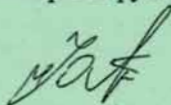


Уважаемому
Александрю Георгиевичу
от автора

На правах рукописи



МИХАЙЛОВ Юрий Евгеньевич

**СПЕЦИФИКА ГОРНЫХ ФАУН ФИЛЛОФАГОВ
НА ПРИМЕРЕ ЖУКОВ-ЛИСТОЕДОВ (COLEOPTERA,
CHRYSOMELIDAE) УРАЛА И ГОР ЮЖНОЙ СИБИРИ**

03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва - 2010

Работа выполнена в Государственном образовательном учреждении
высшего профессионального образования
"Уральский государственный лесотехнический университет"

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, доцент
ЮРКИНА Елена Вениаминовна

доктор биологических наук
МЕДВЕДЕВ Лев Никандрович

доктор биологических наук,
профессор
ЧЕРНЫШЕВ Владимир Борисович


Ведущая организация: Институт систематики и экологии
животных СО РАН

Защита состоится "22" декабря 2010 г. в 10 ч. 30 мин на заседании
диссертационного совета Д 212.146.01 при Государственном образова-
тельном учреждении высшего профессионального образования "Москов-
ский государственный университет леса" по адресу: 141005, Московская
обл., г. Мытищи, ул. 1-я Институтская, 1, в зале заседаний Ученого совета
университета (ауд. 1222).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ГОУ ВПО МГУЛ

Автореферат разослан "3" ноября 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
канд. биол. наук, доцент



Т.В. Шарапа

Актуальность исследования

Горы, которые занимают около 20% территории России, относятся к
важнейшим экосистемам планеты [Повестка дня ..., 1993]. Ключевая со-
ставляющая стратегии устойчивого развития горных регионов – сохране-
ние биологического разнообразия. Одной из проблем на этом пути остае-
тся недостаточная изученность биоты гор [Köper et al., 2001; Большаков,
2004], и наибольшие пробелы остаются в существующих базах данных по
беспозвоночным животным. В этой ситуации приоритетны таксоны с наи-
большим видовым богатством и функциональным значением, к которым
относятся насекомые-фитофаги. Среди них жуки-листоеды (Chrysomelidae)
в мировой фауне насчитывают не менее 50 000 видов [Jolivet & Verma,
2002]. Хотя в горах фитофаги по видовому богатству уступают зоофагам,
особенно жужелицам, целый ряд видов листоедов не только связан с рас-
тениями-эпифиторами высокогорных биоценозов, но и относится к клю-
чевым потребителям живого напочвенного покрова.

Жуки-листоеды, при достаточно хорошей изученности в России в це-
лом, в горных регионах изучены еще недостаточно [Дубешко, Медведёв,
1989], как и вся горная энтомофауна [Крыжановский, 2002]. Как показал
пример Урала и Южной Сибири, именно горные фауны листоедов, по раз-
ным причинам, оказались средоточием целого ряда проблем, требующих
решения. Среди них неполнота и неравномерность изученности видовой
разнообразия на исследуемой территории; нерешенные таксономические
проблемы практически во всех родах горных листоедов; слабая изучен-
ность экологии и неясность особенностей распространения большинства
видов из-за фрагментарности находок. Всё это последние десятилетия усуг-
убилось отставанием в степени изученности листоедов России и других
стран СНГ по сравнению со странами ЕС и Японией, где значительному
прогрессу в вопросах их систематики и филогении способствуют углуб-
ленные исследования пищевой специализации, молекулярной генетики и
цитогенетики, биохимии защитных веществ.

Цель данного исследования: на основе анализа комплекса адаптаций
к горным условиям, особенностей трофических связей и вертикального
распределения выяснить особенности и пути формирования фаун листое-
дов гор Урала и Сибири. Для этого были поставлены следующие задачи:
изучить основные адаптации листоедов к условиям высокогорий; выяснить
трофические связи листоедов в горах; изучить вертикальное распределение
листоедов и выяснить их роль в консорциях филофагов; выявить таксо-
номический состав фаун листоедов исследованных территорий с учетом
новейших достижений систематики; найти место горных видов в филоге-
нетической системе Chrysolinina; выявить закономерности пространствен-

ного распределения листоедов на изученной территории и провести зоогеографический анализ.

Теоретическая значимость и научная новизна. Впервые подробно картированы ареалы всех известных видов, характерных для гор Урала и Южной Сибири. Впервые в фауне России выявлено присутствие специализированного высокогорного рода *Oreomela* Jcbs., сибирские виды которого (*O. dudorum* Mikhailov, 2007, *O. tuvensis* Mikhailov, 2007, *O. romantsovi* Mikhailov, 2007) оказались новыми для науки. Описаны 2 новых подрода *Chrysolina*: *Altailina* Mikhailov, 2000, эндемичный для Западного Алтая, и *Jeanclaudia* Mikhailov, 2009. Всего в процессе данного исследования описано 19 новых для науки видов и 5 подвидов, что составляет около ¼ всех известных на территории характерных горных видов. Кроме указанных выше это *Cryptocephalus* (s. str.) *zejensis* Mikhailov, 1999, *Chrysolina* (*Pleurosticha*) *uraltuvensis* Mikhailov, 2000, *Ch. (Altailina) dudkoi dudkoi* Mikhailov, 2000, *Ch. (Altailina) dudkoi ivanovskiana* Mikhailov, 2000, *Ch. (Altailina) capricornus* Mikhailov, 2000, *Ch. (Altailina) kholsunica* Mikhailov, 2001, *Ch. (Pezocrosita) ulugkhemica* Mikhailov, 2002, *Ch. (Pezocrosita) erzinica* Mikhailov, 2002, *Ch. (Pezocrosita) hyperboreica* Mikhailov, 2002, *Ch. (Timarchoptera) lomakini* Mikhailov, 2003, *Ch. (Timarchoptera) soiota khakassa* Mikhailov, 2003, *Ch. (Anopachys) sundukovi* Mikhailov, 2006, *Ch. (Pleurosticha) arctoalpina* Mikhailov, 2006, *Ch. (Pleurosticha) tolli kodarensis* Mikhailov, 2006, *Ch. (Pleurosticha) lagunovi* Mikhailov, 2006, *Ch. (Pleurosticha) mordkovitschi* Mikhailov, 2007, *Ch. (Pleurosticha) novozhenovi* Mikhailov, 2007, *Ch. (Pleurosticha) romani romani* Mikhailov, 2007, *Ch. (Pleurosticha) romani burjatika* Mikhailov, 2007, *Crosita altaica kalbensis* Mikhailov, 2009, *Chrysolina (Pezocrosita) tatianae* Mikhailov, 2010. Все таксоны кроме двух последних, описанных после 2008 г., вошли в новый каталог палеарктических жесткокрылых [Löbl, Smetana, 2010]. Для 11 видов впервые выяснены кормовые растения, у 4 видов описаны ранее не известные личинки, и у всех характерных горных видов изучены типы. Впервые в родах *Chrysolina* и *Oreomela* изготовлены препараты полностью вывернутого внутреннего мешка эдегуса, разработана терминология для их характерных элементов, и эти признаки использованы для решения сложных систематических ситуаций.

Существенно переработана и дополнена подродами, эндемичными для гор Северной и Центральной Азии, филогенетическая система *Chrysolinina*, основанная на взаимосвязи между хромосомными числами видов и их пищевой специализацией. Благодаря сотрудничеству с проф. Э. Петитьером (E. Petitpierre) из Университета Балеарских островов (Испания) впервые для целого ряда подродов выяснены кариотипы и выделены последовательности COII и 16S митохондриальной ДНК. Впервые получе-

ны электронные микрофотографии скульптуры хориона *Chrysolina (Timarchoptera) haemochlora* Gebl., *Ch. (Crositops) kabaki* Lop., *Ch. (Crositops) pedestris* Gebl., *Ch. (Ovosoma) susterai* Bech. и *Cystocnemis discoidea* Gebl.

Практическая значимость работы. Исследования частично проводились в рамках международных программ: в 1999-2000 гг. в составе рабочей группы по изучению горного биоразнообразия в Европе (ALPNET), с 2000 г. по настоящее время – по программе DIVERSITAS "Всемирная оценка горного биоразнообразия" (GMBA), и с 2008 г. по настоящее время – в энтомологической части программы GLORIA (GLobal Observation Research Initiative in Alpine environments). В результате для в обзорной монографии ALPNET "Alpine biodiversity in Europe", была написана глава по беспозвоночным Урала [Mikhailov, Olschwang, 2003]. Материалы картирования ареалов изученных видов листоедов пригодны для формирования баз данных с географической привязкой, аккумулируемых Интернет – порталом горного биоразнообразия GMBA (MBP) и Всемирным информационным порталом по биоразнообразию GBIF (Global Biodiversity Information Facility). Данные по распространению и экологии также могут быть использованы для включения в региональные базы данных Урала и Алтае-Саянского региона, составления каталогов и списков фауны соответствующих субъектов РФ.

Полученные результаты были использованы при разработке специальной дисциплины "Биоресурсы горных территорий", учебно-методический комплекс которой был подготовлен в рамках Инновационной образовательной программы Уральского государственного университета им. А.М. Горького в 2008 г. Результаты также используются при чтении дисциплин "Энтомология" и "Биогеография" в Уральском государственном лесотехническом университете.

Основные положения, выносимые на защиту

В основе специализации листоедов к условиям высокогорий Урала и Сибири лежит приспособление к короткому вегетационному сезону, чему способствуют как адаптивные особенности фенологии и жизненного цикла, терморегулирующее поведение, так и ряд морфологических адаптаций.

Поскольку характерные горные таксоны листоедов не формируют отличных от равнинных трофогенетических групп и не концентрируются в определенных эволюционных линиях в подтрибе *Chrysolipina*, то это указывает на разное время и разные пути заселения гор.

В консорциях филофагов листоеды представлены по всей вертикальной трансекте, но высотно-поясная смена растительности обуславливает выделение грушировок альпийских, монтаных, высокогорно-предгорных, низкогорных и межгорно-котловинных видов, которые положены в основу типологии ареалов.

Фауны листоедов гор Урала и Сибири богаче и разнообразнее, чем считалось ранее, на их формирование через высотную поясность влияет широтно-зональное и секторное расположение гор.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались и обсуждались на XI съезде Русского энтомологического общества (С.-Петербург, 1997 г.), VI Европейском энтомологическом конгрессе (Ческе Будеевице, Чехия, 1998 г.), конференциях рабочей группы по изучению горного биоразнообразия Европы ALPNET (Инсбрук, Австрия, 1999 г. и Каргезе, Франция, 2000 г.), учредительной конференции программы Всемирной оценки горного биоразнообразия GMBA (Риги-Кальтбад, Швейцария, 2000 г.), международной конференции GMBA-DIVERSITAS "Разнообразие горных беспозвоночных: функциональные индикаторы и долгосрочный мониторинг" (Обергургл, Австрия, 2002 г.), всероссийской конференции, посвященной 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, 2004 г.); XXII Всемирном конгрессе IUFRO "Forests in the Balance: Linking Tradition and Technology" (Брисбен, Австралия, 2005 г.), международной конференции "Влияние изменений климата на бореальные и умеренные леса" (Екатеринбург, 2006 г.), Первых чтений памяти О.А. Катаева "Вопросы динамики численности насекомых-дендрофагов" (С.-Петербург, 2007 г.), Стратегической конференции COST "Глобальные изменения климата и устойчивое развитие в горных регионах" (Инсбрук, Австрия, 2008 г.), научном семинаре координационного совета программы GLORIA (Вена, Австрия, 2008 г.), семинаре лаборатории Сибирский зоологический музей ИСиЭЖ СО РАН (Новосибирск, 2010 г.), международной конференции GMBA-DIVERSITAS "Функциональное значение горного биоразнообразия" (Шандолин, Швейцария, 2010 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 54 работы, включая главу в коллективной монографии, вышедшей в издательстве Springer и 12 статей в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Личный вклад автора. Автору принадлежит постановка задач и выбор методов исследования, сбор части изученного материала (другая часть материала собрана коллегами, указанными в Гл. 2), изучение материала из музейных коллекций, определение видовой принадлежности всего изученного материала, анализ и интерпретация результатов.

Структура и объем диссертации. Основной текст изложен на 293 стр. и состоит из введения, 8 глав, выводов и списка литературы (303 источника, из них 121 на иностранных языках), содержит 91 рисунок и 31 таблицу. В приложении (отдельный том) на 168 стр. дан каталог характерных горных видов и распределение их по ключевым участкам.

Благодарности. Неопенимую помощь в экспедициях мне оказали В.А. Козлов, А.В. Звозников, А.А. Герасимов, П.А. Моисеев, А.В. Иванов

(Екатеринбург), бывшие студенты УГЛТУ Н. Низаметдинов и Д. Шубин, аспирант УрГУ В. Сапронов. Данные по цитогенетике и молекулярной генетике были получены благодаря многолетнему сотрудничеству с проф. Э. Петитпьером (E. Petitpierre, Университет Балеарских островов, Испания), а исследования по филогеографии бореомонтанных видов осуществлены совместно с д-ром П. Мардулиным (P. Magdaly, Свободный университет Брюсселя, Бельгия). Благодаря сотрудникам Ботанического сада УрГУ Г.П. Федосеевой и Т.Ф. Оконешниковой удавалось подбирать кормовые растения для содержания листоедов в садах. Я выражаю искреннюю признательность всем коллегам, предоставившим материал для изучения, и кураторам музейных коллекций, перечисленным в Гл. 2. Завершение настоящего исследования стало возможным благодаря поддержке руководства и коллег по Уральскому государственному лесотехническому университету: ректора, проф. В.А. Азарёнка, проректора по науке, проф. С.В. Залесова, декана ЛХФ, проф. З.Я. Нагимова, ректора Малой лесной академии А.В. Капралова, проф. В.А. Крючкова, доцента А.Я. Зюсько. Отдельная благодарность моей супруге Татьяне за понимание и поддержку все эти годы.

