

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЮЖНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР



Ростов-на-Дону
Издательство ЮНЦ РАН
2007

STUDIES
OF THE SOUTHERN SCIENTIFIC CENTRE
OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

Issue III

BIODIVERSITY AND TRANSFORMATION
OF MOUNTAIN ECOSYSTEMS
OF CAUCASUS

Editor-in-Chief:

Academician of the Russian Academy of Sciences (RAS) G.G. Matishov

Scientific editor:

Dr (Biology) N.V. Lebedeva

Editorial Board:

PhD (Biology) Yu.G. Arzanov, PhD (Biology) A.V. Ponomaryov

Reviewers:

Dr (Geography) A.A. Likhovid,
Dr (Geology-Mineralogy) N.N. Pogrebnov

Rostov-on-Don
SSC RAS Publishing
2007

ТРУДЫ
ЮЖНОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Том III

БИОРАЗНООБРАЗИЕ
И ТРАНСФОРМАЦИЯ ГОРНЫХ
ЭКОСИСТЕМ КАВКАЗА

Главный редактор серии:
академик Г.Г. Матишов

Ответственный редактор выпуска:
доктор биологических наук Н.В. Лебедева

Редколлегия:
кандидат биологических наук Ю.Г. Арзанов,
кандидат биологических наук А.В. Пономарев

Рецензенты:
доктор географических наук А.А. Лиховид,
доктор геолого-минералогических наук Н.Н. Погребнов

Ростов-на-Дону
Издательство ЮНЦ РАН
2007

УДК 502.1: 574.4/.5(479)

Т77

Труды Южного научного центра Российской академии наук / Гл. ред. акад. Г.Г. Матишов. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. 320 с. ISSN 1993-6621.

Том 3: Биоразнообразие и трансформация горных экосистем Кавказа / Отв. ред. Н.В. Лебедева. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. 320 с. Ил.: 74. Табл.: 42.

ISBN 978-5-902982-27-2

В сборнике трудов представлены статьи научных сотрудников Южного научного центра РАН и других академических учреждений, преподавателей и аспирантов университетов, а также зарубежных ученых, содержащие результаты научных исследований по изучению биологического разнообразия (флористические и фаунистические исследования, работы по экологии и биологии отдельных видов и групп живых организмов, в том числе грибов, водорослей, высших растений, членистоногих, птиц и млекопитающих), а также статьи по исследованию природных и антропогенных изменений в горных экосистемах Кавказа.

Издание предназначено для ботаников, зоологов, экологов, геологов и географов, преподавателей, аспирантов и студентов биологических, географических и геологических факультетов университетов.

Ил. — 74. Табл. — 42.

Studies of the Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences / Editor-in-Chief Academician of RAS G.G. Matishov. Rostov-on-Don: SSC RAS Publishing, 2007. 320 p. ISSN 1993-6621.

Issue 3: Biodiversity and Transformation of Mountain Ecosystems of Caucasus / Scientific editor N.V. Lebedeva. Rostov-on-Don: SSC RAS Publishing, 2007. 320 p. Fig.: 74. Tabl.: 42.

Studies of the Southern Scientific Centre of RAS scientists and other academic institutions are collected in the publication. Professors, PhD students, and foreign scientists publish the results of scientific researches on biological diversity (the researches on flora and fauna, works on ecology and biology of several species and groups of organisms, including fungi, algae, higher plants, arthropoda, birds, and mammals), and articles on natural and anthropogenic changes in Caucasus mountain ecosystems.

The book is meant for botanists, zoologists, ecologists, geologists and geographers; professors and PhD students and students of biological, geographical, and geological faculties of universities.

Figures – 74. Tables – 42.

ISBN 978-5-902982-27-2

© Южный научный центр РАН, 2007

© Коллектив авторов, 2007

УДК 595.767.29: 591.9(1–924.72/.76)

**ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЖУКОВ-ЧЕРНОТЕЛОК ТРИБЫ HELORINI
(COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) НА КАВКАЗЕ
И В ПРЕДКАВКАЗЬЕ**

М.В. Набоженко

В статье рассмотрено ландшафтно-биотопическое распределение жуков-чернотелок трибы Helorini на Кавказе. Трибу Helorini в целом можно охарактеризовать как группу, демонстрирующую переход от мезофильного лесного образа жизни к обитанию в засушливых условиях открытых ландшафтов. В связи с переходом группы к эпигеобионтному образу жизни у многих таксонов выработались морфоадаптации, которые наиболее ярко проявляются в строении эпиплевр, надкрылий и ротового аппарата. Ландшафтно-биотопическая приуроченность достаточно четко проявляется на уровне надвидовых таксонов и групп видов внутри одного подрода или рода. В пределах региона виды трибы обычны практически для всех основных типов биотопов и зональных высотных поясов. Благодаря крайне широкому спектру ландшафтов на сравнительно небольшой территории Кавказского перешейка, а также горной изоляции, триба Helorini представлена здесь весьма значительным числом таксонов родового и видового рангов, в том числе эндемичных и субэндемичных.

