

## ВЫСОКОГОРНО-ПРЕДГОРНЫЕ ДИЗЬЮНКЦИИ И ВЫСОТНО-ПОЯСНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ РАСЫ У ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

У эндемичного южноуральского жука-листоеда *Chrysolina (Arctolina) poretzkyi* Jcbs кроме предгорных обнаружены также высокогорные популяции. Высокогорно-предгорные разрывы ареалов показаны также у *Cystocnemis discoidea* Gebl., *Chrysolina (Pleurosticha) gebleri* L.Medv., *Ch. (Taeniossticha) tuvensis* L.Medv. и *Ch. (Arctolina) cyanella* Gebl. Обсуждаются морфологические и экологические различия их высотно-поясных экологических рас и пути их возникновения.

**Ключевые слова:** жук-листоед, морфологические и экологические различия.

### Введение

В 2007–2008 гг. при изучении энтомофауны горных тундр хр. Нургуш и массива Ирмель мною был обнаружен южноуральский эндемичный вид *Chrysolina (Arctolina) poretzkyi* Jacobson. Необычность этих находок в том, что не только типовое местонахождение [1] – д. Иргизлы в Бурзянском р-не Башкортостана, но и все известные до сих пор локалитеты этого вида [2] были сосредоточены в низкогорьях и предгорьях Южного Урала, Предуралья и Зауралья.

Высокогорные популяции *Ch. poretzkyi* встречаются на высотах от 1350 м над ур. моря в горно-тундровом поясе. В подгольцовом и горно-таежном поясах этот вид не обнаружен, но снова встречается в нижних поясах – горных остепненных лиственных лесах и горной лесостепи. То есть фактически у *Ch. poretzkyi* наблюдается разрыв в вертикальном распространении, т. к. для него нет подходящих биотопов в среднегорье.

Подобный разрыв получил название высокогорно-предгорного. Как и равнинно-горные (арктоальпийские и бореомонтанные), он относится к ледниковым дизьюнкциям [3]. Но при достаточно хорошей изученности равнинно-горных разрывов, в том числе и у жуков-листоедов [4], сведения о высокогорно-предгорных – весьма фрагментарны и больше известны у позвоночных.

Классическим можно считать пример певчего воробья (*Paserella melodia*) в районе залива Сан-Франциско [5], где обитают 4 подвида: три равнинных – на болотах у побережья, а горный – около пресных водоемов в горах. Там, где горные и болотные формы изолированы сухими равнинами, между ними есть четкие морфологические отличия, а в районах контакта – клинальная интер-

градация [5]. Среди птиц Алтае-Саянской горной страны есть целый ряд видов [3], чьи высокогорные формы связаны с горными тундрами, а предгорные – либо с водно-болотными биотопами, либо со скальными останцами, либо со степями и полупустынями.

У насекомых сведений о вертикально-поясных дизьюнкциях очень мало, и они никем до сих пор не обобщались. Куренцов [6] привел примеры трех видов дневных бабочек, которые в Забайкалье встречаются в степях, а в Восточной Сибири – в горных тундрах. Подобный пример представляет жук-листоед *Sternoplatus clementzi* Jcbs., который подразделяется на «западную» и «восточную» популяции, морфологически не

Таблица 1. Сравнительная характеристика равнинных и горных популяций *Entomoscelis adonidis* (по Чикатунову [8])

Признаки	Равнинные популяции	Высокогорные популяции
Пищевая специализация	олигофаги на крестоцветных (Brassicaceae)	монофаги горницета ( <i>Adonis</i> spp., Ranunculaceae)
Активность имаго	ранней весной (в период вегетации эфемеров)	весь теплый период (июнь - август)
Диапауза	в стадии куколки	во всех стадиях
Степень поглощения УФ-излучения покровами личинок	низкая	в 40 раз больше, чем у личинок равнинных популяций
Размеры имаго	крупнее	мельче
Способность к полету	нормальная	отсутствует
Размах изменчивости жилкования крыльев	до 20%	40-66%

различимые, но отличные экологически [7]. «Западная» форма (Юго-Восточный Алтай, Юго-Западная Тува и Северо-Западная Монголия) – высокогорная, горно-тундровая, а «восточная» (остальная Монголия, Забайкалье, Якутия, верх. Колымы) – среднегорная, лесостепная.