Работа была частично поддержана грантом содействия международному сотрудничеству Университета Балеарских о-вов в 2006 г., грантами Немецкого научно-исследовательского объединения (DFG) в 2007 и 2009 гг., Фондом охраны природы MAVA (Швейцария) в рамках программы GLORIA в 2008 г.

Глава 1. История и состояние изученности фауны листоедов гор Урала и Южной Сибири

История изучения фауны листоедов Урала и состояние ее изученности, которые кроме работ автора [Михайлов, 1997, 2006e] ранее нигде не освещались, изложены в данной главе. Сводки по истории изучения листоедов Сибири имеются [Медведев, 1985; Дубешко, Медведев, 2004], но в соответствующем разделе диссертации особое внимание уделено горным районам, приведены маршруты наиболее значимых экспедиций и виды, описанные по их материалам, охарактеризован вклад отдельных исследователей. Значительный этап современного изучения листоедов Азиатской территории России ознаменовался выходом в свет обобщающей сводки по экологии [Дубешко, Медведев, 1989] и определителей по Сибири [Медведев, Дубешко, 1992] и Дальнему Востоку [Медведев, 1992]. Однако материал из горных областей, изученный при подготовке указанных работ, был ограничен и не позволял точно охарактеризовать ни ареалы горных форм, ни их экологию. Кроме того, за последние десятилетия появилось много новшеств в систематике листоедов.

Глава 2. Материал и методика исследований

В основу представленной работы были положены результаты многолетних (1991–2008 гг.) исследований автора. В пределах Уральской горной страны (рис. 1) в 1995 г. были обследованы горы Мугоджары, с 1996 по 2008 гг. неоднократно посещались массив Иремель, хр. Таганай, Нургуш, Зигальга (Южный Урал), в 2000 и 2006–07 гг. – Конжаковско-Серебрянский массив (Северный Урал), и в 2008 г. были обследованы г. Сланцевая и массив Поуркеу (Полярный Урал).

В Алтае-Саянской горной стране (рис. 2) в 1995–1996 гг. при участии в проектировании НП "Бельсу" мной была подробно обследована значительная часть Кузнецкого Алатау (от долины р. Томь до хр. Скалистые Горы в верх. р. Б. Тумуяс). В Горном Алтае маршруты охватили р-н Телецкого озера (1991 г.), хр. Иолго (1993 г.), массив г. Красная, Канскую степь (2005 г.), Курайский хр., Южно- и Северо-Чуйский хр., массив Талдуайыр (2006 г.), Курайскую и Чуйскую степи (2006 г.). В 2000 - 2004 гг. были организованы 4 экспедиции в Восточно-Казахстанскую обл., в результате которых были обследованы хребты Ивановский, Убинский, предгорья Холзуна, Нарымский, Сарым-Сакты, Тарбагатай Алтайский, Азутау, Саур, Калбинское нагорье, Зайсанская и Нарымо-Бухтарминская впадины.

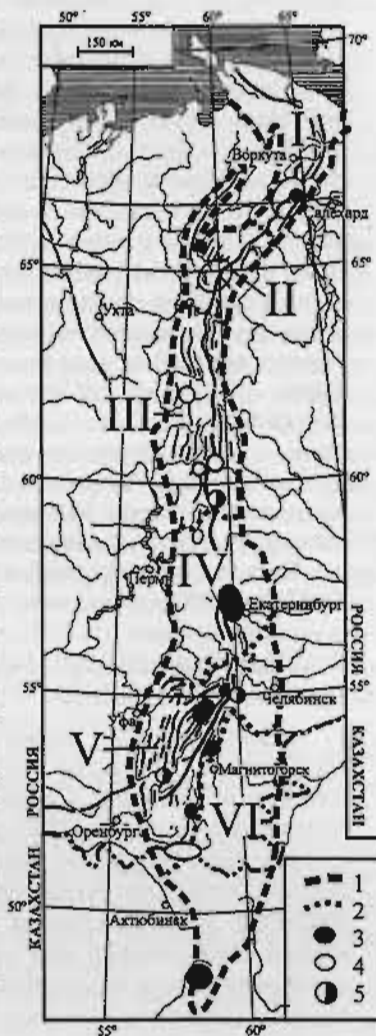


Рис. 1. Обследованные районы в Уральских горах. 1 – границы Уральской горной страны; 2 – границы физико-географических областей [по Макуниной, 1974]: I – Полярный Урал, II – Приполярный Урал, III – Северный Урал, IV – Средний Урал, V – Южный Урал, VI – Урало-Мугоджарская; 3 – собственные сборы автора; 4 – изученные сборы других коллекторов; 5 – районы, совмещающие 3 и 4.

В Туве в 1997 и 1999 гг. были обследованы хр. Хорумнуг-Тайга, Вост. Танну-Ола, массив Монгун-Тайга и север Убсунурской колонины, а в 2002 г. маршруты охватили Алашское нагорье, Тувинскую и Минусинскую котловины. В Западном Саяне в 1999 и 2002 гг. посещались хр. Кулумыс, Моныш, Сайлыг-Хем-Тайга.

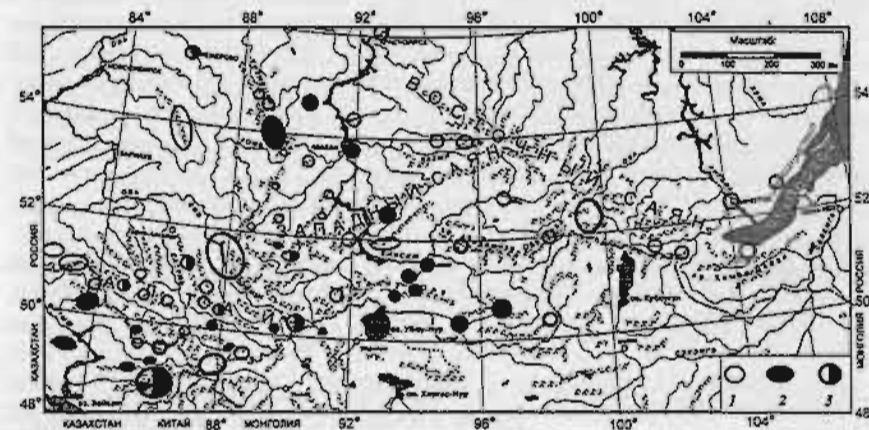


Рис. 2. Обследованные районы Алтае-Саянской горной страны. 1 – районы, откуда изучены сборы других коллекторов; 2 – районы собственных сборов; 3 – районы, совмещающие 1 и 2.

Проблему неравномерности изученности территории помогли решить обширные материалы, регулярно собираемые в высокогорьях Южной Сибири Р.Ю. Дудко, И.И. Любечанским, В.К. Зинченко, С.Э. Чернышевым, А.А. Легаловым и другими сотрудниками ИСиЭЖ СО РАН (Новосибирск), Д.Е. Ломакиным (Тюмень), А.Е. Бриневым, А.В. Маталиным (Москва), на Урале – А.И. Ермаковым (Екатеринбург) и А.В. Лагуновым (Миасс). Также были обработаны сборы А.Г. Менщикова, Ю.А. Шевнина, И.Б. Головачева (Екатеринбург), А.А. Атучина (Кемерово), Ю.Н. Сундукова (Лазовский заповедник, с. Лазо), Б.М. Катаева и А.Г. Коваля (С.-Петербург). Фрагментарность и рассеянность коллекционного материала, ограниченная доступность некоторых типов – еще одна из проблем, которая была решена. Изучить обширный материал, в первую очередь типовой, помогли кураторы музейных коллекций Б.А. Коротяев (Зоологический институт РАН, С.-Петербург), Н.Б. Никитский (Зоомузей МГУ, Москва), К.В. Макаров (Московский педагогический госуниверситет), С.Э. Чернышев (Сибирский зоологический музей, Новосибирск), Г.Ш. Лафер (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток), Н.Г. Ерохин (Зоомузей

Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург), N. Berté (Национальный музей естественной истории, Париж, Франция), E. Sprecher (Базельский музей естеств. истории, Швейцария), H. Schoenmann (Венский музей естеств. истории, Австрия), B. Viklund (Шведский музей естеств. истории, Стокгольм), R. Danielsson (Энтомологический музей Лундского университета, Швеция), H. Silfverberg (Зоомузей Университета Хельсинки, Финляндия), J. Frisch (Музей естествознания Университета им. Гумбольдта, Берлин, Германия), K.- D. Klass (Дрезденский зоологический музей, Германия), L. Zerche (Немецкий энтомологический институт, Мюнхенберг), W. Schawaller (Штутгартский музей естествознания, Германия), M. Baehr (Мюнхенский зоологический музей, Германия), O. Merkl, Gy. Szél (Венгерский музей естеств. истории, Будапешт), Ge Si-Qin (Зоологический институт АН КНР, Пекин). Был изучен также материал из частных коллекций А.А. Атучина (Кемерово), А.О. Беньковского (Зеленоград), А. Коршунова (Кемерово), И.К. Лопатина (Минск, Белоруссия), Л.Н. Медведева (Москва), Ф.В. Меляха (Екатеринбург), П.В. Романцова (С. - Петербург), M. Bergeal (Версаль, Франция), J. Bezdék (Брно, Чехия), L. Borowiec (Вроцлав, Польша), J.-C. Bourdonne (Леспару, Франция), M. Daccordi (Верона, Италия), H. Kirpenberg (Герцогенаурах, Германия), E. Petitpierre (Пальма де Майорка, Испания), A. Warchalowski (Вроцлав, Польша), M. Zuber (Космоноссы, Чехия). Всего в процессе работы изучено около 5000 экземпляров листоедов из горных регионов Урала и Сибири.

При сборе материала использовались методы кошения энтомологическим сачком, ручной сбор с кормовых растений (в т.ч. в сумерках с фонарем), выборка из-под камней и укрытий, из верхнего слоя почвы и моховой дернины у корней кормовых растений, почвенные ловушки. Параллельно со сбором в морилки с этилацетатом часть экземпляров помещалась в садки для выяснения кормовых растений и получения яиц и личинок, которые частично фиксировались в каждом из возрастов для описания, частично оставались для дальнейшего окукливания. Для исследований по цитогенетике и молекулярной генетике часть собранных жуков помещали в 96% этанол, а отпрепарированные в полевых или лабораторных условиях семенники – в смесь этанола и ледяной уксусной кислоты (3:1). Дальнейшая работа с этим материалом проводилась по стандартным методикам [Petitpierre, 1999; Gomez-Zurita et. al., 2000] проф. Э. Петитпьером (E. Petitpierre) с сотрудниками в лаборатории генетики Университета Балеарских островов (Испания), где в 2006 г. автор в течение месяца осваивал данные методики. Для определения кормовых растений жуков-листоедов использованы методы, подробно описанные у Л.Н. Медведева и Е.Я. Рогинской [1988], с некоторыми модификациями.

Внешняя морфология жуков и личинок изучалась под бинокулярным микроскопом при различных увеличениях. При изучении строения центральной поверхности лапок и хориона яиц использовался сканирующий электронный микроскоп (сделано около 100 фотографий).

В процессе работы были использованы оригинальные методики учета высотной изменчивости консорций филофагов [Михайлов, 2008] и мониторинга видового состава сообществ беспозвоночных горных вершин [Mikhailov, 2009]. Чтобы избежать системной ошибки при выделении цветоморф на основе международной шкалы оттенков для цветных камней "GemSet"® Геммологического института Америки (GIA) мной была составлена и в дальнейшем использовалась стандартная шкала цветоморф для металлически окрашенных жуков [Михайлов, 2007а; Mikhailov, 2008].

Для исследования влияния факторов среды на частоту цветоморф модельных видов использовался факторный анализ совместно с регрессионным и корреляционным анализом. Для оценки сходства фаун и построения дендрограмм применялся кластерный анализ на основе коэффициента Шимкевича-Симпсона по методу невзвешенных парных групп по средним величинам. Использовались программы Excel и Statistica for Windows.

Глава 3. Физико-географическая характеристика и природные условия в горах Урала и Южной Сибири

Глава включает три раздела, в которых дана 1) физико-географическая характеристика Уральской и Алтае-Саянской горных стран, их подразделение на области и провинции; 2) характеристика горного климата и обзор климата Урала и гор Южной Сибири; 3) характеристика их высотной поясности. Урал и горы Южной Сибири вместе представляют срез практически всего разнообразия природных условий Северной Азии. Физико-географические особенности Уральской горной страны изменяются в меридиональном направлении, что отражено в расчленении ее на 6 областей (рис. 1). Горы Южной Сибири в работе рассматриваются как трансграничная территория в трактовке Г.С.Самойловой с соавт. [2008], подразделяемая на 4 физико-географических страны и 8 ландшафтных областей (рис. 3). Пять из них (1-5) относятся к Алтае-Саянской горной стране.

Глава 4. Особенности жизненных циклов и эволюционные адаптации листоедов к условиям высокогорий

Специфика климатических условий высокогорий отражается в краткости вегетационного сезона. Общая адаптивная стратегия насекомых к таким условиям включает быстрый рост преимагинальных фаз и сокращение общей продолжительности цикла развития за счет его упрощения и даже выпадения отдельных элементов.

