – Новосибирск: Наука, 1976. – С. 239–242.
 22. *Арзанов Ю.Г.* Кормовые связи долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Ростовской области и Калмыцкой АССР // Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые. Материалы X съезда ВЭО. – Л., 1990. – С. 9–11.
 23. *Кривец С.А.* Основные черты экологии долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) на юго-востоке Западной Сибири // Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые. Материалы X съезда ВЭО. – Л., 1990. – С. 77–79.
 24. Фитофаги в растительных сообществах. – М.: Наука, 1980. – 167 с.
 25. *Николаева Т.Г., Григорьян Б.Р., Сунгатуллина Л.М.* Сохранение биоразнообразия и почвенного плодородия – основа устойчивого развития органического сельского хозяйства // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2011. – Т. 153, кн. 1. – С. 136–151.

Поступила в редакцию
02.04.12

Николаева Татьяна Геннадьевна – научный сотрудник Института проблем экологии и недропользования АН Республики Татарстан, г. Казань.
E-mail: nikolaeva_tg@mail.ru