У рапсового листоеда (*Entomoscelis adonidis* Pall.) во всем евро-сибиро-среднеазиатском ареале высокогорная форма отмечена только на юге Средней Азии, где изолирована от равнинных лесными поясами среднегорий. Анализ различий между равнинными и горными популяциями (сведены здесь в табл. 1) провел Чикатунов [8], который даже предположил наличие видов-двойников. Этому, однако, нет никаких доказательств: не обнаружено различий в строении гениталий и не проводилось также генетических исследований.

Все же у рапсового листоеда в горы заходит лишь небольшая часть его равнинного ареала. Тогда как в случае с *Ch. poretzkyi* наблюдается настоящая высокогорно-предгорная дизъюнкция, причем в пределах одной горной системы. Подобные примеры, обзор которых дается ниже, обнаружили еще у ряда видов листоедов.

### Результаты

#### *Chrysolina (Arctolina) poretzkyi* Jcbs.

Высокогорные популяции изолированы друг от друга и встречаются лишь на самых высоких вершинах Южного Урала, на тундровых плато у скальных останцов и горно-тундровых разнотравных лужайках. Питаются жуки

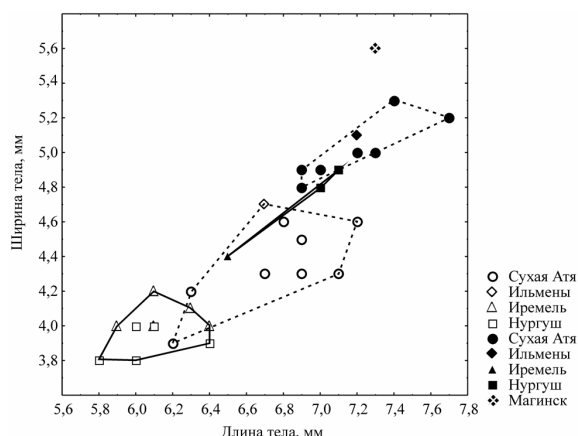


Рисунок 1. Размеры тела у предгорной (Челябинская обл.: д. Сухая Атя, Ильмены; Башкирия: Магинск) и высокогорной (массив Иремель, хр. Нургуш) форм *Chrysolina poretzkyi*. Светлые фигуры – самцы, темные – самки.

и личинки на лаготисе уральском (*Lagotis uralensis* (Scrophulariaceae)) – высокогорном эндемике Урала. Предгорную форму автору не удалось наблюдать в природе, и данные по экологии очень скудные. В типовом местонахождении (ныне в заповеднике «Шульган-Таш») жук был собран под камнями [1], а в других точках, наиболее вероятно, был приурочен к скально-горно-степным биотопам, которые на Южном Урале так же, как и высокогорные, являются убежищами эндемиков и реликтов [9]. Морфологические различия предгорной и высокогорной форм состоят в том, что особи первой крупнее, шире и более выпуклые, а второй – мельче, уже и более уплощены (рис. 1). Эти различия больше выражены у самцов, чем у самок. Различий в форме эдеагуса между формами нет.

#### *Cystocnemis discoidea* (Gebl.)

В Казахстане, где находится большая часть ареала *C. discoidea*, есть указания [10], что он заселяет кустарниково-степные склоны средне- и низкогорий. В таких условиях этот вид действительно обитает в Восточном Казахстане и Алтайском крае, кроме того, удаленное оторванное местообитание есть в Кемеровской области.

Вместе с тем *C. discoidea* впервые был отмечен мной в высокогорьях Алтая на высоте 1600-2400 м в субальпийском или горно-тундровом поясе, часто у снежников и ручьев под камнями. Такие находки были сделаны в Центральном (Теректинский хр.), Западном или Рудном (хр. Ивановский, Холзун, Листвяга) и Южном Алтае (хр. Сарымсакты, Курчумский, Тарбагатай Алтайский). В отрыве от основного ареала этот вид обнаружился [11] также в Центральном Казахстане, в горах Кент на высоте 1464 м.

То есть у *C. discoidea* есть как низкогорные петрофитно-степные популяции, так и высокогорные, горно-тундровые. И те и другие приурочены к одной горной системе – Алтаю, но разделены обширным горно-лесным поясом. Канская степь, где этот вид найден как в котловине, так и в горах вокруг нее, представляет локальную модель.