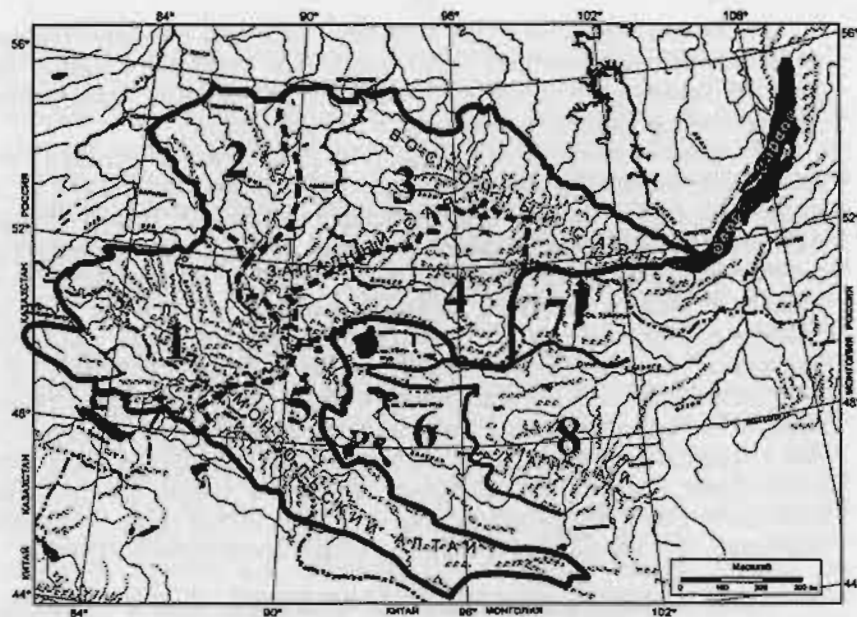


Рис. 3. Границы Алтае-Саянской горной страны (сплошная линия) и ее ландшафтных областей (пунктирные линии): 1 - Алтайской, 2 - Кузнецко-Салаирской, 3 - Саянской, 4 - Тувинской, 5 - Монгольского Алтая. Сопредельные физико-географические страны: 6 - Центрально-Монгольская, 7 - Байкальская рифтовая, 8 - Хангае-Хэнтейская [по Самойловой и др., 2008].

Большинство листоедов откладывают яйца, одетые более или менее плотной оболочкой – хорионом. Микроскульптура его наружного слоя используется в овотаксономии, но у сибирских и центральноазиатских видов она еще не изучалась. В работе впервые представлены фотографии микроскульптуры хориона *Chrysolina (Timarchoptera) haemochlora* Gebl., *Ch. (Crositops) kabaki* Lop., *Ch. (Ovosoma) susterai* Bech. и *Cystocnemis discoidea* Gebl. Эти виды демонстрируют все известные типы микроскульптуры, а их небольшое количество связано с тем, что в горах многие виды переходят к живорождению (в широком смысле, включающем и яйцезиворождение). Это одна из важнейших адаптаций, сокращающая жизненный цикл. У листоедов живорождение известно только в подсем. Chrysomelinae, в шести родах, из которых в регионе обитают *Chrysolina*, *Oreina*, *Gonioctena*. Дополнительно живорождение отмечено в роде *Oreothassa* (*O. martjanovi*) и подтверждено в садках для ряда видов *Chrysolina*.

Для приспособления к изменениям физико-химических свойств листьев в течение сезона у филлофагов в высокогорьях сформировались три группировки [Михайлов, 2008а; Ермаков, 2009]: 1) весенне-летняя (конец мая – июнь), 2) летняя (июль – начало августа) и 3) летне-осенняя (август – сентябрь). По времени появления они отличаются от равнинных и ближе к субарктическим. В весенне-летних консорциях доминирует гильдия листогрызущих, а в ней – листоеды-дендробионты: *Syneta betulae*, *Gonioctena* spp. (*G. pallida*, *G. quinquepunctata*, *G. arctica*), *Chrysomela lapponica* и *Phratora polaris*. Все эти виды питаются молодой весенней листвой, которая как ценный кормовой ресурс обеспечивает быстрое развитие личинок, но существует ограниченное время. Отсюда более ранний выход имаго с мест зимовки и откладка яиц на распускающиеся листья или даже на голые ветки и почки. Примером жизненного цикла листоеда-дендробионта в горах служит *Gonioctena pallida* (табл. 1).

Таблица 1.

Календарь развития *Gonioctena pallida* в горах Северного Урала

май		июнь			июль			август			сентябрь	
П	Ш	І	ІІ	ІІІ	І	ІІ	ІІІ	І	ІІ	ІІІ	І	ІІ
(Ж)	(Ж)	(Ж)	Ж	Ж	Ж							
			Л	Л	Л							
					К	К	К	К				
								Ж	Ж	Ж	(Ж)	(Ж)

Обозначения: Л – личинки, К – куколки, Ж – жуки (ямаго), эти же буквы в скобках обозначают зимующие стадии.

Листоеды могут также расти достаточно быстро и на травянистых растениях, но этот кормовой ресурс содержит большое разнообразие защитных веществ [Богачева, 1995]. Большую роль играет систематическое положение растений. На сложноцветных питаются оба сибирских вида рода *Oreina* Chevг. Различия фенологии популяций *O. sulcata* из нижних и верхних поясов обнаружил М.М. Долгин [1978] в Северо-Восточном Алтае, а наши собственные сборы во многих точках ареала этого вида позволили уточнить и составить календари развития. Календарь развития эндемичного для Западного Алтая листоеда *Chrysolina (Altailina) dudkoi* Mikh. в горно-таежном и субальпийском поясе (табл. 2) соответствует таковому низкогорных популяций *O. sulcata* (зимует имаго, однолетняя генерация), а в горно-тундровом поясе наблюдается двухлетняя генерация (табл. 3). Эти же варианты жизненного цикла характерны для южносибирских видов из подродов *Heliostola* Motsch. (*Ch. gibbipennis* Fald. и *Ch. katonica* Lop.) и *Bechynia* Bourd. (*Ch. substrangulata* Bourd. (= *montana* auct. nec Gebler).

Таблица 2.

Календарь развития *Chrysolina dudkoi* в горно-таежном и субальпийском поясе

май		июнь			июль			август			сентябрь	
II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II
(Ж)	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж					
		Л	Л	Л	Л	Л	Л	Л				
					К	К	К	К				
					Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	(Ж)

Таблица 3.

Календарь развития *Oreina sulcata basilea* в высокогорьях

	май		июнь			июль			август			сентябрь	
	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II
I год	(Ж)	(Ж)	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж					
год					Л	Л	Л	Л	Л	Л	(Л)	(Л)	(Л)
II год	(Л)	(Л)	Л	-Л	Л								
год					К	К	К	К					
								Ж	Ж	Ж	(Ж)	(Ж)	(Ж)

Поскольку роды *Chrysolina* и *Oreina* наиболее близки в своей подтрибе [Kirpenberg, 2010], то сходство их жизненных циклов закономерно. Ранее, универсальной сезонной стратегией степных, горно-степных и петрофильных видов рода *Chrysolina*, согласно Л.Н. Дубешко и Л.Н. Медведеву [1989], считался однолетний цикл развития с зимующей личинкой. Пример такого цикла представляет эндемик Минусинской котловины *Chrysolina sahlbergiana* (Табл. 4.).

Таблица 4.

Календарь развития *Chrysolina sahlbergiana*

май		июнь			июль			август			сентябрь	
II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II
Л	Л											
	К	К	К									
	Ж	Ж	(Ж)	(Ж)	(Ж)	Ж	Ж	Ж	Ж			
					Я/Л	Я/Л	Л	Л	Л			

Обозначения: Я/Л – яйцезиворождение, Л – личинки, К – куколки, Ж – жуки (имаго), эти же буквы в скобках обозначают диапаузирующие стадии.

Из подрода *Pleurosticha* до сих пор был подробно изучен [Khruleva, 1996] только жизненный цикл арктического вида *Ch. cavigera* Sahlb., у которого имаго могут отрождать две когорты личинок за сезон. Собственные целенаправленные сборы на Северном и Южном Урале в период с 1999 по 2008 гг. высокогорного эндемика *Ch. (Pleurosticha) lagunovi* Mikh., содержание жуков и личинок в садках и сопоставление этих наблюдений с тем, что было известно о родственном арктическом виде, позволило составить календарь развития этого вида (табл. 5).

Таблица 5.

Календарь развития *Chrysolina lagunovi* (Северный Урал)

	май		июнь			июль			август		
	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	
I год / I когорта	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	Ж					
				Я/Л	Я/Л	Л ₁₂	Л ₂₃	Л ₃₄	Л ₃₄	Л ₄	
II год / II когорта	Л ₄	Л ₄	Л ₄	Л ₄ /К	К	К	К	К			
						Ж	Ж	Ж	Ж	Ж	
III год	Л ₁₂	Л ₁₂	Л ₁₂	Л ₂₃	Л ₃₄	Л ₄ /К	К	К			
								Ж	Ж	Ж	

Обозначения как в табл. 4, серой заливкой показаны периоды отрождения ранней и поздней когорты личинок.

Таким образом, у горных видов листоедов представлены все типы цикла развития, выделяемые Л.Н. Дубешко и Л.Н. Медведевым [1989]: I (однолетняя генерация, зимует имаго), II (однолетняя генерация, зимуют яйца), III (однолетняя генерация, зимуют личинки) и IV (двухлетняя генерация, зимует личинка, затем имаго). У ряда видов *Chrysolina* и *Oreina*, заселяющих несколько высотных поясов, в горно-тундровом поясе происходит смена типа цикла с I на IV, а у горно-степных *Chrysolina* – также с III на IV. Все обитающие в горах дендробионты имеют однолетний цикл развития I-го типа, т.к. только он синхронизирован с фенологией их кормовых растений. К новому типу V нужно отнести цикл развития, который наблюдается в двух подродах *Chrysolina*: *Pleurosticha* и *Arctolina*. При нем достигается наиболее сложная демографическая структура популяций, когда сосуществуют личинки двух когорт и имаго разных генераций, а зимуют одновременно личинки разных возрастов и имаго. Такая популяционная структура позволяет листоедам лучше выживать в неблагоприятных условиях и достигать высокой численности.

4.3. Этологические адаптации

Выявлены особенности терморегулирующего поведения у разных жизненных форм листоедов. Хортобионты (оба вида *Oreina* и ряд видов *Chrysolina*) активны только днем в теплую и солнечную погоду, а в облачную погоду и ночью впадают в оцепенение. Среди герпетобионтов дневная активность характерна для самых высокогорных листоедов из рода *Oreomela* и дендробионтов из родов *Gonioctena* и *Chrysomela*. Большинство листоедов-герпетобионтов активно в сумерках, примерно с 20.00, хотя в пасмурную погоду и после дождя могут выходить из моховой дернины на кормовые растения между 17.00 и 18.00 и раньше. Такая суточная активность характерна для *Chrysolina*, обитающих в горных тундрах, а также *Chrysolina* и *Crosita* из межгорных котловин Южной Сибири.

Иногда листоеды обнаруживаются под камнями, однако облигатными петрофилами не являются, т.к. чаще всего эти находки объясняются тем, что у боковой поверхности камня растет кормовое растение.

Ряд видов равнинно-горных листоедов в высокогорьях вынужден менять свою этиологию. Обычно хорошо летающий *Chrysomela collaris* в горах утрачивает способность к полету. Переходя на стелющиеся виды ив, горно-тундровые популяции *Ch. collaris*, как и *Gonioctena arctica* фактически представлены уже не дендробионтами, а "дендрогерпетобионтами".

Глава 5. Морфологические адаптации

5.1. Изменения размеров и формы тела

На материале высокогорно-предгорных видов *Chrysolina (Arctolina) poretzkyi* Jcbs., *Ch. (Taeniossticha) tuvensis* L.Medv., *Ch. (Pleurosticha) gebleri* L.Medv., *Cystocnemis discoidea* Gebl. (рис. 4) показано, что высокогорные формы в отличие от предгорных мельче, уже и более уплощены. Это наиболее наглядные примеры выявления высокогорной специализации.

У некоторых равнинно-горных видов (*Chrysolina marginata* L., *Galeruca jucunda* Fald.) также происходит уменьшение среднего размера особей (обратное правило Бергмана), но у ряда видов с высотой, наоборот, размеры тела увеличиваются (правило Бергмана). Так, у *Ch. collaris* в высокогорных популяциях из Альп, Алтая, Саян и Тувы средние размеры тела меньше, чем в равнинных, однако на Курайском хр. в Вост. Алтае средние и максимальные размеры особей больше. У рапсового листоеда (*Entomoscelis adonidis* Pall.) с высотой также наблюдается увеличение размеров тела клинального характера. Пилообразная широтная клина размеров тела наблюдается у *Chrysolina brunnicornis* Weise. Самые мелкие – высокогорные экземпляры из ЮЗ Тувы, самые крупные размеры имеет подвид *bertmani* L. Medv. из реликтовых степей Якутии (рис. 5), а подвид *wrangeli* Voron. с о-ва Врангеля по размеру сходен с высокогорными особями.

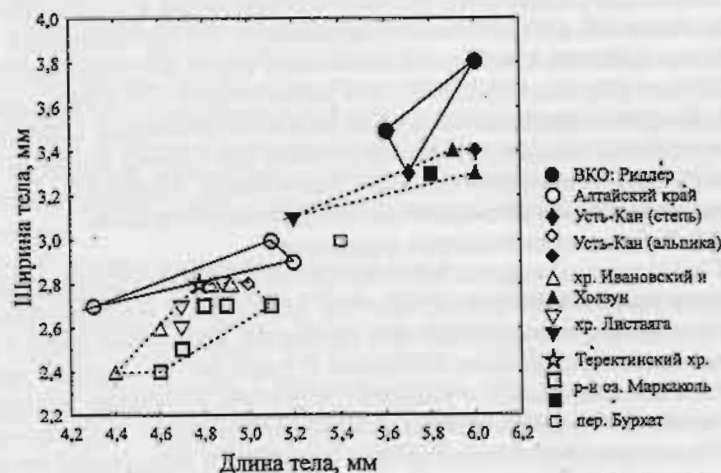


Рис. 4. Размеры тела у *Cystocnemis discoidea* в предгорных (Ридлер, Алтайский край, Канская степь) и высокогорных популяциях (остальные локалитеты). Светлые фигуры – самцы, темные – самки.

