

Оригинальная статья / Original article  
УДК 595.767.29+574.38(479)  
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-16-34

## Трофические связи и экологические ниши жуков-чернотелок рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) на Кавказе и описание нового вида из Абхазии

Максим В. Набоженко<sup>1,2</sup>, Людмила В. Гагарина<sup>3</sup>, Иван А. Чиграй<sup>4</sup>, Светлана В. Набоженко<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Дагестанского федерального исследовательского центра РАН, Махачкала, Россия

<sup>2</sup>Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

<sup>3</sup>Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

<sup>4</sup>Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

<sup>5</sup>Ростовское отделение Русского энтомологического общества, Ростов-на-Дону, Россия

### Контактное лицо

Максим В. Набоженко, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук; 367000 Россия, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45. Тел. +7(8722)674973  
Email [nalassus@mail.ru](mailto:nalassus@mail.ru)  
ORCID <https://orcid.org/0000-0001-7914-7942>

### Формат цитирования

Набоженко М.В., Гагарина Л.В., Чиграй И.А., Набоженко С.В. Трофические связи и экологические ниши жуков-чернотелок рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) на Кавказе и описание нового вида из Абхазии // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 16-34. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-16-34

Получена 12 июля 2022 г.  
Прошла рецензирование 8 августа 2022 г.  
Принята 15 августа 2022 г.

### Резюме

**Цель.** Выявить взаимоотношения видов рода *Nalassus* в одном таксоценозе и разделение экологических ниш при совместном обитании.

**Материал и методы.** Наблюдения и сбор имаго жуков и кормовых объектов проводили в 2020–2022 гг. на территории России в республиках Дагестан, Северная Осетия, Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкесия, в Краснодарском крае и в Абхазии. За питанием жуков в природе наблюдали непосредственно при осмотре ночью с налобными фонарями, а в ряде случаев в лабораторных условиях методом тест-кафетерия. Подсчет численности жуков на определенной площади проводили на трансектах. Численность, половую структуру и активность (питание, спаривание) фиксировали с перерывами от 15 до 25 минут. Измерения температуры осуществляли логгерами в диапазоне от –4 до +40°C, влажности от 0 до 100% каждые 7 минут.

**Результаты.** Представлены сведения о новых местонахождениях для 7 известных ранее видов рода *Nalassus*. Описан новый вид *N. (Caucasonotus) ritsanus* M. Nabozhenko, sp. n. из окрестностей озера Рица в Абхазии и дана его сравнительная характеристика с другими абхазскими видами подрода *Caucasonotus*. Выявлены или дополнены трофические связи для 8 видов рода; для видов рода характерна лихенофагия, впервые установлена фитофагия и сапрофагия, 2 вида оказались альгофагами. Проанализированы численность, половая структура микропопуляций и диапазоны температуры и влажности воздуха в период активности имаго.

**Заключение.** Важнейшей и, возможно, единственной стратегией для снижения конкуренции при совместном обитании *Nalassus* на Кавказе является трофическая специализация. Освоение кавказскими *Nalassus* открытых ландшафтов не сыграло роли в подродовой дифференциации, но частично сопровождалось переходом от лихенофагии к фито- и сапрофагии.

### Ключевые слова

Трофические связи, суточная активность, экологические ниши, *Nalassus*, Кавказ.

# Trophic relations and ecological niches of darkling beetles of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Caucasus and description of a new species from Abkhazia

Maxim V. Nabozhenko<sup>1,2</sup>, Ludmila V. Gagarina<sup>3</sup>, Ivan A. Chigray<sup>4</sup> and Svetlana V. Nabozhenko<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

<sup>2</sup>Dagestan State University, Makhachkala, Russia

<sup>3</sup>Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

<sup>4</sup>Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

<sup>5</sup>Rostov Branch of the Russian Entomological Society, Rostov-on-Don, Russia