Кормовые эксперименты в полевых условиях с жуками, собранными в горной тундре Ивановского хр. в 2003 г., показали, что они полифаги на *Saussurea latifolia*, *Aquilegia glandulosa*, *Vupleurum aureum*. Жук, найденный в Канской степи, вероятно, питается на *Phlomis* sp.

При значительных экологических различиях предгорные и высокогорные популяции имеют и морфологические. Красное окаймление надкрылий и переднеспинки у предгорных жуков шире и более ярко окрашено, а у высокогорных оно в разной степени редуцировано. Высокогорные жуки кажутся намного мельче предгорных (рис. 2). Однако на самом деле сильно различаются по размеру предгорные популяции с левобережья (Калбинский хр.) и правобережья Иртыша (предгорья Алтая в Восточном Казахстане и Алтайском крае). Популяции же из предгорий и высокогорий собственно Алтая по размерам различаются незначительно (рис. 2).

Наличие двух форм, как у *Chrysolina poretzkyi* и *Cystocnemis gebleri*, мною также отмечено у листоедов *Chrysolina (Pleurosticha) gebleri* L.Medv., *Ch. (Taeniossticha) tuvensis* L.Medv. и *Ch. cyanella* Gebl. (= *teleuta* Jcbs.)

Внимание к *Ch. gebleri* при ревизии группы [12] привлекли противоречивые данные по его экологии. На Алтае он указывался для горной степи [13], а в Прибайкалье, по разным данным [13, 14, 15], либо в лесостепи, либо в степи, либо на заболоченных лугах в высокогорном поясе. Среди изученного нами материала большинство экземпляров было собрано на высотах 1900-3000 м, в альпийском (горно-тундровом), реже в субальпийском поясе. Очевидно, для *Ch. gebleri* также характерна высокогорно-предгорная дизъюнкция. В целом предгорная форма данного вида представлена более широкими и округлыми особями, а высокогорная – более узкими и продолговатыми, что особенно заметно на сериях с плато Укок (высоты до 3000 м) и Западного Саяна. Поскольку на Юго-Восточном Алтае лесной пояс в горах часто не выражен, то при анализе материала не обнаружилось заметного хиатуса, а непрерывный ряд переходов.

Вид *Ch. tuvensis* считался межгорно-котловинным, т.к. был обнаружен в Тувинской котловине, которой и были ограничены все известные находки. Эти жуки довольно широкие и с сильно расширенным дискальным пятном на надкрыльях. Однако совсем недавно этот вид был обнаружен на хр. Иджир (Зап. Саян близ северного края Тувинской котловины). Эта горная популяция отличается более узким телом и узким зачернением диска. По габитусу эти жуки

ближе к кавказскому *Ch. reitteri*, с которым *Ch. tuvensis* больше всего сближается в подроде.

Недавняя находка в высокогорьях Курайского хр. (верх. р. Ярлыамры) пока только одной самки, вероятнее всего, относящейся к *Ch. cyanella*, позволяет предположить наличие двух форм и у этого вида. Основной (предгорный) ареал *Ch. cyanella* сосредоточен вдоль Чуйского тракта в пределах наиболее засушливой части Центрального Алтая и в Лениногорской котловине Рудного Алтая. Экземпляр из высокогорий Курайского хр. отличается однотонно-зеленой окраской и ребровидно-выпуклыми четными междурядьями, тогда как ранее известные экземпляры фиолетовые или бронзовые, а все междурядья надкрылий у них одинаково умеренно выпуклые.

### Обсуждение

Генетическая связь между современными биоценозами степи и гольцового пояса давно известна, а некоторые из современных горных видов ранее могли быть типичными степными или, что более вероятно, крио-ксерофильными, а свой альпийский образ жизни выработали в связи с четвертичным поднятием гор [6]. Доказательством этому служит наличие близких родственников высокогорных видов в степях.