Ландшафтно-биотопическое распределение

Кавказский перешеек благодаря разнообразию ландшафтов и орографическим особенностям является одним из наиболее сложных фаунистических «узлов» Западной Палеарктики. Сложной представляется поэтапная история формирования фауны этого сравнительно небольшого региона, находящегося на стыке зоогеографических областей. Пути формирования фауны Кавказа на примере жесткокрылых убедительно отражены в фауно-генетических реконструкциях, выполненных Г.М. Абдурахмановым (1988). Чтобы достичь четкого понимания процессов автохтонного становления фауны, необходимо подробно исследовать ландшафтное и биотопическое распределение таксонов в связи с их распространением. Удобным объектом для таких исследований являются малоподвижные нелетающие группы, включающие большое количество региональных эндемиков, виды которых достаточно четко дифференцированы по биотопической приуроченности. Всем этим требованиям отвечает триба Helorini, представители которой освоили практически все ландшафтные зоны.

Представители трибы Helorini (семейство Tenebrionidae) обитают во всех ландшафтных зонах и высотных поясах Кавказа и Предкавказья. При этом спектр занимаемых ими биотопов весьма широк. Чернотелок трибы можно разделить на две крупные экологические группы: дендробионты и эпигеобионты. Это деление носит условный характер, так как между характерными представителями

этих двух групп существует множество промежуточных вариантов биотопической приуроченности даже на уровне разных популяций одного вида. В целом трибу можно охарактеризовать как переходную от типично мезофильного дендробионтного к ксерофильному эпигеобионтному образу жизни.

Дифференциация жуков-чернотелок трибы Helorini на экологические комплексы обусловлена не только разнообразием ландшафтов в регионе, но и полиморфией самой группы, тенденциями к ксероморфности наряду с архаичностью многих мезофильных ветвей трибы. Чрезвычайно большую роль в биотопическом распределении и расселении Helorini оказывает эдафический фактор, особенно плотность и механическая структура почвы. Относительно четкая ландшафтная и биотопическая приуроченность Helorini характерна для надвидовых таксонов (или, по крайней мере, групп видов).

Род *Nalassus* Mulsant et Rey, 1854

Виды этого обширного рода занимают практически все биотопы в пределах региона, и на его примере можно показать весь спектр переходов от дендробионтного образа жизни к эпигеобионтному. Ранее была сделана ревизия видов этого рода в пределах Абхазии (Набоженко, 2001, 2005а).

Подрод *Nalassus* Mulsant et Rey, 1854. Виды номинативного подрода являются в подавляющем большинстве лесными обитателями (исключение составляет европейский вид *Nalassus convexus* (Allard, 1876), который отмечен и в субальпийском, и в лесном поясе Альп). В исследуемом регионе распространен один вид этого подрода (*N. brevicollis* (Krynicky 1832)). Второй, близкий, вид *N. dermestoides* (Illiger, 1794) известен из Восточной Европы, где распространен до Днепра. *N. brevicollis* отмечен на Западном Кавказе (на юг до долины р. Бзыбь) и на Центральном Кавказе (Лесистый, Пастбищный и Скалистый хребты вплоть до долины р. Ардон в Северной Осетии). Вид также широко распространен в Предкавказье. Практически на всем протяжении ареала приурочен к низко- и среднегорьям, обитает на стволах лиственных пород деревьев (дуб, клен, ясень, липа, плодовые). В долине Ардона (пос. Зинцар) в массе отмечен в кронах сосны. Питается лишайниками, выползая ночью или в сумерках на стволы и ветви деревьев. На Северо-Западном Кавказе этот вид редко отмечается на остепненных вершинах, под камнями и в других укрытиях.