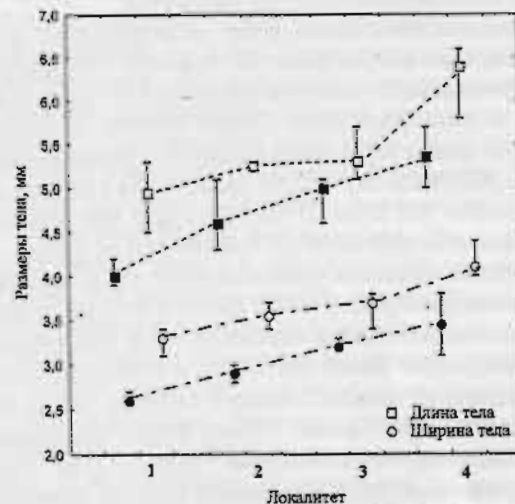


Рис. 5. Длина и ширина тела (светлые фигуры – самки, темные – самцы) у *Chrysolina brunnicornis* из высокогорных популяций (1 – ЮЗ Тува; 2 – ЮВ Алтай); Тувинской котловины (3) и реликтовых степей Якутии (4).

Тенденция уменьшения среднего размера видов в сообществах насекомых с высотой сходна с тем, что происходит при продвижении к северу. Но если в Арктике, практически нет мелких видов листоедов и отсутствуют Alticinae [Чернов и др., 1993], то в высокогорьях они хорошо представлены. В горах встречается целый ряд родов Chrysomelinae, отличающихся в подсемействе самыми мелкими размерами (до 5,0 мм). К ним относятся *Phaedon*, *Hydrothassa*, *Sclerophaedon*, *Sternoplatys*, *Apterocuris*, *Oreothassa*, причем четыре последних являются специфически горными.

5.2. Ребристая скульптура надкрылий

Скульптура надкрылий, когда выпуклые в разной степени междурядья образуют продольные гребни, является характерной особенностью высокогорных (и арктических) таксонов листоедов, подробный обзор которых впервые дан в этом разделе. Выделено 5 градаций: 0 – плоские междурядья, 1 – едва выпуклые, 2 – умеренно выпуклые, 3 – сильно выпуклые (но округленные), 4 – ребровидно выпуклые (заостренные). Варианты межвидовой и внутривидовой изменчивости выпуклости междурядий рассмотрены в под родах *Arctolina* Kont. и *Pleurosticha* Motsch. В под родах, где пунктировка надкрылий образует попарно сближенные ряды (*Altalina* Mikh., ряд видов *Pezocrosita* Jcbs., *Chalcoidea* Motsch., *Anopachys* Motsch.), обычно выпуклы более узкие нечетные междурядья, и такой вариант – переходная стадия от гладкой поверхности к ребристой.

Возникновение продольных ребер на надкрыльях при полностью спутанной пунктировке рассмотрено на примере *Ch. (Paraheliostola) soiota* Jcbs. Сходно ребристая скульптура образовалась у *Ch. (Chrysocrosita) alaskanica* Jcbs. и ряда форм рода *Crosita* Motsch. В случае *Oreina sulcata* Gebl. ребристая форма характерна только для подвида *sulcata* Gebl. В роде *Chrysomela* L. ребристая скульптура ранее была известна только у арктического *Ch. blaisdelli* Van Dyke. В высокогорьях нам удалось впервые обнаружить ее только в популяциях *Ch. collaris* из ЮВ Тувы.

5.3. Редукция крыльев – неотъемлемая часть комплекса адаптаций к условиям высокогорий [Mani, 1968], среди основных причин которой энергетические затраты на полет и опасность быть унесенными ветром. Ветер играет большую роль в жизни биоты гор, и постоянно поднимает часть летающих насекомых из нижних поясов в верхние, где их можно собрать на снежниках. Наиболее интересны случаи заноса колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в высокогорья Урала и Алтая [Михайлов, 2008а].

Среди горных листоедов изученного региона обнаружены все варианты развития крыльев: 1) длиннокрылые летающие, 2) длиннокрылые нелетающие, 3) короткокрылые, 4) с редуцированными крыльями, 5) бескрылые. Дендробионты, такие как *Chrysomela lapponica*, *Gonioctena pallida*, *G. quinquepunctata*, *Phratora polaris*, обычно сохраняют способность к полету.

Виды рода *Oreina* имеют развитые крылья, но летают очень редко. Полностью бескрылыми являются роды *Crosita*, *Cystocnemis*, *Oreomela*, *Apterocuris*, *Oreothassa*. Высокогорные *Chrysolina* имеют в разной степени редуцированные крылья (дается обзор степени редукции в разных под родах).

Брахэлитрия (коротконадкрылость) известна только в подсемействах *Galerucinae* и *Alticinae*. Сильнее всего она выражена у специализированных родов *Galerucinae*, обитающих в Тибете и Гималаях на 3000 – 5000 м, а в изученном регионе только у некоторых видов *Galeruca* она имеется в слабой степени.

5.4. Редукция волосистых щеток лапок

Выражается в появлении голой линии различной ширины на вентральной поверхности лапок. Поскольку авторы, ранее обращавшиеся к этому вопросу [Chen & Wang, 1962; Медведев, 1972], так или иначе связывали ее с приспособлением к обитанию в горах, этот вопрос был мной специально изучен во время пребывания в Дрезденском зоологическом музее (SMTD) в 2007 г. Вентральная поверхность лапок была изучена в родах *Crosita*, *Oreina*, *Oreomela*, *Entomoscelis*, *Cystocnemis*, *Xenomela* и во всех палеарктических под родах *Chrysolina* (просмотрено 50 под родов, 215 видов). В результате были сделаны следующие выводы.

Редукция волосистой щетки наблюдается не у всех петрофильных видов, и не у всех горных видов, а только у видов сухих местообитаний и не связана с альпийскими стациями. Типично альпийский род *Oreina*, а у *Chrysolina* под роды *Heliostola*, *Arctolina*, *Pleurosticha* и *Colaphoptera* имеют сплошную волосистую щетку лишь с очень редкими исключениями. В целом, листоеды гумидных гор не имеют редукции волосистых щеток, тогда как она характерна для видов аридных гор (*Crosita* spp.), межгорных котловин, мелкосопочников и степных предгорий (*Crosita* spp., *Chrysocrosita*, *Pezocrosita*). В спектре высотной зональности внутри одного под рода редукция уменьшается от предгорий к высокогорьям. Так, в под роде *Chrysocrosita* низкогорно-среднегорные *Ch. jakowlewi* и *Ch. concinna* имеют более сильную редукцию, чем высокогорные *Ch. spectabilis* и *Ch. nikolskyi*.

5.5. Меланизм и оптические окраски покровов

Отражение или поглощение покровами насекомых определенных участков солнечного спектра позволяет регулировать температуру тела. Поэтому в высокогорных популяциях листоедов обычны меланистические и металлические (оптические) окраски, которые способствуют нагреву и эффективно защищают от интенсивного УФ-излучения. Рассмотрены примеры меланистических подвигов и популяций у *Cryptocephalinae* и *Chrysomelinae*. Один из центров темных форм охватывает юго-восточную часть Алтая, юго-запад Тувы и север Монгольского Алтая.

Металлическую окраску покровов имеет большинство характерных горных видов, хотя есть и целые роды, такие как *Oreina Chev.*, *Crosita Motsch*, *Oreomela Jcbs*. Высотную изменчивость в окраске покровов *Oreina sulcata* впервые отметил М.М. Долгин [1978], но оценить влияние различных факторов среды (рис. 6) позволили только данные, собранные нами в 2000 и 2003 гг. на Рудном Алтае [Михайлов, 2007а, Mikhailov, 2008].

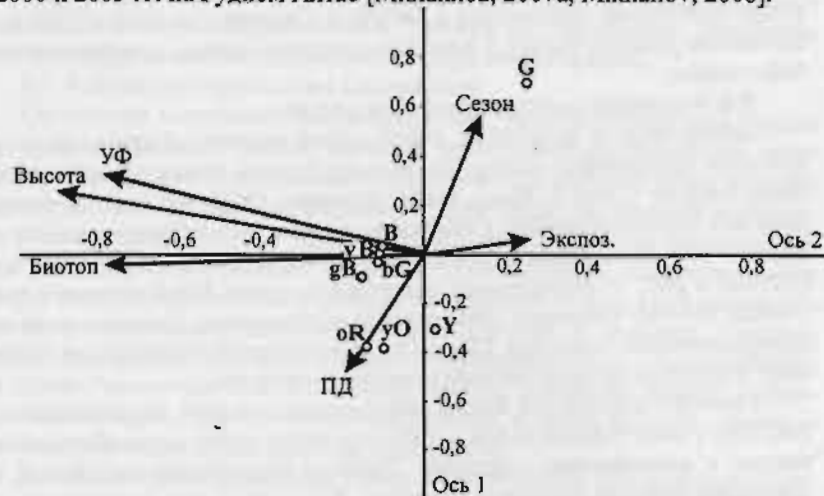


Рис. 6. Биплот анализа главных компонент (РСА) влияния факторов окружающей среды и полового диморфизма на встречаемость отдельных цветоморф *Oreina sulcata* по данным с Рудного Алтая. Направления векторов показывают влияние: Сезон – времени сбора, Экспоз. – экспозиции склона, ПД – популяционного полового диморфизма, Биотоп – биотопа, Высота – высоты над ур. моря, УФ – интенсивности УФ-излучения.

У *O. sulcata* доля синей цветоморфы (В) растет с увеличением высоты над ур. моря ($r=0,48$), интенсивности УФ-излучения ($r=0,48$) и от нижнего горно-лесного пояса к горно-тундровому ($r=0,55$) (везде $P<0,05$). Встречаемость зеленой цветоморфы (G) уменьшается от горно-лесного пояса к горно-тундровому ($r=-0,43$). Встречаемость оранжевато-красных (oR) жуков заметно ($r=-0,74$, $P<0,01$) уменьшается от начала к концу лета, возможно из-за лучшей выживаемости их во время зимовки. У *O. sulcata* выявлена двухуровневая модель популяционной структуры [по Креславскому, 1984], где доминирующая группа (зеленая и желтая цветоморфы) – генералисты, а синяя и желтовато-оранжевая – специалисты. Аналогичная корреляция цветоморф с высотой выявлена и у европейских видов *Oreina* [Knoll, Rowell-Rahier, 1998; неопубл. данные автора]. У *Chrysolina graminis artemisiae* доминируют желтовато-оранжевая (yO) и желтая (Y), а значимое

уменьшение встречаемости с высотой ($r=-0,96$, $P<0,05$) показала только оранжевато-красная (oR) цветоморфа. Формообразование у *Crosita altaica* Gebl. идет параллельно в широтных и высотных градиентах [Mikhailov, 2008]. Распространение подвидов ограничено конкретными природными зонами (подзонами), что подтверждено детальным картированием, а их отличия прослеживаются в реализованной части видового полиморфного спектра. На хр. Саур обнаружена смена форм, аналогичная широтно-зональной. Причем высотно-поясные формы *C. altaica* оказались фенотипиями равнинных подвидов.

5.6. Комплекс адаптаций листоедов к условиям высокогорий

Специфический комплекс абиотических факторов многосторонне влияет на насекомых высокогорий, которые выработали целый комплекс адаптаций. Эти адаптации были достаточно полно рассмотрены в обзоре И. Ходкинсона [Hodkinson, 2005], но не дано никакой системы их взаимодействия. В то же время в условиях Арктики активно изучаются [Чернов, 1974, 1978; Богачева, 1995, 1998] уже адаптивные стратегии насекомых, в том числе и различных фитофагов. На основе данных, изложенных нами в Гл. 4 и 5 на рис. 7 впервые представлена схема адаптивной стратегии листоедов-дендрофагов к условиям высокогорий, которая составлена на основе обобщения данных по горным популяциям бореомонтанных видов (а других групп дендрофагов в горах нет) с учетом экспериментальных данных и сведений по арктическим популяциям этих же видов.



Рис. 7. Схема адаптивной стратегии листоедов-дендробионтов в условиях высокогорий (казуальная модель).

Глава 6. Специфика таксономического состава и трофических связей листоедов в горах

Рассмотрено, какие подсемейства и как представлены в горах Урала и Сибири. Хотя в последние годы объем подразделений *Chrysomelidae sensu lato* пересмотрен, чтобы избежать путаницы, подсемейства даны в традиционной трактовке [Seeno, Wilcox, 1982], но расположены они согласно филогении К. Рейда [Reid, 1995], что позволяет видеть преемственность двух систем (рис. 8). 6 действительно термофильных подсемейств совсем не проникают на Урал и в Сибирь, а из оставшихся в горы проникает лишь семейство *Chrysomelidae s. str.* в составе 10-ти подсемейств. Основу же горных фаун составляют 3 подсемейства: *Chrysomelinae*, *Galerucinae* и *Alticinae*, которые и филогенетически достаточно близки между собой.