В горах Южной Сибири только в одном роде *Chrysolina* мною был выявлен ряд подродов и видовых групп (табл. 2), которые включают как высокогорные, так и степные виды. И здесь нужно обратить внимание на то, что степ-

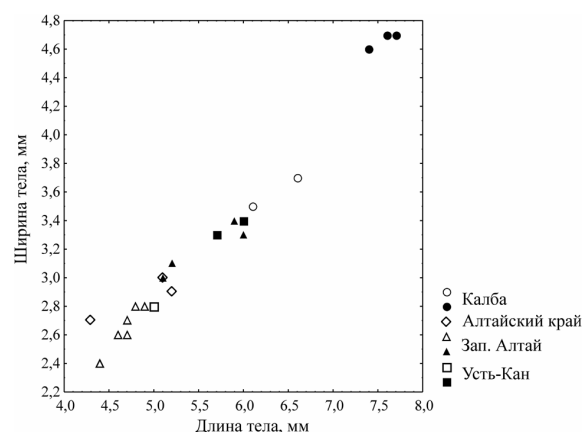


Рисунок 2. Размеры тела у *Cystocnemis discoidea* в предгорных (Калбинский хр. и Алтайский край) и высокогорных популяциях (Западный Алтай, окр. Усть-Кана). Светлые фигуры – самцы, темные – самки.

Таблица 2. Сочетание типов вертикального распространения в подродах и видовых группах *Chrysolina*

	Вертикальное распространение по ярусам			
	Высокогорный	Среднегорный	Низкогорный и предгорный	Межгорные котловины
Подр. <i>Chrysocrosita</i> Motsch.				
<i>Ch. jakowlewi</i> Wse., <i>Ch. concinna</i> Wse.				■
<i>Ch. sogdiorum</i> Wse., <i>Ch. spectabilis</i> Motsch.	■			
Подр. <i>Pezocrosita</i> Jcbs.				
Группа <i>Ch. (sahlbergiana)</i>				
<i>Ch. sahlbergiana</i> Jcbs.				■
<i>Ch. medvedevi</i> Lop.			■	
<i>Ch. hyperboreica</i> Mikh.	■			
Группа <i>Ch. (ordinata)</i>				
<i>Ch. ordinata</i> Gebl.			■	
<i>Ch. tibialis</i> Jcbs.				■
<i>Ch. undulata</i> Gebl.			■	■
<i>Ch. asperata</i> Lop.	■			

ные виды в данном случае не плакорные, а связаны с предгорьями или межгорными котловинами. То есть на уровне подродов и видовых групп возникает не равнинно-горная, предгорно-высокогорная дизъюнкция.

Разные видовые группы листоедов демонстрируют также разную степень дивергенции форм, тем самым представляя как бы временной срез результатов этого процесса. В табл. 2 представлены примеры видовой дифференциации. Пример дифференциации на уровне подвидов представляет *Chrysolina (Chalcoidea) brunnicornis* Weise: номинативный подвид – Чуе-Кобдосский высокогорный; в Тувинской котловине (абс. высота – 1100 м н.у.м.) обитает форма, описанная как *Ch. koshantschikovi* Jacobs.; в реликтовых степях Якутии на большом удалении от предыдущих обитает подвид *Ch. brunnicornis bermani* L. Medv. Характерно, что в ряду этих форм наблюдается заметное увеличение размеров: экземпляры из гор Юго-Западной Тувы (массив Монгун-Тайга) самые мел-

кие, а якутский подвид имеет самые крупные размеры тела. Особняком стоит еще один подвид – *Ch. brunnicornis vrangeli* Voron., который обитает на о. Врангеля и Чукотке. Этот арктический подвид мелкий, как и высокогорный.

С *Ch. brunnicornis* во многом сходен пример *Sternoplatys clementzi*, у которого при этом не произошло дифференциации на уровне подвидов. У видов, которым посвящена эта работа, также не сформировались систематически значимые различия. Но как же трактовать рассмотренные примеры? Известно [16], что сезонные расы у организмов, размножающихся в разное время года, расы, различные по кормовому растению у фитофагов, и расы, приуроченные к разным высотным поясам в горах, – все это примеры экологических рас. В случае рапсового листоеда наблюдаются все перечисленные признаки, в других случаях – хотя бы два последних.

Существование у рассмотренных видов как высокогорных, так и предгорных экологических рас непосредственно связано с формированием современной высотной поясности гор, а точнее, лесных поясов в среднегорье. На примере южноуральского вида *Ch. poretskyi* можно показать, как возникла высокогорно-предгорная дизъюнкция в его ареале.