Подрод *Helopocerodes*. Представители этого подрода распространены в аридных и субаридных ландшафтах, заселяя в основном ксерофильные станции. Однако многие виды *Helopocerodes* сохраняют связь с древесными и кустарниковыми растениями даже в условиях азиатских пустынь. В степных биотопах предкавказских степей и низкогорьях Северной Осетии (долина Ардона, вплоть до Унальской аридной котловины) обитают *N. lutschniki* Nabozhenko, 2001 и *N. dissonus* Nabozhenko, 2001, встречающиеся под камнями и в различных укрытиях. В горных степях Восточного Кавказа, Крыма, Восточной Турции встречаются соответственно *N. kalashiani* Nabozhenko, 2001, *N. romashovi* Nabozhenko, 2001 и *N. kaszabi* Nabozhenko, 2001. По данным А.В. Богаче-

ва (1946), *N. cyrensis* (Bogachev, 1946) обитает в пойменных лесах Куры, где встречается в старых тополях, ходах личинок усачей рода *Rhaesus* Motschulsky, 1875. Наиболее политопным является *N. faldermanni* (Dejean in Faldermann, 1837). На территории равнинного Предкавказья этот вид распространен в степной зоне, но приурочен к лесным стадиям (балки, овраги и т.д.), где встречается под отставшей корой деревьев широколиственных пород. На Восточном Кавказе *N. faldermanni* распространен в горных степях, на побережье Каспия и в долинах крупных рек Дагестана (реки Аварское и Андийское Койсу, пос. Сулак) встречается в песках под кустами тамариска, во внутригорном Дагестане часто обитает в лесных биотопах, встречаясь на стволах сосен и плодовых деревьев. Иногда популяции этого вида занимают песчаные биотопы. Так, на Таманском полуострове изолированная популяция *N. faldermanni* обитает в толще песка под кустами полыни, а в Ставрополье (пос. Благодарный) — на плотных песчаных почвах под камнями. В Закавказье и на Восточном Кавказе вид распространен в горных степях, где встречается в трещинах почвы и под камнями, а также в редколесьях и лесах (Талыш, пос. Мегри). Характерно, что в редколесьях он встречается как в открытых микробиотопах — на сухих лугах, степных склонах, — так и под корой кустарников и деревьев. Ю.Б. Бызова и М.С. Гиляров (1956) отмечают, что в Волгоградской области имаго *N. faldermanni* встречались исключительно под пологом леса, а личинки собраны в почве в прилегающих степных биотопах. Следует упомянуть также и о восточно-казахстанских видах *Helopocerodes*, которые обитают в песчаных пустынях, зарослях саксаула (пустыня Муюнкум) или в корнях травянистой и кустарниковой растительности (Прибалхашье) (Медведев, 1987б).

Подрод *Caucasonotus* Nabozhenko, 2000 можно достаточно четко разделить на две группы видов: обитатели лесов и альпийских лугов. Первую группу образуют виды *N. glorificus* Seidlitz, 1896, *N. ludmilae* Nabozhenko, 2001, *N. colchicus* Nabozhenko, 2001, обитающие в широколиственных и смешанных лесах на стволах лиственных и хвойных деревьев. При этом наблюдается четкое распределение видов по поясам и микробиотопам (Набоженко, 2005а). Другие представители подрода *Caucasonotus* (*N. dombaicus* Nabozhenko, 2000, *N. alanicus* Nabozhenko, 2000, *N. adriani* Reitter, 1922, *N. zakatalensis* Nabozhenko, 2001, *N. svaneticus* Nabozhenko et Dzhambazishvili, 2001) являются типичными альпийскими видами, обитая на высоте 2300–3000 м под камнями, в трещинах почвы, сухих органических остатках растительного происхождения. Надо отметить, что в альпийских ландшафтах эти виды приурочены к более сухим, хорошо прогреваемым степным участкам на южных склонах. Типичным для субальпийского пояса является *N. diteras* (Allard, 1876), чаще всего встречающийся на сухих каменистых участках. В ксерофитных условиях Закавказья и Восточного Кавказа этот вид поднимается до альпийского и даже субнивального поясов.

Подрод *Helopondrus* Reitter, 1922. Так же как и виды подрода *Caucasonotus*, разделяется на две экологические группы: типичные лесные мезофилы и обитатели степных или горностепных ландшафтов. Несколько видов можно оха-