Для сравнения фаун крупных зоогеографических выделов Л.Н. Медведев [1993] предложил использовать уровень подсемейств. В высокогорьях Центральной Азии в широком смысле состав фауны *Chr-Gal-Alt*, но отдельно в Средней Азии – *Chr-Alt-Gal*, а в Центральной Азии – *Chr-Eum-Gal* [Loratin, 1996]. Везде доминантом становится *Chr*, и горы Северной Азии по этому индексу занимают промежуточное положение между горами Средней Азии и Арктикой, где доля *Chr* составляют около 90%, т.е. формула состоит не из трех, а только из одного элемента.

Обнаружение соответствия между специализацией на определенном семействе растений и хромосомными числами видов листоедов [Jolivet, Petitpierre, 1976] позволило построить первую схему филогении *Chrysolina s.l.* [Bourdonné, Doguet, 1991]. Однако она не включала большинство горных таксонов, т.к. ни их пищевая специализация, ни хромосомные числа не были известны. Теперь, когда в рамках данного исследования такие данные получены, появилась возможность составить новую схему (рис. 9). В нее включены 13 подродов *Chrysolina* и род *Crosita*, место которых в общей схеме разъяснено в данном разделе. Состав и взаиморасположение эволюционных линий *Chrysolina* уточнены по молекулярным филогениям [Garin *et al.* 1999; Hsiao, Pasteels 1999; Jurado-Rivera *et al.*, in press].

На схеме (рис. 9) явно видны три ствола: 1) ствол *Crosita*; 2) ствол *Oreina*; 3) ствол *Chrysolina*. Базальные ветви всех трех – это таксоны, питающиеся на *Lamiaceae* с набором хромосом $2n=24$ (типично горный из них только *Bittotaenia*). Дальнейшая эволюция *Chrysolina* [Garin *et al.* 1999] связана с образованием новых трофогенетических связей, вначале с семействами, наиболее близкими к *Lamiaceae*.

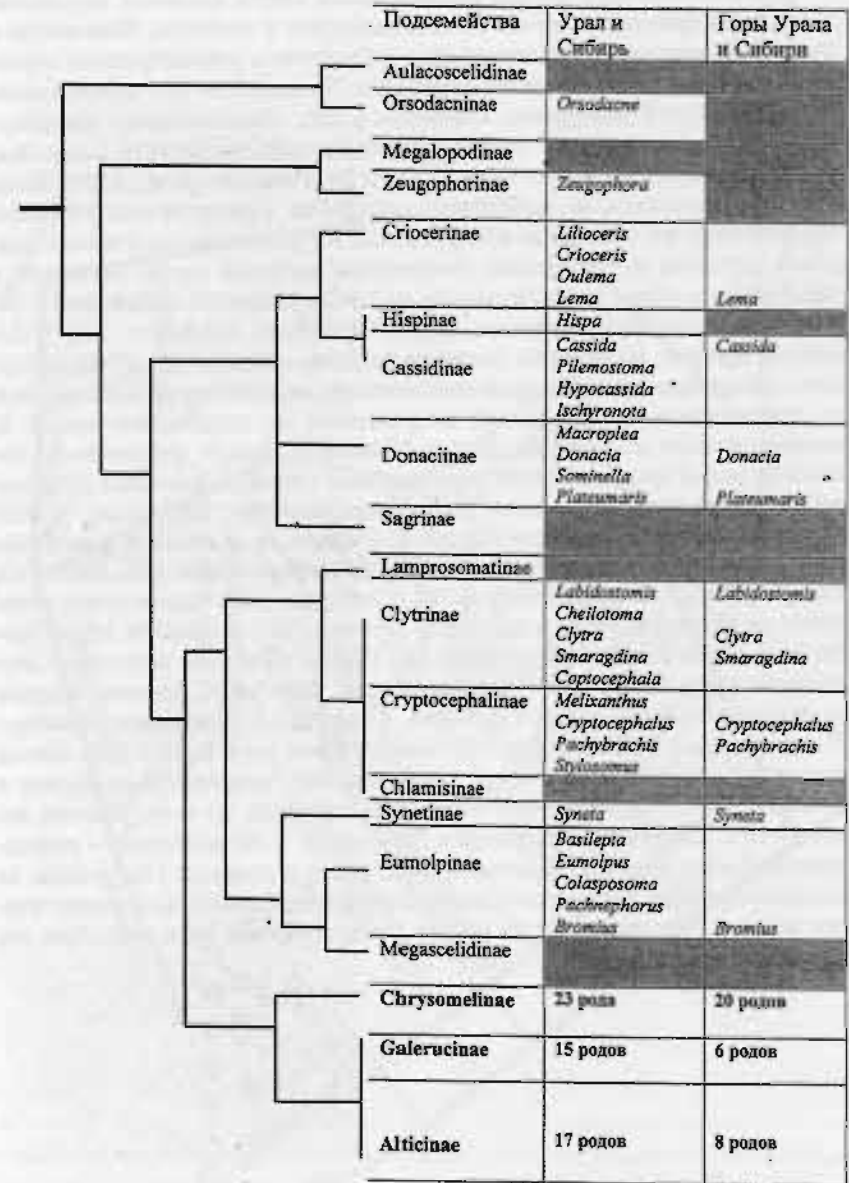


Рис. 8. Проникновение подсемейств и родов листоедов на Урал, в Сибирь и в горы этих регионов.

Все таксоны этой весьма разветвленной клады являются терминальными, и им присущи существенные апоморфии: у *Arctolina*, *Pleurosticha* и *Ovosoma* в эдеагусе нет флагеллума, а у *Stichoptera* асимметричные кариотипы. Базальными в указанной клade (рис. 9) являются три параллельных ветви (подроды *Colaphoptera*, *Chrysolina* s. str., *Bourdonneana*). *Colaphoptera* – весьма характерный подрод в горах Европы, питается на *Lamiaceae*, а диплоидный набор может быть 23, 24 и 26 [Petitpierre et al., 2004]. Виды подрода *Chrysolina* s. str. переходят к полифагии (эуолигофагии 3-й степени). Но такая же полифагия обнаружилась и у двух бореомонтанных подродов: *Arctolina* и *Pleurosticha*. Расширение пищевой ниши, равно как и увеличение у обоих числа хромосом до $2n=26$, связано с адаптацией к условиям высокогорий и высоких широт [Petitpierre, Mikhailov, 2009]. Подобный процесс, но не столь далеко зашедший, наблюдается и у *Colaphoptera*. Следующие крупные трофогенетические переключения были связаны со специализацией ряда ветвей на растениях из группы эвастериды II, классов *Apiales* и *Asterales*. Линия *Chrysolina* дала в направлении *Asteraceae* самый мощный пучок параллельных ветвей (*Chalcoidea*, *Allochrysolina*, *Anopachys*, *Apterosoma*, *Pezocrosita*, *Bechynia*, *Helioistola*). В этой группе доминируют типично горные подроды и те, в которых много горных видов. Среди них кариотип $2n=40$ объединяет *Chalcoidea*, *Helioistola*, *Bechynia* [Petitpierre, Mikhailov, 2009], к которым явно близка цитогенетически не изученная группа видов *Ch. (convexicollis)* и *Altailina* Mikh. Трофически связаны с *Asteraceae* также род *Crosita* с близким подродом *Chrysocrosita* и род *Oreina* – все типично горные таксоны. С *Apiaceae* связаны терминальные ветви линии *Chrysolina*, а именно 1) *Threnosoma*, *Crositops*, *Paraheliostola* и 2) *Minckia* (рис. 9) с максимально известным в роде числом хромосом (47-50). Эндемичный алтае-саянский подрод *Timarchoptera* с асимметричным кариотипом – также терминальный, но в сестринской линии *Oreina*. Поэтому его сходство с *Threnosoma* и *Paraheliostola* – конвергенция. Таким образом, типично горные роды и подроды *Chrysolinina* не концентрируются в какой-то одной эволюционной линии, а есть практически во всех, что указывает на разное время и разные пути заселения гор различными таксонами.

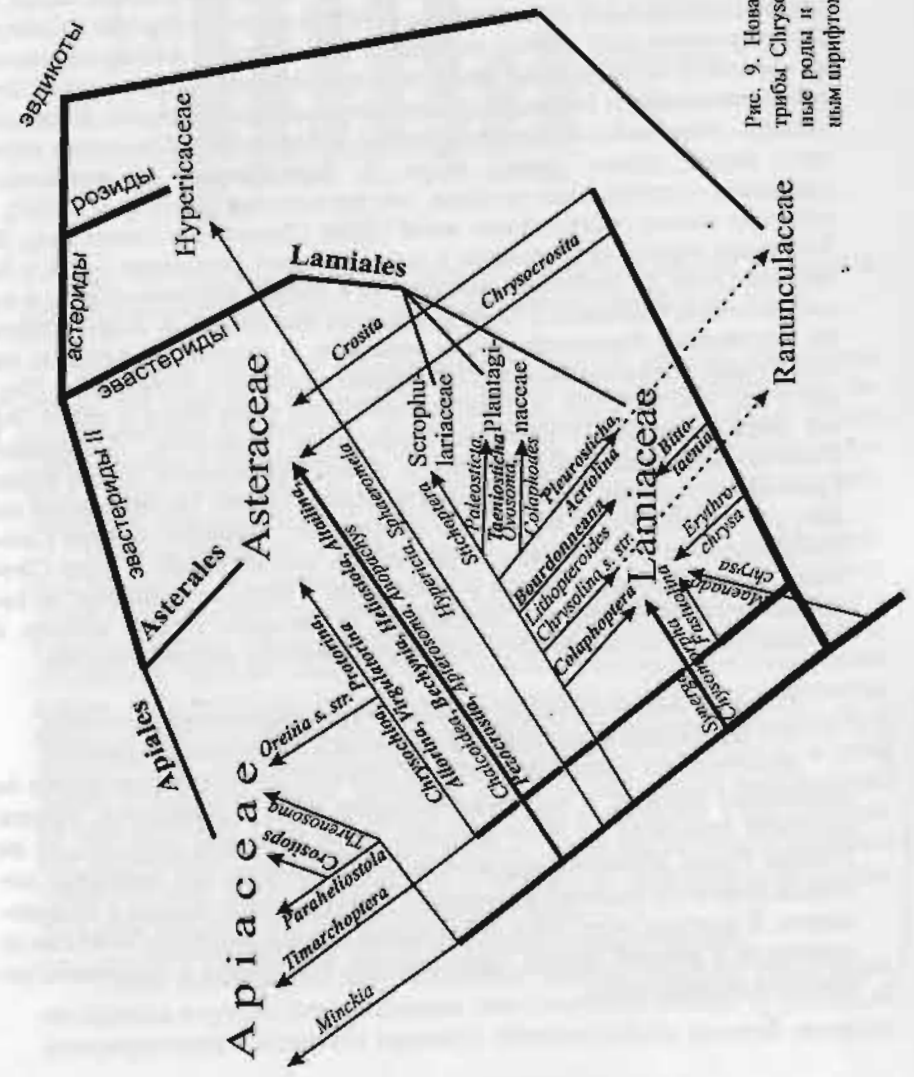


Рис. 9. Новая схема филогении подгруппы *Chrysolinina*. Характерные горные роды и подроды выделены жирным шрифтом.

Доминирующие трофические группы:

1. Дендробионты на ивовых (*Salicaceae*) характерны на Урале и во всех горных областях Сибири. Эта группа везде включает одни и те же бореомонтанные виды *Chrysomela lapponica*, *Ch. collaris*, *Phratora polaris*, *Gonioctena arctica*, *G. flavicornis*, *G. pallida*. Из них *Ch. lapponica* и *G. pallida* иногда встречаются также на *Betulaceae*. 2. Хортобионты на сложноцветных (*Asteraceae*) составляют большинство высокогорных видов не только в Центральной Азии [Lorain, 1996], но и в горах Европы и Сибири. Доминирование этой группы понятно из рис. 9, ведь с *Asteraceae* связано по несколько эволюционных линий всех трех стволов. Только в роде *Chrysolina* это минимум восемь подродов, среди которых *Bechynia*, *Heliostola*, *Altalina*, *Pezocrosita* – полностью горные, а *Anopachys* и *Chalcoidea* включают целые группы горных видов. 3. Хортобионты на зонтичных (*Ariaceae*) – группа более молодая, чем предыдущая [Garin et al., 1999], и включает только терминальные ветви линий *Chrysolina* и *Oreina* (рис. 9). Зонтичные хорошо представлены в высококотравных формациях Алтая и Западного Саяна, но поскольку доминируют в лесном высококотравье, то и виды листоедов, связанные с ними в основном монтанные. 4. Хортобионты на лютиковых (*Ranunculaceae*) и полифаги. В отличие от Арктики, где только один полизональный вид специфически связан с лютиковыми [Чернов и др., 1993], в горах встречается целый ряд таких родов и видов. Это все роды подтрибы *Prasocurina* (*Hydrothassa*, *Prasocuris*, *Neophaedon*, *Phaedon*), монотипный род *Apteroeuris*. Среди *Entomoscelini* горная форма *Cystocnemis discoidea* отмечена мной на *Ranunculaceae*. Переключение целого ряда горных форм на питание лютиковыми, очевидно, связано с возрастанием роли этого семейства растений в высокогорьях. В роде *Chrysolina* виды подродов *Arctolina* и *Pleurosticha* с исходного питания на *Lamiaceae* перешли к широкой олигофагии на растениях разных классов, и промежуточной ступенью для них послужил переход на *Ranunculaceae*.