В плейстоцене, в условиях холодной сосново-лиственнично-березовой лесостепи, лесной пояс в горах Южного Урала формировали разреженные лиственничники [17]. Они не могли эффективно изолировать горно-тундровые и степные ценозы, которые в результате стали смежными и содержали большое количество общих криофильных элементов. Популяции, которые населяют такие смежные, но различные биотопы, называются смежно-симпатрическими [16]. Образование таких популяций могло предшествовать высокогорно-предгорной дизъюнкции, которая возникла по мере потепления климата. Когда в среднегорьях сформировался обширный горно-таежный пояс, он полностью разделил ранее смежные горно-тундровые и петрофитно-степные ассоциации. Первые были вытеснены в высокогорный пояс, а вторые остались в предгорьях.

У *Entomoscelis adonidis* высокогорно-предгорная дизъюнкция произошла в результате сходного, но противоположного процесса. Среднеазиатские популяции этого вида начали осваивать ниж-

ние пояса гор в плиоцене – плейстоцене, но проникновению их в высокогорья препятствовал сплошной пояс горных лесов. Лишь в середине плейстоцена, когда лесной пояс стал фрагментироваться, были заселены и высокогорья [8].

Здесь уместно вспомнить, что любая территория, непригодная для обитания какого-либо вида, является одновременно и географической, и экологической преградой [5]. И здесь классические преграды (водные пространства, горы) не более эффективны, чем лесные массивы,

разделяющие безлесные пространства. Еще Майр [5] указывал, что пояса леса, разделяющие высокогорные зоны лугов в горах Новой Гвинеи, служат эффективными преградами между популяциями. В рассмотренных случаях высокогорные и предгорные формы одних и тех же видов листоедов так же эффективно изолированы. Но эволюционно небольшое время такой изоляции объясняет нечеткий морфологический hiatus, а соответственно и невысокий таксономический ранг этих форм.

**Список использованной литературы:**

1. Якобсон Г.Г. Матерьялы к познанию фауны листоедов Оренбургской губернии // Труды Русского энтомологического общества. 1897. Т. 30. С. 429-437.
2. Михайлов Ю.Е. О листоедах – эндемиках Урала, или что такое *Chrysolina poretzkyi* Jacobson (Coleoptera, Chrysomelidae) // Известия Челябинского научного центра. 2006. Вып. 1 (31). С. 114 – 118.
3. Баранов А.А. Пространственно-временная динамика биоразнообразия птиц Алтай-Саянского экорегиона и стратегия его сохранения / Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2007. 49 с.
4. Михайлов Ю.Е. Проблемы систематики аркто-альпийских таксонов на примере жуков-листоедов подрода *Pleurosticha* Motsch. рода *Chrysolina* Motsch. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомологические исследования в Северной Азии: Материалы VII Межрегион. совещ. энтомологов Сибири и Д. Востока в рамках Сиб. зоол. конф. Новосибирск: ИСНЭЖ СО РАН, 2006. С. 105-107.
5. Майр Э. Зоологический вид и эволюция: Пер. с англ. М.: Мир, 1968. 600 с.
6. Куренцов А.И. Высокогорная фауна Дальнего Востока и ее происхождение // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. Вып. 11. С. 1585-1600.
7. Медведев Л.Н. Листоеды МНР: Определитель. М.: Наука, 1982. 304 с.
8. Чикатунов В.И. Сравнительный фенетический анализ жилкования крыльев рапсового листоеда (*Entomoscelis adonidis*) в южной части горной Средней Азии // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 261-269.
9. Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с.
10. Лопатин И.К., Куленова К.З. Жуки-листоеды (Chrysomelidae) Казахстана: Определитель. Алма-Ата: Наука, 1986. 200 с.
11. Арнольди Л.В., Медведев Л.Н. Листоеды (Chrysomelidae) // Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969. С. 408-417.
12. Михайлов Ю.Е. К познанию подрода *Pleurosticha* Motschulsky, 1860 (Coleoptera, Chrysomelidae, *Chrysolina*). 2. Виды с южного края ареала // Евразийский энтомолог. журн. 2007. Т. 6. Вып. 3. С. 255-264.
13. Дубешко Л.Н., Медведев Л.Н. Экология листоедов Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1989. 224 с.
14. Дубешко Л.Н. Листоеды Приморского хребта на Байкале // Фауна и экология насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1973. С. 152-170.
15. Дубешко Л.Н., Медведев Л.Н. Листоеды Средней Сибири // Фауна насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1974. С. 105-146.
16. Грант В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории: Пер. с англ. М.: Мир, 1991. 488 с.
17. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург – Миасс: «Геогур», 2005. 537 с.