## Principal contact

Maxim V. Nabozhenko, Doctor of Biological Sciences, leading researcher, Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences; 367000 Russia, Makhachkala, M. Gadzhiev str. 45, Republic of Dagestan. Tel. +7(8722)674973

Email [nalassus@mail.ru](mailto:nalassus@mail.ru)

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-7914-7942>

## How to cite this article

Nabozhenko M.V., Gagarina L.V., Chigray I.A., Nabozhenko S.V. Trophic relations and ecological niches of darkling beetles of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Caucasus and description of a new species from Abkhazia. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 16-34. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-16-34

Received 12 July 2022

Revised 8 August 2022

Accepted 15 August 2022

## Abstract

**Aim.** To reveal mutual relations between species of the genus *Nalassus* in taxocenes and the division of ecological niches during cohabitation.

**Material and Methods.** Observations and collection of adult beetles and food objects were carried out in 2020–2022 in Dagestan, North Ossetia, Kabardino-Balkaria, Karachay-Cherkessia, Krasnodar Region (Russia) and Abkhazia. The nutrition of beetles was observed directly in nature at night with headlamps, and in some cases in laboratory conditions using the test cafeteria method. The number of beetles per area was counted on 100 × 4 m transects. The number, sexual structure and diurnal activity (feeding, copulation) were observed with the pause of 15 to 25 minutes. We measured temperature (the range from –4 to +40°C) and humidity (the range from 0 to 100%) by loggers every 7 minutes.

**Results.** New localities for seven known species of *Nalassus* are presented. The new species *N. (Caucasonotus) ritsanus* M. Nabozhenko, sp. n. is described from environs of Ritsa Lake in Abkhazia and it is compared with other Abkhazian representatives of the subgenus *Caucasonotus*. We revealed or added information about trophic relations for eight species of the genus; lichenophagy is typical for the majority of species; phytophagy and saprophagy were registered for *Nalassus* for the first time; algophagy was fixed for two species. The number, sex structure in micropopulations and ranges of air temperature and humidity during the period of imagoes activity were analyzed.

**Conclusion.** The most important and perhaps the only strategy for reducing competition in the cohabitation of *Nalassus* in the Caucasus is a trophic specialization. An occupation of open landscapes by Caucasian *Nalassus* did not play a role in the subgeneric differentiation, but was partially accompanied by a transition from lichenophagy to phytophagy and saprophagy.

## Key Words

Trophic relations, diurnal activity, ecological niches, *Nalassus*, Caucasus.

## ВВЕДЕНИЕ

Жуки-чернотелки рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (триба Helorini) широко распространены в Северном Полушарии [1; 2], с центрами разнообразия в Западной Палеарктике (от Атлантики до Ирана) и Восточной Азии [3]. К настоящему времени насчитывается 91 вид этого рода с учетом недавно описанного таксона и новой синонимии [3–5]. Диапазон ландшафтов, в которых обитают эти чернотелки, очень широк: широколиственные и хвойные леса, лесопосадки и лесопарки, альпийские, субальпийские и лесные луга, европейские степи, пустыни (Мююнкум). В Европе с севера ареал ограничен 59-й параллелью, в Азии 48-й параллелью, в Западном полушарии виды рода не встречаются северней 51-й параллели. Южная граница ареала рода проходит по 28-й параллели в Африке и Южном Иране, однако в Восточной Азии виды *Nalassus* распространены до Тропика Рака и даже немного южнее [3]. Виды данной обширной группы не характерны для тайги, тундры, сухих степей и полупустынь Центральной Азии.