рактировать как альпийские, но и в этом случае они приурочены к наиболее ксерофитным горно-степным участкам ландшафта. К первым относятся *N. lineatus* Allard, 1876, *N. gloriosus* Faldermann, 1837, *N. arcanus* Nabozhenko, 2001, *N. abkhazicus* Nabozhenko, 2001. Все они являются обитателями широколиственных лесов низко- и среднегорий. Первый вид в массе отмечен на черноморском побережье Кавказа, где локально распространен от Туапсе до Сухуми. Ареал другой популяции *N. lineatus* ограничен гирканскими лесами в пределах Южного Прикаспия. *N. abkhazicus*, первоначально описанный в подроде *Caucasonotus* и позже отнесенный к подроду *Helopondrus* (Набоженко, 2002а, 2005а), обитает в районе слияния рек Бзыбь и Гега, питаясь мхами на листовенных породах (каштан, ясень, граб и др.). *N. gloriosus* питается лишайниками на многих листовенных породах деревьев, встречается чаще всего на буке. Биология *N. arcanus*, известного только по голотипу, не изучена, однако уверенно можно говорить о его лесном мезофильном образе жизни, так как этот вид был пойман во влажных каштановых лесах низко- и среднегорий Аджарии. Наиболее политопным видом является *N. sareptanus*, широко распространенный в европейских степях, характерный для богато-разнотравно-типчачово-ковыльных степей. На севере ареала (Ульяновская область) он населяет интразональные участки ландшафта — меловые склоны (устное сообщение А.Ю. Исаева), а в самых южных точках распространения (Адыгея, Абхазия) обитает на низкотравных лугах. На Таманском полуострове вид был собран на солончаках в трещинах почвы и в корнях можжевельника на меловых обрывах. В ранневесенний период (март, первая декада апреля) перезимовавшие особи этого вида встречаются под корой листовенных пород, а уже в апреле-мае переселяются в прилегающие степные биотопы, где спариваются и размножаются. Ряд видов с Кавказа, из Ирана и Копетдага (*N. adzharicus* Nabozhenko et Dzhabazishvili, 2001, *N. cambyses* Seidlitz, 1896, *N. angari* (Medvedev, 1999)) встречается в горных степях или на степных участках альпийских ландшафтов.

Род *Ectromopsis* Antoine, 1949

Этот род представлен в исследуемом регионе двумя ранневесенними видами (Набоженко, 2005б), один из которых — *E. tantillus* Ménériés, 1848 — обитает в песчаных полупустынях Северо-Западного Прикаспия и Западного Казахстана, где приурочен к плотным песчаным почвам; весной он встречается в толще песка под кустарниками и корнях травянистых растений, часто также выкашивается сачком с травянистой растительности. Второй вид — *E. bogatschevi* (Iablokoff-Khnzorian, 1957) — обитает в глинистой полупустыне равнинной Армении (пос. Советашен).

Род *Zophohelops* Reitter, 1902

Единственный представитель этого горно-центральноазиатского рода на Кавказе — *Z. pullus* (Seidlitz, 1896) — обитает в высокогорных районах Южной Армении и Нахичевани в альпийском поясе (2500–3000 м) под камнями

и в различных укрытиях. Следует отметить, что многие тянь-шаньские виды рода *Zophohelops* также приурочены к высокогорным альпийским ландшафтам, где доходят до уровня снегов (Медведев, 1987а).

Род *Cylindrinotus* Faldermann, 1837

Почти все виды этого рода являются эпигеобионтами и обитают в горно-степных ландшафтах Закавказья и Восточной Турции, где встречаются на высотах до 2600 м, причем в ксерофитных астрагаловых горных степях часто предпочитают более мезофитные условия — понижения и впадины с густой луговой растительностью. Лишь один вид — *C. batesi* Allard, 1876 — является лесным и встречается в горно-лесных ландшафтах Северо-Восточной Турции (провинция Артвин), где отмечен исключительно на стволах бука, густо поросших лишайником. М.Я. Джамбазишвили (2000) отметила *C. bellator* (Reitter, 1901) как лесной вид, однако данные этикетирования в коллекциях этого не подтверждают.

Род *Odocnemis* Allard, 1876

В Малой Азии, Сирии и Северной Африке подавляющее число видов этого рода населяет горные ландшафты, где они приурочены к лесным биотопам. Ряд видов характерен для горно-степных ландшафтов. В Закавказье и Восточной Турции (провинция Карс) обитает один вид этого рода — *O. recticollis* (Allard, 1876), — отмеченный в горных степях Западной Армении. Два близких вида подрода *Heloponotus* Reitter, 1922 четко разделены биотопически. *O. perplexus* (Ménétriés, 1848) встречается локально, исключительно в европейских степях, на участках интразонального характера (меловые склоны, сухие глинистые обнажения); на востоке ареала вид обитает на плакоре сухих типчаково-ковыльных степей, а отдельные его популяции отмечены в лесостепной зоне (Курская и Белгородская области). Второй вид — *O. douei* (Allard, 1876) — обитает в лесной зоне Южного Крыма в лесных биотопах. Питается на стволах широколиственных пород, заросших лишайником.

Род *Armenohelops* Nabozhenko, 2002

Точных сведений о биотопическом распределении *Armenohelops* нет. Согласно данным этикетирования, виды рода являются обитателями субаридных низкогорных редколесий.

Род *Eustenomacidius* Nabozhenko, 2006

На Кавказе представлен эндемичным подродом *Caucasohelops* Nabozhenko, 2006, два подвида которого приурочены к ксерофитным ландшафтам Тальша и Нахичевани.