Глава 7. Особенности вертикального распределения листоедов

7.1. Изменение консорциев филофагов в высотных градиентах

Монотонного уменьшения общего видового богатства филофагов на лиственных деревьях в высотном градиенте через 100-метровые отрезки высотной трансекты не было отмечено ни на Северном (рис. 10), ни на Южном Урале. Убывание видового богатства заметно при сравнении высотных поясов (от нижнего к верхнему) и внутри горно-лесного и подгольцового. В подгольцовом поясе наблюдается всплеск видового богатства по сравнению с верхней частью горно-лесного, что связано с экотонным характером данного пояса.

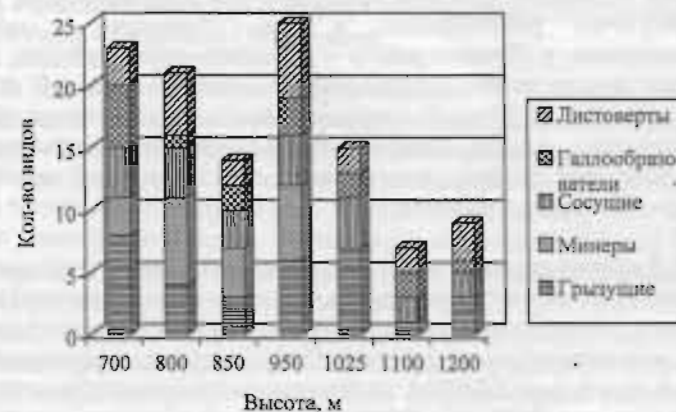


Рис. 10. Видовое богатство филофагов на лиственных деревьях и вклад в него отдельных гильдий (г. Серебрянский Камень, Сев. Урал).

Высотные тренды и поврежденности листьев удалось проследить только для грызущих филофагов. На березе процент поврежденных листьев уменьшается с высотой, но наиболее резкий спад происходит между горно-лесным и подгольцовым поясом, и менее резкий – между подгольцовым и горно-тундровым. На рябине наблюдается другой тип тренда с максимальной поврежденностью листьев в подгольцовом поясе.

Минеры на рябине и березе (кроме *Scolioneura betulae*) имеют сходную тенденцию на Северном и на Южном Урале и встречаются по всему горно-лесному и/или подгольцовому поясу, но совершенно пропадают в горно-тундровом. Среди сосущих березовая листолюбка *Psylla betulae* L. (Homoptera: Psyllidae) отмечена нами только в подгольцовом и гольцовом поясах. Есть галлообразователи (*Iteomyia capreae*) и листоверты (*Deporaus betulae* и *Epiblema solandriana* L.), заселяющие практически всю высотную трансекту, но ряд галлообразователей ограничены подгольцовым и даже только гольцовым поясом. Листоеды довольно равномерно распределены по всей высотной трансекте, но как и у других филофагов, у них происходит закономерная смена видового состава. Листоеды не только являются обязательными представителями этой гильдии во всех высотных поясах, но и доминируют в весенне-летних консорциях.

7.2. Дендробионты и другие равнинно-горные таксоны

Среди хортобионтов бореомонтанные таксоны видового ранга редки, но обычны в группе дендробионтов. Это *Gonioctena arctica*, *G. pallida*, *G. quinquepunctata*, *Chrysomela lapponica*, *Phratora polaris*, которые составля-

ют весьма стабильное ядро всех исследованных локальных фаун. Их ареалы достаточно разнообразны: в роде *Gonioctena* - гипоаркто-бореомонтанные, у *Phratora polaris* - гипоаркто-субальпийский, и аркто-гольцовые ареалы имеют *Cryptocephalus orotshena* Jacobs. и *Chrysolina tundralis* (Jacobs.). У *Chrysolina relicens* Rosenh. впервые среди листоедов нами [Михайлов, Атучин, 2006] отмечен редкий тип ареала - горноевропейско-сибирский (сибиро-монтоевропейский). Еще один вид с таким ареалом - *Gonioctena flavicornis*.

7.3. Влияние широты на структуру высокогорных сообществ

Установить структуру сообществ, типичных для высокогорий, позволили наши исследования видового состава членистоногих (насекомых, пауков, многоножек), проведенные в 2008 г. на целевых вершинах международной программы GLORIA на Южном и Полярном Урале по оригинальной методике [Mikhailov, 2009]. Сообщества членистоногих всех трех обследованных вершин Южного Урала включают один и тот же набор широтно-высотных группировок видов: 1) альпийские, 2) арктоальпийские, 3) бореомонтанные, 4) бореальные и 5) полizonальные. Из них группировки 1-3 для горных фаун являются характерными, а 4 и 5 представляют высотных генералистов. От высшей вершины к низшей горные специалисты и генералисты имеют разнонаправленные тренды (рис. 11).

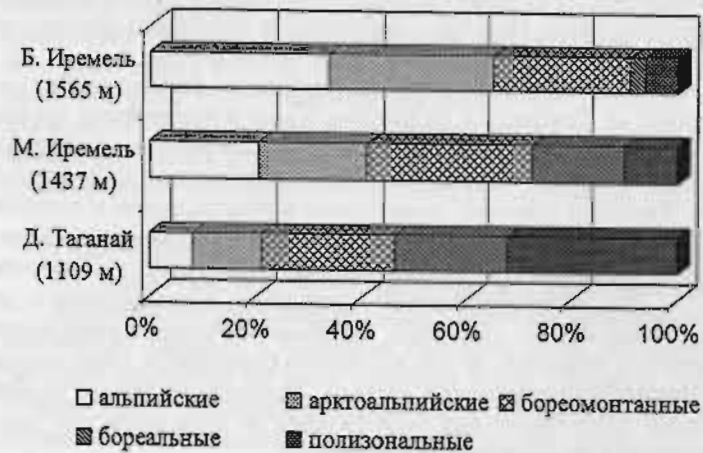


Рис. 11. Соотношение широтно-высотных группировок в сообществах членистоногих обследованных вершин Южного Урала.

На вершинах Полярного Урала отсутствует группировка альпийских видов, а наиболее характерны метаарктические виды, распространение которых в горах ограничено Субарктикой.

7.4. Типы вертикального распределения

По характеру вертикального распределения насекомых принято выделять альпийские, монтанные ареалы и промежуточные между ними - субальпийские [Городков, 1984]. Однако подобные схемы, строго говоря, пригодны только для гор бореального и арктического поясов, где в низкогорьях нет своеобразной фауны. Применительно к горам Южной Сибири и Южному Уралу, где имеется полная колонка поясов, такая схема явно неполна. При учете всех типов горных ландшафтов и того, что с ними связаны характерные группировки листоедов, в расширенную систему типов вертикального распространения мной [Михайлов, 2008, 2009] предложено включить следующие: 1) высокогорный; 2) среднегорный (монтанный); 3) высокогорно-предгорный; 4) низкогорный (низкогорно-мелкосопочный и предгорно-низкогорный); 5) межгорно-котловинный. Горные популяции равнинно-горных видов относятся к типам 1 или 2.

Глава 8. Зоогеографический анализ

Аркто-бореомонтанный кластер объединяет все уральские высокогорья, с одной стороны, с арктическими равнинными фаунами, а с другой - с горами Восточной Сибири (рис. 12). Внутри этого кластера прослеживаются широтные различия. Фауна Полярного и Приполярного Урала близка к ямальской и к фауне отдаленного, но также субарктического хр. Сунтар-Хаята в Якутии. Общее сходство всех этих фаун состоит в отсутствии горных эндемиков и большой роли бореомонтанных видов. Границы первого уровня разделяют подобласти Европейско-Канадскую (Евро-Сибирскую) бореальную и Скифскую (Степную). Гиперборейская (Арктическая) область при сравнении горных фаун бореального пояса с арктическими на таком высоком уровне не выделяется (рис. 12, 13).

К Скифской (Степной) подобласти относятся фауны предгорий, низкогорий и межгорных котловин от Южного Урала до Забайкалья. Из высокогорных сюда относится только фауна Юго-Восточного Алтая. Остальные высокогорные фауны Урала и Алтая относятся к Евро-Сибирской бореальной подобласти. Здесь можно выделить горные надпровинции: Урало-Забайкальскую аркто-бореомонтанную (с провинциями Горно-субарктической, Североуральской, Южноуральской, Становой), Тувинскую (Засаянскую) и Южноалтайскую, Алтайско-Саянскую (с провинциями Рудноалтайской, Большой Черневой, Саянской).

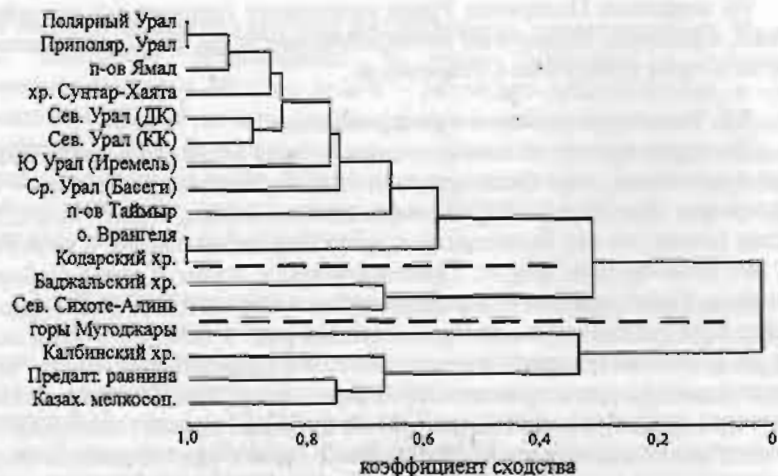


Рис. 12. Дендрограмма фаунистического сходства жуков-листоедов (подроды и видовые группы) областей Уральской горной страны, сопредельных территорий и гор Сибири (по Шиямкевичу-Симпсону). Сокращения - ДК - массив Денежкин Камень, КК - массив Конжаковский Камень.

Далее рассмотрена типология ареалов горных видов. Для высокогорных (альпийских) таксонов нужно учитывать разнообразие ландшафтов, среди которых на изученной территории встречаются альпийский, гольцовый и нагорно-степной. Только распространение *Oreomela* не показывает какой-либо зависимости от зоогеографических рубежей даже самого высокого ранга. Это один из немногих родов листоедов, который можно трактовать как суббивальный. Наиболее обособлена группировка, ареалы которой охватывают юго-восток Алтая, юго-запад Тувы и север Монгольского Алтая. Это *Cryptocephalus korotyaevi korotyaevi* L. Medv., *Chrysolina brunnicornis brunnicornis* Weise, *Crosita pigra* Weise, *C. rugulosa* (Gebl.), высокогорная форма *Sternoplatus clementzi* Jacobs, *Oreomela (Entomomela) oirata* Jacobs., *Crosita elegans* Lop., *Luperus dmitrii* Beenen. Их ареалы предложено называть чуче-кобдоскими.

Совместная встречаемость подродов *Pleurosticha* и *Arctolina* характерна для Арктики и горно-тундровых высокогорий Урала и Восточной Сибири. Характерным для всех высокогорий Северной Азии является подрод *Pleurosticha* Motsch., большинство его видов горно-тундровые.

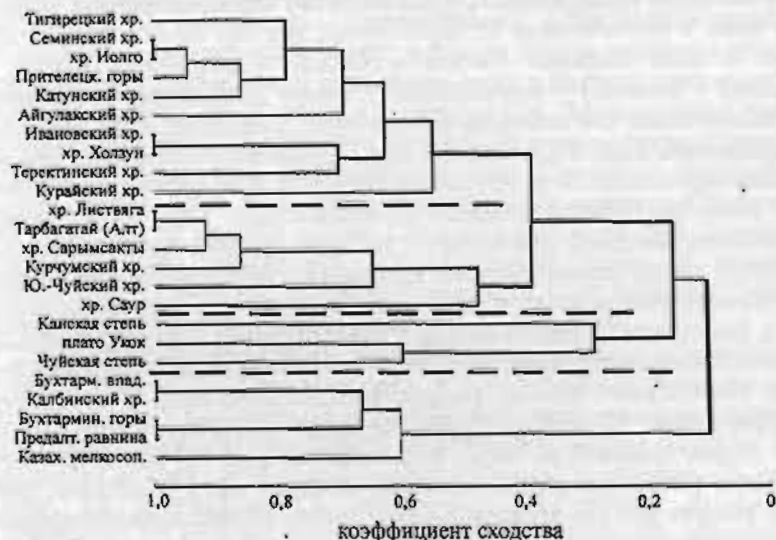


Рис. 13. Дендрограмма фаунистического сходства жуков-листоедов (подроды и видовые группы) ключевых участков Алтайской области (по Шиямкевичу-Симпсону).

Ареалы высокогорных видов далее разделены группы. На Урале региональным эндемиком является *Chrysolina (Pleurosticha) lagunovi* Mikh., а локальным североуральским эндемиком - *Ch. (Pezocrosita) hyperboreica* Mikh. Альпийских видов, общих для Урала и гор Южной Сибири нет, за исключением номинативного подвида *Cryptocephalus* (s. str.) *krutovskyi* Jacobs. Только один вид является альпийский эндемиком Кузнецкого Алатау - *Ch. (Pleurosticha) arctoalpina* Mikh. К общесалтайским эндемиком относится *Oreothassa weisei* Reit., а к локальным - *Chrysolina (Arctolina) oivota* Lop., *Ch. (Pleurosticha) mordkoviitshi* Mikh., *Ch. (Jeanclaudia) asperata* Lop. К эндемикам Западного Саяна относится подрод *Paraheliostola* L. Medv. Еще одна группа эндемиков Саян сосредоточена в подроде *Pleurosticha* (*Ch. novozhenovi* Mikh., *Ch. uraltvensis* Mikh., *Ch. romani burjatika* Mikh., *Ch. romani romani* Mikh.). Редкий саяно-берингийский ареал имеет *Ch. (Chrysocrosita) spectabilis* Motsch. Локальными эндемиками Монгольского Алтая являются *Ch. fuyunica* Chen. и *Oreomela (Entomomela) arnoldii* Lop.