Трофические связи видов этого рода изучены слабо. Имаго многих видов относятся к лихенофагам [5–9], известны также случаи альгофагии [10]. Имаго *Nalassus*, как и многие представители трибы Helorini, являются одними из основных потребителей лишайников среди макробеспозвоночных в Северном полушарии. К настоящему времени кормовые лишайники достоверно установлены только для 9 видов [5; 8]. Преимагинальные стадии развития проходят в почве, питание личинок не изучено [10–12]. До недавнего времени удалось частично выявить взаимоотношения видов разных родов этой трибы в одном таксоценозе, в лесах Восточного Средиземноморья [9; 13; 14], однако непонятными остаются механизмы распределения экологических ниш среди симпатричных видов одного рода. Так, в Анатолии и на Кипре чернотелки-лихенофаги образуют, как правило, политаксонные консорции, состоящие из видов 2–4 родов трибы Helorini. Данные виды, обитая на одном дереве, относятся к различным жизненным формам, питаются листоватыми и кустистыми эпифитными лишайниками, нередко активны в различное время суток. На Большом Кавказе известно всего лишь 4 рода трибы Helorini, 3 из которых представлены только одним видом, а род *Nalassus* отличается высочайшим разнообразием в большинстве ландшафтов. Нередко виды этого рода симпатричны, обитают в одном биотопе.

Мы задались целью выявить, каким образом симпатричные виды *Nalassus* сосуществуют, как они разделяют экологические ниши и какую роль в этом играют кормовые объекты. В процессе исследований в Ризинском реликтовом национальном парке был обнаружен новый для науки вид *Nalassus*, описываемый в этой работе.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования и сбор материала проводили в 2020–2022 гг. в Дагестане, Северной Осетии, Кабардино-Балкарии, Карачаево-Черкесии, Краснодарском крае (Россия) и в Абхазии. В сборах жуков участвовали первый, третий и четвертый соавторы, а также О.С. Гуськова (Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону, Россия),

поэтому в материале (кроме типового) мы сборщиков не указываем. Наблюдения за питанием жуков в природе проводили непосредственно при осмотре ночью с налобными фонарями, а в ряде случаев в лабораторных условиях методом тест-кафетерия (в энтомологических садках жукам предлагали разные виды лишайников на выбор). Самок и самцов определяли в темное время суток визуально, поскольку *Nalassus* обладают в различной степени выраженным половым диморфизмом. В случае с *N. sareptanus* и *N. abkhasicus* в Абхазии мы вели подсчет численности жуков без учета половой структуры микропопуляции, поскольку самки и самцы этого вида в темное время суток почти неразличимы и их можно достоверно зарегистрировать только во время спаривания. Подсчет численности жуков на площади 400 м<sup>2</sup> проводили на трансектах длиной 100 м и шириной 4 м. Численность, половую структуру и активность (питание, спаривание) фиксировали с перерывами от 15 до 25 минут в зависимости от численности жуков в определенный период. Лишь один раз в селе Нижний Унал (Северная Осетия) один из периодов между подсчетами составил около 50 минут, что связано с техническими причинами. Время в период подсчета численности колебалось от 15 до 55 минут; при высокой численности имаго подсчет жуков и регистрация соотношения полов занимали гораздо больше времени. Одновременно за пределами трансекты имаго были собраны для последующего морфологического анализа; часть смонтированных сухих экземпляров будет опрарвлена на хранение в Зоологический институт РАН (ZIN, Санкт-Петербург, Россия), большая часть экземпляров хранится в коллекции М.В. Набоженко (PCMN, Ростов-на-Дону, Россия).

Для контроля локальных температуры и влажности в период активности имаго применяли 3 регистратора TR-2V, которые представляют собой двухканальный микроконтроллер с полупроводниковым датчиком температуры и датчиком относительной влажности. Измерения температуры осуществляли в диапазоне от –4 до +40°C, влажности от 0 до 100% каждые 7 минут. Погрешность регистрации температуры и влажности составляла ±0,5°C и ±0,04% RH соответственно.

Образцы лишайников и микроводорослей хранятся в коллекции Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия). Методы сбора и определения лишайников описаны нами ранее [5].