Род *Adelphinus* Fairmaire & Coquerel, 1866

На Кавказе род представлен одним эндемичным видом (*A. ordubadensis* Reitter, 1890), обитающим в полупустынных районах Южной Армении и Азербайджана (Нахичевань). Имаго активно летают, питаются на солянках.

Род *Helops* Fabricius, 1775

Представители этого рода являются исключительно мезофильными лесными обитателями. В Крыму и на Кавказе подвид *H. coeruleus steveni* Krynicky, 1837 встречается в смешанных, реже в широколиственных лесах, под корой хвойных (пихта) и лиственных (бук, дуб, каштан, ясень и др.) пород. Талышский подвид *H. coeruleus talyshensis* Bogachev, 1949 встречается в трухлявой древесине и под корой широколиственных пород, в основном дуба каштановолистного.

Род *Probaticus* Seidlitz, 1896

В целом представителей рода можно назвать умеренными ксерофилами. Многочисленные представители подродов *Probaticus* распространены в субаридных ландшафтах Восточной Европы, Средиземноморья, Закавказья, Ирана. В исследуемом регионе отмечены только виды подрода *Pelorinus* Vauloger, 1900. В целом виды *Pelorinus* имеют тенденцию к ксерофильному образу жизни. Как и многие другие представители трибы, ряд видов этого подрода перешел к обитанию в открытых степных ландшафтах, а остальные не утратили связи с древесной растительностью, предпочитая все же наиболее засушливые биотопы (сосновые леса на скалах, аридные редколесья, хорошо прогреваемые сады). Один из закавказских видов (*Probaticus vicinus* (Allard, 1876)), по данным А.В. Богачева (1938) и С.М. Яблокова-Хнзоряна (Iablokoff-Khnzorian, 1964), обитает в редколесьях Нахичевани и Южной Армении на стволах деревьев. Еще два вида, известные из Талыша — *P. prometheus* Reitter, 1902 и *P. quadricollis* (Baudi, 1876), — характерны для горных астрагаловых степей. *P. subrugosus* (Duftschmidt, 1812), широко распространенный в европейских степях (в том числе и Предкавказье), занимает в основном интразональные степные участки (ксерофитные каменистые, глинистые и меловые склоны).

Род *Entomogonus* Solier, 1848

Широко представлен в низко- и среднегорных ландшафтах Армянского нагорья, Малой Азии и Ближнего Востока, где встречается в условиях, сходных с таковыми у *Probaticus*. С.М. Яблоков-Хнзорян (1957) отмечает, что «виды этой группы связаны с мезофитной средой». *E. clavimanus* Reitter, 1903 обитает на степных склонах, густо поросших кустарниковой растительностью и редколесьем, в корнях кустарников и на стволах деревьев. Второй вид — *E. amandanus* Reitter, 1901 — обитает, по данным С.М. Яблокова-Хнзоряна (1957), в можжевелевом редколесье.

Род *Hedyphanes* Fischer de Waldheim, 1920

Все виды этого рода являются ксерофилами и обитают в полупустынях и пустынях на плотных почвах, чаще всего на солончаках. На Кавказе *Hedyphanes* представлен 4 видами и подвидами (кроме 2 видов, указанных в работе М.В. Набоженко (2002б), в Армении обитает также *H. mannerheimi* Faldermann,

1837). *H. laticollis* Fischer de Waldheim in Ménériés, 1832, характерный для аридных и субаридных ландшафтов Азербайджана (Гобустан, Талыш) и низкогорий Южной Армении, обитает в полынно-гингизовых или астрагаловых полупустынях на сухих глинистых участках с большим количеством трещин и полостей. Дагестанский подвид *H. laticollis nycterinoides* Faldermann, 1837, по данным Н.С. Калюжной (1982) и устному сообщению Г.С. Медведева, встречается на солончаках внутригорных котловин. *H. tagenioides* является пустынным обитателем и обитает под *Salsola* на засоленных почвах (Iablokoff-Khnzorian, 1964). *H. mannerheimi* характерен для аридных ландшафтов Центральной Армении.

Род *Catomus* Allard, 1876

Так же как и виды предыдущего рода, виды *Catomus* являются ксерофилами и встречаются в аридных ландшафтах на плотных глинистых почвах. Единственный представитель этого рода на Кавказе *C. antoniae* Reitter, 1890, по данным этикетирования сборов С.М. Яблокова-Хнзоряна, обитает в глинистой полупустыне долины Аракса.