Среднегорья, а в более северных горах и низкогорья покрыты лесами. В лесных поясах гор листоеды довольно разнообразны, особенно за счет

дендробионтов, представленных исключительно бореомонтанными видами. Есть здесь и хортобионты. Из характерных для гор Европы рода *Oreina* Chevz. и двух подродов *Chrysolina* Motsch. (*Colaphoptera* Motsch. и *Helioistola* Motsch.) большинство видов являются монтанно-субальпийскими или монтанно-альпийскими. Сибирские виды *Helioistola*, *Ch. gibbipennis* Fald. и *Ch. katonica* Lop. – монтанно-альпийские. Оба сибирских вида *Oreina*: *O. (s. str.) sulcata* Gebl. и *O. (Chrysochloa) redikortzevi* Jcbs. являются типично монтанно-субальпийскими. Они могут заселять всю колонку высотной поясности: от лугов по долинам рек в низкогорьях до горных тундр, но максимальная численность наблюдается в субальпийских высокотравных лугах. Кроме перечисленных есть еще целая группа видов, биотопически приуроченных к высокотравью, куда входят род *Apterocuris* Jcbs. (монотипный), род *Oreothassa* Jcbs. (2 вида) и подроды *Chrysolina*: *Timarchoptera* Motsch. (монотипный), *Altailina* Mikh. (3 вида), *Parahelioistola* L.Medv. (2 вида), и отдельные виды - *Ch. (Pleurosticha) sylvatica* Gebl. Анализ ареалов этих видов листоедов показал, что они лучше всего совпадают с областью распространения черневой тайги [Михайлов, 2002, 2007], которая как раз характеризуется мощно развитым высокотравным травянистым ярусом. Алтай-байкальский ареал *Ch. haemochlora* наиболее четко связан со всеми округами черневых темнохвойных лесов [Михайлов, 2002]. Роды *Apterocuris* и *Oreothassa* ограничены основным массивом и западноалтайским островом, а подрод *Altailina* – только западноалтайским островом. Весьма характерные ареалы, охватывающие Кузнецкий Алатау, СВ Алтай, Абаканский хр., Горную Шорию и прилежащие хребты Зап. Саяна, можно обозначить как Больше-Черневые. Такие ареалы у *Ch. substrangulata*, *Apterocuris sibiricus* (Gebl.), *Oreothassa martjanowi* Jacobs. К эндемикам Западного Алтая с рудноалтайским ареалом относится целый подрод *Altailina* Mikh.

При изучении горных фаун мною выявлен [Михайлов, 2009] ряд видов листоедов, между популяциями которых существуют высокогорно-предгорные дизъюнкции. Это *Cystocnemis discoidea* (Gebl.), *Chrysolina poretzkyi* Jcbs., *Ch. gebleri* L.Medv., *Ch. tuvensis* L.Medv., *Ch. cyanella* Gebl. На примере южноуральского вида *Ch. poretzkyi* показано, как возникла высокогорно-предгорная дизъюнкция в его ареале.

Алтае-Саянская горная страна практически везде отделена от окружающих равнин уступами, и лишь на западе постепенно снижаясь, переходит в низкогорье Казахского мелкосопочника. Поэтому виды из группы низкогорных встречаются в основном здесь и могут быть распространены далеко на запад от границ горной страны. *Chrysolina (Bourdonneana) purpurata* (Fald.), *Ch. (Jeanclaudia) ordinata* (Gebl.) населяют предгорья Алтая и и Казахский мелкосопочник. Все 3 вида подрода *Crositops* Mars. яв-

ляются предгорно-низкогорными: *Ch. pedestris* (Gebl.) – калбинско-алтайский, *Ch. kabaki* Lop. – южноалтайский, а *Ch. rodii* – придонско-поволжско-южноуральский. Между Алтаем и Уралом находится целый ряд низкогорий, которые имеют эндемичные виды и подвиды листоедов: *Chrysolina medvedevi* Lop. (Кентау), *Ch. turgaica* Jcbs. (Муголджары), *Crosita altaica kalbensis* Mikh. (Калбинское нагорье). На северо-западной периферии Западного Саяна есть низкогорный подвид *Chrysolina (Parahelioistola) soiota khakassa* Mikh. Низкогорно-среднегорными являются и виды подрода *Chalcoidea* из видовой группы *Chrysolina (rufilabris)* Fald. Уникальный евро-сибирский лесостепной дизъюнктивный ареал у предгорно-низкогорного *Chrysolina (Anopachys) eurina* (Friv.). В Западной Сибири он был впервые обнаружен нами [Михайлов, Атучин, 2006].

Существует группа видов, распространение которых ограничено в основном межгорными котловинами. В подроде *Chrysocrosita* это *Ch. jakowlewii* Wse и *Ch. concinna* Wse. Большинство межгорно-котловинных видов имеют среднесибирско-западномонгольские ареалы, которые можно разделить на группы: 1) Тувинско-монгольскую: *Ch. concinna*, *Ch. convexicollis*, *Ch. urjanchaica*, *Ch. ulugkhemica*, *Ch. erzinica*; 2) Алтайско-Тувинскую: *Ch. sajanica* Jacobs.; 3) Южноенисейскую: *Ch. jakowlewii*, *Ch. sahlbergiana* Jcbs.; 4) Кузнецко-Енисейскую: *Ch. neotibialis*. К ним примыкает южноякутский реликтивно-степной вид *Ch. cyaneovinosa* L.Medv.

Выводы

1. Фауна листоедов гор Урала и Южной Сибири оказалась богаче и разнообразнее, чем было известно ранее. Впервые в фауне России выявлено присутствие специализированного высокогорного рода *Oreomela* Jcbs., описаны 2 новых подрода *Chrysolina*: *Altailina* Mikh. и *Jeanclaudia* Mikh. Всего в процессе исследования выявлено 98 (20 на Урале и 93 в Южной Сибири) характерных горных видов и подвидов, из которых 23 описаны как новые для науки.

2. У горных видов листоедов представлены все известные типы цикла развития: однолетняя генерация с зимующим имаго, яйцом, либо личинкой и двухлетняя генерация. У ряда видов, заселяющих несколько высотных поясов, в горно-тундровом поясе происходит смена типа цикла с однолетнего на двухлетний. В двух подродах *Chrysolina*: *Pleurosticha* и *Arctolina* обнаружен цикл развития, ранее известный только в Арктике. При нем существуют личинки 2-х когорт и имаго разных генераций, а зимуют одновременно личинки разных возрастов и имаго. Такая популяционная структура позволяет листоедам лучше выживать в неблагоприятных условиях и достигать высокой численности.

3. Терморегулирующее поведение листоедов зависит от жизненной формы. Хортобионты и дендробионты имеют дневную активность, а большинство герпетобионтов активно в сумерках. Высокогорные популяции равнинно-горных видов дендробионтов становятся "дендрогерпетобионтами". Обязательными петрофилами листоеды не являются.

4. Морфологическая высокогорная специализация заключается в уменьшении размеров, сужении и уплощении тела. У горных и некоторых равнинно-горных видов с высотой происходит уменьшение среднего размера особей (обратное правило Бергмана), но у ряда равнинно-горных видов размеры тела увеличиваются (правило Бергмана), а у *Chrysolina brunnicornis* обнаружена пилообразная широтная клина размеров тела. С высотой также происходит уменьшение среднего размера видов в сообществах.

5. Адаптивная стратегия листоедов-дендрофагов к условиям высокогорий направлена на ускоренное развитие в течение короткого сезона, чему способствуют: цикл развития, синхронизированный с фенологией их кормовых растений, уменьшение размеров тела, редукция крыльев, живорождение, быстрый рост личинок. Последнее достигается за счет питания на ценном кормовом ресурсе, интенсивность которого обеспечивается терморегулирующим поведением и меланизмом покровов.

6. Из 19 подсемейств листоедов в горы проникает лишь 10, а основу горных фаун составляют три: Chrysomelinae, Alticinae и Galerucinae. Горы Северной Азии имеют формулу *Chr-Alt-Gal*, сходную с горами Средней Азии, но приближаются к Арктике, где подавляющее большинство составляют Chrysomelinae и формула состоит только из одного элемента.

7. В филогенетической схеме Chrysoliniina, основанной на соответствии между пищевой специализацией и хромосомными числами видов, типично горные роды и подроды не концентрируются в какой-то одной эволюционной линии, а есть практически во всех, что указывает на разное время и разные пути заселения гор различными таксонами.

8. Доминирующие трофические группы листоедов в горах включают 1) дендробионтов на ивовых (Salicaceae), 2) хортобионтов на сложноцветных (Asteraceae), 3) хортобионтов на зонтичных (Apiaceae), 4) хортобионтов на лютиковых (Ranunculaceae). Переход на Ranunculaceae с исходного питания Lamiaceae послужил промежуточной ступенью к широкой олигофагии для видов *Arctolina* и *Pleurosticha*.

9. Убывание видового богатства филофагов на лиственных деревьях заметно при сравнении высотных поясов (от нижнего к верхнему) и внутри горно-лесного и подгольцового. В подгольцовом поясе наблюдается всплеск видового богатства по сравнению с верхней частью горно-лесного, что связано с экотонным характером данного пояса.

10. Сообщества членистоногих горных вершин (на примере Южного Урала) включают стабильный набор широтно-высотных группировок видов: 1) альпийские, 2) арктоальпийские, 3) бореомонтанные, 4) бореальные и 5) полизональные. Из них 1-3 характерны для горных фаун, а 4 и 5 – нет. С понижением высоты гор доля специалистов уменьшается, а генералистов – растет. Для субарктических гор характерно отсутствие группировки альпийских видов.

11. При учете всех типов горных ландшафтов и того, что с ними связаны характерные группировки листоедов, в расширенную систему типов вертикального распределения предложено включить следующие: 1) высокогорный; 2) среднегорный (монтанный); 3) высокогорно-предгорный; 4) низкогорный (низкогорно-мелкосопочный и предгорно-низкогорный); 5) межгорно-котловинный. Горные популяции равнинно-горных видов относятся к типам 1 или 2.

12. К Скифской (Степной) подобласти отнесены фауны предгорий, низкогорий и межгорных котловин от Южного Урала до Забайкалья, а из высокогорных – только фауна Юго-Восточного Алтая. Остальные высокогорные фауны Урала и Сибири относятся к Евро-Сибирской бореальной подобласти. Здесь выделены горные надпровинции: Урало-Забайкальская аркто-бореомонтанная (с провинциями Горно-субарктической, Североуральской, Южноуральской, Становой), Тувинская (Засаянская), Южноалтайская, Алтайско-Саянская (с провинциями Рудноалтайской, Большой Черневой, Саянской).

Публикации по теме диссертации

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК для публикации основных результатов докторских диссертаций

1. Petitpierre, E. Karyology and cytotaxonomy of the genus *Chrysolina* Motsch. (Coleoptera, Chrysomelidae) / E. Petitpierre, H. Kippenberg, Yu. Mikhailov, J.-C. Bourdonne // Zoologischer Anzeiger. – 2004. – V. 242. – P. 347-352.
2. Михайлов, Ю.Е. Преимагинальные стадии и экология *Chrysolina (Pezocrosita) sahlbergiana* (Coleoptera, Chrysomelidae) / Ю.Е. Михайлов // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85, № 7. – С. 906-909.
3. Михайлов, Ю.Е. О северной границе распространения жуков-листоедов рода *Oreomela* (Coleoptera, Chrysomelidae): новые виды из гор Южной Сибири / Ю.Е. Михайлов // Зоол. журн. – 2007. – Т. 86, № 4. – С. 434-443.

4. Михайлов, Ю.Е. Популяционные адаптации жуков-листоедов в горных лесах Рудного Алтая / Ю.Е. Михайлов // ИВУЗ. Лесн. журн. – 2007а. – № 3. – С. 29-36.
5. Михайлов, Ю.Е. Новый вид рода *Chrysolina* Motsch. (Coleoptera, Chrysomelidae) из гор Тувы и Бурятии / Ю.Е. Михайлов // Энтомолог. обзор. – 2007б. – Т. 86, Вып. 3. – С. 683-686.
6. Михайлов, Ю.Е. Откуда колорадский жук на вершине Иремеля? (жуки-листоеды в высокогорьях Урала) / Ю.Е. Михайлов // Аграрный вестник Урала. – 2008. – № 4 (46). – С. 50-52.
7. Михайлов, Ю.Е. Вертикально-поясное изменение консорциев насекомых-дендрофагов в горах Северного Урала / Ю.Е. Михайлов // Изв. Санкт-Петербург. лесотехнич. акад. – 2008а. – Вып. 182. – С. 219-228.
8. Михайлов, Ю.Е. К познанию жуков-листоедов подрода *Arctolina* (Chrysomelidae, *Chrysolina*) / Ю.Е. Михайлов // Зоол. журн. – 2008б. – Т. 87, № 10. – С. 1211-1219.
9. Михайлов, Ю.Е. Высокогорно-предгорные дизъюнкции и высотнопоясные экологические расы у жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) / Ю.Е. Михайлов // Вестник Оренбург. гос. ун-та. – 2009. – № 5. – С. 141-145.
10. Михайлов, Ю.Е. Новые данные по систематике и экологии жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) из гор Южной Сибири / Ю.Е. Михайлов // Евразийский энтомолог. журн. – 2009а. – Т. 8, Вып. 2. – С. 177-188.
11. Mardulyn, P. Testing phylogeographic hypotheses in a euro-siberian cold-adapted leaf beetle with coalescent simulations / P. Mardulyn, Yu. E. Mikhailov, J. M. Pasteels // Evolution. – 2009. – V. 63, N 10. – P. 2717-2729.
12. Лопатин, И.К. К познанию фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Восточного Казахстана / И.К. Лопатин, Ю.Е. Михайлов // Энтомолог. обзор. – 2010. – Т. 89, Вып. 3. – С. 603-611.