Наибольшее видовое разнообразие *Helopini* отмечено в горных областях, что связано с наличием пространственной изоляции и биологическими особенностями группы (малоподвижность и неспособность к полету).

Обитание, как в ксерофитных, так и в мезофитных стациях, накладывает отпечаток на морфологию имаго *Helopini*. Несмотря на то, что многие виды трибы встречаются в пустынях и полупустынях, они и там всегда предпочитают более мезофитные стации. Наличие хорошо развитых мембранозных образований в ротовом аппарате и между стернитами брюшка, отсутствие субэлитральной полости, слабая склеротизация покровов по сравнению с другими пустынными чернотелками говорят о невозможности обитания видов *Helopini* в резко ксерофитных условиях. Тем не менее, в связи с переходом к жизни в открытых ландшафтах, у группы выработался ряд приспособлений к обитанию в условиях дефицита влаги. В первую очередь это касается строения надкрылий: морфологические преобразования шли в направлении их большей склеротизации и плотного смыкания по шву, а также утолщения эпиплевр. Наиболее склеротизованными покровами обладают виды рода *Hedyphanes*, а также ряд видов *Catomus*, *Probaticus* и *Entomogonus*. Ксероморфностью можно назвать также полную или частичную редукцию точечных рядов на надкрыльях и уплощение междурядий, что характерно для видов родов *Hedyphanes*, *Cylindrinotus*. Наиболее разнообразно адаптации к условиям засушливого или влажного климата проявляются в строении эпиплевр. Так, у подавляющего большинства мезофильных видов рода *Nalassus* эпиплевры и верхний край эпиплевр (боковой край надкрылий) не доходят до вершины надкрылий, резко сужаясь перед вершиной. У видов *Zophohelops*, *Ectromopsis*, *Xanthomus* Mulsant, 1854 эпиплевры также не доходят до верши-

ны надкрылий, но в этом случае они сужаются постепенно, а верхний край эпиплевр очень узкий и часто не виден сверху. Напротив, у *Cylindrinotus*, многих *Odocnemis*, *Caucasohelops*, обитающих в более ксерофитных условиях, эпиплевры и их верхний край доходят до вершины надкрылий. В этом же направлении происходит преобразование эпиплевр и в подтрибе *Helopina*. Например, у наиболее ксерофильных видов рода *Hedyphanes* эпиплевры доходят до вершины надкрылий, а верхний край эпиплевр на вершине значительно расширен и образует своеобразную горизонтальную площадку. У видов *Entomogonus* эпиплевры доходят до шовного угла надкрылий, а вершина надкрылий часто образует толстые хвостовые лопасти. У более мезофильных *Probatiscus* и *Helops* эпиплевры не доходят до вершины и, постепенно утончаясь, сходят на нет.

Подведем некоторые итоги по ландшафтно-биотопическому распределению жуков-чернотелок трибы *Helopini*.

1. Трибу *Helopini*, в целом можно охарактеризовать как группу, демонстрирующую переход от мезофильного лесного образа жизни к обитанию в засушливых условиях открытых ландшафтов.

2. В связи с переходом группы к эпигеобионтному образу жизни у многих таксонов выработались морфоадаптации, которые наиболее ярко проявляются в строении эпиплевр, надкрылий и ротового аппарата.

3. Ландшафтно-биотопическая приуроченность достаточно четко проявляется на уровне надвидовых таксонов и групп видов внутри одного подрода или рода. В пределах региона виды трибы обычны практически для всех основных типов биотопов и зональных высотных поясов.

4. Благодаря широкому разнообразию ландшафтов на сравнительно небольшой территории Кавказского перешейка, а также горной изоляции, триба *Helopini* представлена здесь весьма значительным числом таксонов родового и видового рангов, в том числе эндемичных и субэндемичных.

Трофические связи

Пищевой режим жуков-чернотелок тесно связан с образом жизни и условиями обитания. Как уже подчеркивалось выше, для трибы *Helopini* характерной чертой является переход от дендробионтного образа жизни к обитанию в открытых ландшафтах. При этом ландшафтное распределение и характер занимаемых биотопов весьма разнообразны: от влажных субтропических гирканских и колхидских лесов до песчаных пустынь и субнивального пояса гор. В тесной зависимости от ландшафтной и стациальной приуроченности видов находится и их пищевой режим, который в широком смысле можно охарактеризовать как переход от лишенефагии к сапро- и фитофагии. По характеру питания *Helopini* можно разделить на несколько групп: сапрофитофаги и лишенефаги. Фитофагия в чистом виде у чернотелок встречается редко. Не являются исключением и *Helopini*. Наиболее ярко тенденция к фитофагии проявляется у пустынных видов трибы. Так, представители рода *Hedyphanes*, распространенные в аридных

и семиаридных ландшафтах и обитающие в большинстве своем на солончаках и засоленных плотных почвах, активно потребляют зеленые побеги солянок. По данным А.В. Богачева (1938) и С.М. Яблокова-Хнзоряна (Iablokoff-Khnzorian, 1964), а также по нашим наблюдениям, кавказские виды *Hedyphanes* (*H. tagenioides*, *H. laticollis*) питаются преимущественно солянками. На *Salsola* также в массе отмечается *Adelphinus ordubadensis*. *Ectromopsis tantillus* является ранневесенним видом и в марте-апреле активно поедает молодые побеги полупустынных эфемеров и эфемероидов. М.Г. Непесова (1980) делит чернотелок Туркмении на четыре группы по характеру питания и относит туркменские виды *Hedyphanes* к группе фитофагов. Несомненно, что фитофагия играет существенную роль в питании видов *Hedyphanes*, но необходимо подчеркнуть, что значительную часть рациона составляют также растительные остатки. Косвенно это подтверждается и особенностями строения мандибул Helopini, в том числе и видов рода *Hedyphanes*. У типичных чернотелок-фитофагов (например, виды триб Erodini и Epitragini) мандибулы имеют сильно коническую форму, острые вершинные зубцы, хорошо развитый резцовый зубец, режущий резцовый край, а также крупную грубую терку на поверхности резцовой области (Медведев, 1959). Такой тип мандибул служит для перегрызания и перетирания зеленых растительных побегов. Мандибулы Helopini (включая *Hedyphanes*) имеют строение, типичное для лесных чернотелок подсемейства Tenebrioninae: форма мандибул удлинённая, вершинные зубцы тупые и коротко закругленные на вершине, резцовый зубец слабо развитый, резцовый край не режущий, грубая терка на поверхности резцовой области отсутствует. При этом внутренние стенки молярного выступа имеют очень тонкую и густую ребристость, образующую тонкую терку (подобное образование имеется также у многих тропических групп Tenebrioninae), служащую для перетирания мягких растительных остатков. Медведев (1959), изучавший строение мандибул на примере *H. seidlitzi*, также отмечает архаичный тип питания Helopini растительным детритом. Все вышесказанное говорит в пользу того, что даже пустынных представителей трибы Helopini следует относить скорее к фитосапрофагам, нежели к типичным чернотелкам-фитофагам. К фитосапрофагам, вероятно, относятся многие (но не все) виды *Catomus*, обитающие в сходных с *Hedyphanes* условиях.

К этой же группе можно отнести Helopini, обитающих в степных, горно-степных и альпийских ландшафтах, в питании которых преобладающую роль играют органические остатки растительного происхождения или лишайники, но в период ранней весенней вегетации в рацион входят и живые побеги растений. К таковым можно отнести *Nalassus sareptanus*, *Odocnemis recticollis*, *O. perplexus*, виды родов *Probatiscus*, *Entomogonus*, *Cylindrinotus*, а также виды *Nalassus*, *Zophohelops*, обитающие в альпийском поясе гор.

Наиболее архаичная пищевая специализация характерна для видов Helopini, ведущих лесной образ жизни и обитающих в лесных ландшафтах на стволах и ветвях лиственных и хвойных пород деревьев. Почти без исключения они от-

носятся к лишенефагам. Необычное питание выявлено для европейского вида *Nalassus laevioctostriatus* (Goeze, 1777). Вид питается зелеными водорослями *Pleurococcus* sp., покрывающими кору деревьев. Пищеварительные соки этого вида не содержат ферментов, расщепляющих целлюлозную оболочку водорослей, поэтому усваиваются лишь клетки, разрушенные механически, во время жевания и проглатывания.

В заключение необходимо упомянуть о пищевой специализации личинок Helopini, которые являются в целом ризофагами. В работе Ю.Б. Бызовой и М.С. Гилярова (1956) приводятся литературные данные о возможности хищничества личинок Helopini. Однако, как показано в этой же работе, строение мандибул, имеющих типичные жевательные поверхности, свойственные фито- и сапрофагам, исключает такую возможность.