Статьи в журналах и сборниках, материалах конференций

13. Mikhailov, Yu.E. Chapter 14. High Altitude Invertebrate Diversity in the Ural Mountains / Yu.E. Mikhailov, V.N. Olschwang // Alpine Biodiversity in Europe. Ecological Studies – Vol. 167. – Berlin – Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. – P. 259-279 (глава в коллективной монографии).
14. Михайлов, Ю.Е. Листоеды Урала (Coleoptera, Chrysomelidae): история и перспективы изучения / Ю.Е. Михайлов // Успехи энтомологии на Урале: сб. науч. тр. – Екатеринбург: УрО РЭО, 1997. – С. 68-75.

15. Михайлов, Ю.Е. Листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Уральских гор / Ю.Е. Михайлов // Проблемы энтомологии в России: сб. науч. тр. XI Съезда Русского энтотомол. об-ва. – Т. 2. – С-Пб.: ЗИН РАН, 1998. – С. 37-38.
16. Mikhailov, Yu.E. The Urals (mountain range on the Euro-Asian border) really possess alpine entomofauna (evidence of Chrysomelidae, Coleoptera) / Yu.E. Mikhailov // VIth European Congress of Entomology: book of abstracts. Česke Budějovice, 1998. – P. 370-371.
17. Михайлов, Ю.Е. Насекомые музея-заповедника "Аркаим". Жесткокрылые (Coleoptera): видовой состав и структура популяций / Ю.Е. Михайлов // Природные системы Южного Урала. – Челябинск: изд-во ЧГУ, 1999. – С. 221-248.
18. Mikhailov, Yu.E. A new species of the genus *Cryptocephalus* Geoffr., 1762 (Coleoptera, Chrysomelidae) from the Russian Far East / Yu.E. Mikhailov // Russian Entomological Journal. – 1999. – Vol. 8, N 2. – P. 129-130.
19. Mikhailov, Yu.E. Composition and interrelations of the insect fauna of the Ural Mountains, with special respect to beetles / Yu.E. Mikhailov // ESF Alpnet News. – 2000а. – Issue 2 – P. 14-15.
20. Mikhailov, Yu.E. New and little known leaf beetles of the genus *Chrysolina* Motschulsky, 1860 from Altai and Sayany mountains in South Siberia (Coleoptera, Chrysomelidae) / Yu.E. Mikhailov // Genus. – 2000b. – Vol. 11. – P. 129-146.
21. Mikhailov, Yu.E. New distributional records of Chrysomelidae from the Urals and Western Siberia [on some "less interesting" faunistic regions] (Insecta, Coleoptera) / Yu.E. Mikhailov // Faun. Abh. Mus. Tierkde. Dresden. – 2000c. – Vol. 22. – P. 23-38.
22. Mikhailov, Yu.E. Phytophagous insects as biosensors in mountain ecosystems and role of population biology in this research / Yu.E. Mikhailov // First International conf. on Mountain Biodiversity. – Rigi-Kaltbad, 2000. – P. 17.
23. Mikhailov, Yu.E. Chrysomelidae of Sakhalin. Part I / Yu.E. Mikhailov, M. Hayashi // Entomol. Revue Japan. – 2000. – Vol. 55. – P. 71-83.
24. Mikhailov, Yu.E. Ecology, preimaginal stages of newly described leaf beetle *Chrysolina* (*Altailina*) *dudkoi* Mikhailov, 2000 and keys to similar species from Altai Mountains (Coleoptera: Chrysomelidae) / Yu.E. Mikhailov // Genus. – 2001а. – Vol. 12. – P. 325-334.
25. Mikhailov, Yu.E. Significance of colour polymorphism in mountain populations of abundant leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) / Yu.E. Mikhailov // Pirineos. – 2001b. – Vol. 156. – P. 57-68.
26. Mikhailov, Yu.E. Chrysomelidae of Sakhalin. Part II / Yu.E. Mikhailov, M. Hayashi // Entomol. Revue Japan. – 2002. – Vol. 57. – P. 29-46.

27. Mikhailov, Yu.E. Contribution to the knowledge of the subgenus *Chrysolina* (*Pezocrosita* Jacobson, 1901): three new species from Tuva and the Urals (Coleoptera, Chrysomelidae) / Yu.E. Mikhailov // *Nouv. Revue Ent. (N.S.)*. – 2002. – Vol. 19. – P. 57-71.
28. Михайлов, Ю.Е. Взгляд на подроды *Timarchoptera* Motschulsky, 1860 и *Paraheliostola* L. Medvedev, 1992 рода *Chrysolina* Motschulsky после описания двух новых форм из Хакасии (Coleoptera, Chrysomelidae) / Ю.Е. Михайлов // *Евразийский энтомолог. журн.* – 2002. – Т. 1, Вып. 2. – С. 219-228.
29. Михайлов, Ю.Е. Снова о жуках-листоедах (Coleoptera, Chrysomelidae) Южного Енисея / Ю.Е. Михайлов // *Сибирская зоологическая конференция: тез. докл. всероссийской конференции, посвященной 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН.* – Новосибирск: ИСЭЖ СО РАН, 2004. – С. 57-58.
30. Михайлов, Ю.Е. Формирование группировок насекомых-фитофагов на ветровальниках Урала / Ю.Е. Михайлов // *Леса Урала и хозяйство в них: сб. науч. тр.* – Вып. 26. – Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2005. – С. 179-184.
31. Mikhailov, Yu.E. Contribution to the knowledge of *Chrysolina* (*Crositops*) *pedestris* (Gebler, 1823) (Coleoptera, Chrysomelidae): preimaginal stages and ecology / Yu.E. Mikhailov // *Contributions to Systematics and Biology of Beetles: Papers celebrating the 80th birthday of I.K. Lopatin.* – Sofia - Moscow: Pensoft Publ., 2005. – P. 143-151.
32. Mikhailov, Yu.E. On some *Crosita*-like *Chrysolina* and *Chrysolina*-like *Crosita*, or what is *Chrysomela rugulosa* Gebler really? (Coleoptera, Chrysomelidae) / Yu.E. Mikhailov, J.-C. Bourdonne // *Nouv. Revue Ent. (N.S.)*. – 2005. – Vol. 22, Fasc. 3. – P. 233-241.
33. Mochalov, S. Consequences of large-scale windthrow on the regeneration and biodiversity of boreal forests in the Central Urals / S. Mochalov, P. Moiseev, E. Zoteeva, Yu. Mikhailov, S. Fedorenko, M. Vorobyova, A. Zyusko, R. Lässig, C. Hoffmann // *Forests in the Balance: Linking Tradition and Technology: abstracts of XXII IUFRO World Congress, 8-13 August 2005, Brisbane, Australia.* – The International Forestry Review. – 2005. – Vol. 7(5). – P. 229.
34. Михайлов, Ю.Е. О листоедах - эндемиках Урала, или что такое *Chrysolina poretzkyi* Jacobson (Coleoptera, Chrysomelidae) / Ю.Е. Михайлов // *Изв. Челябинского науч. центра.* – 2006а. – Вып. 1 (31). – С. 114 - 118.
35. Михайлов, Ю.Е. Новый вид из подрода *Anorachys* Motschulsky, 1860 рода *Chrysolina* Motschulsky, 1860 (Coleoptera, Chrysomelidae) из Южного Приморья / Ю.Е. Михайлов // *Евразийский энтомолог. журн.* – 2006б. – Т. 5, Вып. 2. – С. 135-136.

36. Михайлов, Ю.Е. Проблемы систематики аркто-альпийских таксонов на примере жуков-листоедов подрода *Pleurosticha* Motsch. рода *Chrysolina* Motsch. (Coleoptera, Chrysomelidae) / Ю.Е. Михайлов // *Энтомологические исследования в Северной Азии: мат-лы VII Межрегион. совещ. энтомологов Сибири и Дальнего Востока.* – Новосибирск: ИСЭЖ СО РАН, 2006а. – С. 105-107.
37. Михайлов, Ю.Е. О типах и статусе *Chrysolina sylvatica* (Gebler, 1823) и *Chrysolina subcostata* (Gebler, 1848) из подрода *Pleurosticha* Motschulsky, 1860 (Coleoptera, Chrysomelidae) / Ю.Е. Михайлов // *Евразийский энтомолог. журн.* – 2006г. – Т. 5, Вып. 4. – С. 292-302.
38. Михайлов, Ю.Е. Жуки-листоеды из аркто-альпийских подродов *Arctolina* Kontkanen и *Pleurosticha* Motschulsky рода *Chrysolina* Motschulsky на Урале (Coleoptera, Chrysomelidae) / Ю.Е. Михайлов // *Изв. Челябинского науч. центра.* – 2006д. – Вып. 4 (34). – С. 110-114.
39. Михайлов, Ю.Е. История изучения фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Урала и современное состояние ее изученности / Ю.Е. Михайлов // *Леса Урала и хозяйство в них: сб. науч. тр.* – Вып. 28. – Екатеринбург: ГОУ ВПО УГЛТУ, 2006е. – С. 234-242.
40. Михайлов, Ю.Е. Новые находки жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) в Западной Сибири / Ю.Е. Михайлов, А.А. Агучин // *Евразийский энтомолог. журн.* – 2006. – Т. 5, Вып. 3. – С. 239-244.
41. Mikhailov, Yu.E. Larval phases and ecology of *Chrysolina* (*Pezocrosita*) *sahlbergiana* (Coleoptera, Chrysomelidae) / Yu.E. Mikhailov // *Ent. Review.* – 2006. – Vol. 86, N 5. – P. 601-604.
42. Mikhailov, Yu.E. Past and future impact of global climate change on the insect diversity in the Ural Mountains / Yu.E. Mikhailov // *Climate changes and their impact on boreal and temperate forests: abstracts of International conference.* – Ekaterinburg, 2006. – P. 64-65.
43. Михайлов, Ю.Е. К познанию подрода *Pleurosticha* Motschulsky, 1860 (Coleoptera, Chrysomelidae, *Chrysolina*). 2. Виды с южного края ареала / Ю.Е. Михайлов // *Евразийский энтомолог. журн.* – 2007а. – Т. 6, Вып. 3. – С. 255-264.
44. Mikhailov, Yu.E. On the northernmost distribution of leaf beetles of the genus *Oreomela* (Coleoptera, Chrysomelidae): New species from mountains of southern Siberia / Yu.E. Mikhailov // *Ent. Review.* – 2007. – Vol. 87, N 6. – P. 740-749.
45. Mikhailov, Yu.E. A new species of the genus *Chrysolina* Motsch. (Coleoptera, Chrysomelidae) from the mountains of Tuva and Buryatia / Yu.E. Mikhailov // *Ent. Review.* – 2007а. – Vol. 87, N 8. – P. 1038-1040.
46. Михайлов, Ю.Е. О вертикальном распространении листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) в горах Южной Сибири / Ю.Е. Михайлов // *Тр. Ке-*

- меровск. отд. Русского энтомол. об-ва. – Вып. 6. Энтомологические исследования в Западной Сибири. – Кемерово: Юнити, 2008в. – С. 79-87.
47. Михайлов, Ю.Е. История изучения и современное состояние изученности жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Алтая / Ю.Е. Михайлов // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: мат-лы Междунар. конф. – Ч. 1. – Горно-Алтайск, 2008г. – С. 141-146.
48. Mikhailov, Yu.E. Body colouration in the leaf beetle genera *Oreina* Chevz. and *Crosita* Motsch. and trends in its variation / Yu.E. Mikhailov // Research on Chrysomelidae. – Vol. 1. – Leiden: Brill Acad. Publ., 2008. – P. 129-148.
49. Mikhailov, Yu.E. A contribution to the knowledge of leaf beetles of the subgenus *Arctolina*, genus *Chrysolina* (Coleoptera, Chrysomelidae) / Yu.E. Mikhailov // Ent. Review. – 2008a. – Vol. 83, N 9. – P. 1132-1141.
50. Mikhailov, Yu.E. Alpine invertebrate diversity of the Urals: common problems, useful experience and promising prospects / Yu.E. Mikhailov // Global change and sustainable development in mountain regions: abstracts of the COST Strategic Workshop, 7-9 April 2008. – Innsbruck, 2008b. – P. 45.
51. Mikhailov, Yu.E. Invertebrate monitoring at GLORIA target regions: the first results from the Urals and need for global networking / Yu.E. Mikhailov // Mountain Forum Bulletin. – 2009. – Vol. 9, N 2. – P. 44-46.
52. Михайлов Ю.Е. Семейство Megalopodidae. Семейство Chrysomelidae / Ю.Е. Михайлов, О.Е. Чашина // Насекомые Лазовского заповедника. – Владивосток: Дальнаука, 2009. – С. 171-181.
53. Petitpierre, E. Chromosomal evolution and trophic affiliation in the genus *Chrysolina* (Coleoptera: Chrysomelidae) / E. Petitpierre, Yu. Mikhailov // Research on Chrysomelidae. – Vol. 2. – Leiden: Koninklijke Brill, 2009. – P. 225-234.
54. Михайлов, Ю.Е. Зоогеографическое районирование Алтая на основе фауны жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) / Ю.Е. Михайлов // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: мат-лы II Междунар. конф. – Горно-Алтайск, 2010. – С. 76-79.