Список литературы

1. Абдурахманов Г.М. Восточный Кавказ глазами энтомолога. Махачкала: Даг. кн. изд-во, 1988. 136 с.
2. Богачев А.В. Список видов жуков из семейств Tenebrionidae и Scarabaeidae (Собраны в Нах. АССР в 1933 г.) // Тр. Зоол. инст. Азерб. фил. АН СССР. 1938. Т. 8. С. 135–154.
3. Богачев А.В. Новый *Cylindronotus* из долины Куры // Доклады АН Азерб. ССР. 1946. Т. 2. Вып. 6. С. 245–247.
4. Бызова Ю.Б., Гиляров М.С. Почвообитающие личинки чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) // Зоологический журнал. 1956. Т. 35. Вып. 10. С. 1493–1509.
5. Джамбазивили М.Я. Каталог жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Грузии // Труды Института зоологии. 2000. Т. 20. С. 185–193.
6. Калюжная Н.С. Обзор жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Северо-Западного Прикаспия // Энтомол. обозр. 1982. Т. 41. Вып. 1. С. 67–80.
7. Медведев Г.С. Типы ротовых аппаратов чернотелок (Tenebrionidae) Туркмении // Зоол. журнал. 1959. Т. 38. Вып. 8. С. 1214–1229.
8. Медведев Г.С. Жуки-чернотелки рода *Zophohelops* Rtt. и близких родов (Coleoptera, Tenebrionidae) Средней Азии и Казахстана // Тр. Зоологического института АН СССР. 1987а. Т. 164. С. 95–129.
9. Медведев Г.С. Обзор жуков-чернотелок рода *Cylindronotus* Fald. (Coleoptera, Tenebrionidae) Казахстана и Средней Азии // Труды Зоологического института АН СССР. 1987б. Т. 170. С. 99–104.
10. Набоженко М.В. О системе трибы Helopini и обзор жуков-чернотелок родов *Nalassus* Mulsant и *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) Европейской части СНГ и Кавказа // Энтомологическое обозрение. 2001. Т. 80. Вып. 3. С. 627–668.
11. Набоженко М.В. Жуки-чернотелки подрода *Helopondrus* Reitter рода *Nalassus* Mulsant (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) Кавказа и сопредельных территорий // Биоразнообразие Кавказа: Материалы IV международной конференции. Махачкала: ИПЭД, 2002а. С. 205–206.
12. Набоженко М.В. Жуки-чернотелки родов *Hedyphanes* Fischer и *Entomogonus* Solier (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) Кавказа // Энтомологическое обозрение. 2002б. Т. 81. Вып. 3. С. 684–692.
13. Набоженко М.В. Распределение видов рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) в Абхазии // Горные экосистемы и их компоненты: Труды Международной конференции, 4–9 сентября 2005 г. Нальчик: Изд-во КБНЦ РАН, 2005а. Т. 2. С. 38–40.
14. Набоженко М.В. Обзор рода *Ectromopsis* Antoine, 1948 (Coleoptera, Tenebrionidae) фауны СНГ // Кавказский энтомологический бюллетень. 2005б. Т. 1. № 2. С. 123–128.
15. Непесова М.Г. Жуки-чернотелки Туркмении (биология и экология). Ашхабад: Ылым, 1980. 210 с.

16. *Яблоков-Хнзорян С.М.* Новые виды жесткокрылых из Армянской ССР и Нах. АССР // Зоол. сборник (Зоологический институт Академии наук Армянской ССР). Вып. 10. Материалы по изучению фауны Арм. ССР. 1957. Вып. 3. С. 153–183.

17. *Iablokoff-Khnzorian S.M.* Bemmerkungen über einige Reitter'sche Typen aus dem Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museum (Coleoptera) // Rovartani közlemények (Folia ent. Hung). 1964. V. 17. N 20. P. 293–315.

Nabozhenko M.V. **Landscape-Biotope Distribution and Trophic Links of Tenebrionid Beetles of the Tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) in the Caucasus and Pre-Caucasus** // Studies of the Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences / Editor-in-chief Academician of RAS G.G. Matishov. Issue 3: Biodiversity and Transformation of Mountain Ecosystems of Caucasus / Scientific editor N.V. Lebedeva. Rostov-on-Don: SSC RAS Publishing, 2007. **P. 242–252.**

Landscape-biotope distribution of the darkling beetles of the tribe Helopini in the Caucasus is considered in the paper. On the whole, the tribe Helopini may be characterized as a group demonstrating the transition from mesophil wood way of life to the distribution in subarid and arid conditions of the open landscapes. Due to the transition of the group to epigeobiont way of life, many taxa formed morphological adaptations, being most strikingly demonstrated in the structure of epipleura, elytra, and oral organs. Landscape-biotope distribution is most apparent at the level of supraspecies taxa and groups of species within one subgenus or genus. Within the bounds of a region, species of the tribe are typical for practically all basic types of biotope and zonal high-altitude belts. Owing to extremely broad spectrum of the landscapes in a relatively small territory of the Caucasian isthmus, as well as to mountain isolation, the tribe Helopini is presented in this region by extremely considerable number of supraspecies and species taxa, including endemic and subendemic ones.