Фотографирование жуков в природе осуществляли с помощью iPhone SE 2020. Фотографии жуков и общего вида субстрата с кормовыми объектами были выполнены с помощью фотоаппарата Canon EOS 5D Mark IV Body, объектива Canon MP-E65MM F2.8 Macro, трансмиттера со вспышками Canon Macro Twin Lite MT-26X-RT и двумя дополнительными вспышками Canon Speedlite 430EX III-RT, стэкинг проводили с помощью фокусируемых макрорельсов Stack-shot 3X s/n 3734, закрепленных на репродукционной установке Kaiser Copy Stand RS 1. Фокус-стэкинг изображений выполняли в программе Helicon Focus 7.7.4 Pro.

При описании нового таксона использованы следующие сокращения [5]: Y – отношение ширины головы на уровне глаз к расстоянию между глазами;

PH – отношение максимальной ширины переднеспинки к максимальной ширине головы; PwPI – отношение ширины переднеспинки в самом широком месте к ее длине посередине; EIEw – отношение длины надкрылий (от основания скутеллюма) к их максимальной ширине; ENw – отношение максимальной ширины надкрылий к максимальной ширине головы; EPw – отношение максимальной ширины надкрылий к максимальной ширине переднеспинки; EPI – отношение длины надкрылий (от основания скутеллюма) к длине переднеспинки посередине.

Для представления жизненных форм лишайников использован «утилитарный» подход: жизненные формы приведены до классов, без более подробного деления.

## ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Таксономия, фауна

Состав, распространение кавказских видов рода *Nalassus*, а также коллекционный материал с XIX века по 2021 г. и определительные таблицы даны в предыдущих публикациях [5; 15]. Ниже мы приводим только сведения о жуках, собранных в 2022 г.

#### *Nalassus (Caucasonotus) alanicus* (Nabozhenko, 2000)

**Material.** 1♂, 2♀ (ZIN, PCMN): Россия, Северная Осетия – Алания, Нижний Унал, 42°51'57.19"N, 44°09'15.78"E, 900 м, на кирпичной кладке с лишайниками, 25–26.04.2022; 1♂, 3♀ (ZIN), 2♂, 3♀ (в этаноле, PCMN): Россия, Северная Осетия – Алания, Цамад, 42°51'43"N, 44°10'25"E, 1450 м, на скалах, 25–26.04.2022.

#### *Nalassus (Caucasonotus) diteras* (Allard, 1876)

**Material.** 1♀ (PCMN): Россия, Северная Осетия – Алания, Нижний Унал, 42°51'57.19"N, 44°09'15.78"E, 900 м, на злаках, 25–26.04.2022; 10 ex. (в этаноле, PCMN): Россия, Северная Осетия – Алания, Цамад, 42°51'43"N, 44°10'25"E, 1450 м, на злаках, 25–26.04.2022; 4♂, 5♀ (PCMN): Россия, Северная Осетия – Алания, Терский хребет выше Заманкул, 43°22'7"N, 44°24'6"E, 800 м, на пырее, 27.04.2022.

#### *Nalassus (Caucasonotus) pharnaces* Allard, 1876

**Material.** 1♂, 1♀ (PCMN): Россия, Краснодарский край, Мацеста, Мацестинский лесопарк, 43°33'42"N, 39°47'53"E, 100 м, на буках, 2.05.2022; 24♂, 15♀ (PCMN): Россия, Карачаево-Черкесия, Теберда, 43°27'15"N, 41°44'04"E, 1340 м, на серой ольхе и дубе, 29–30.04.2022; 4♂ (PCMN): Россия, Карачаево-Черкесия, Теберда, оз. Каракель, 43°26'13"N, 41°44'32"E, 1320–1340 м, на соснах, 30.04.2022. 4♂ (PCMN): Абхазия, Лидзавский участок Пицундо-Мюссерского заповедника, 43°12'03"N, 40°19'02"E, 60 м, на буках, 4–5.05.2022.

#### *Nalassus (Caucasonotus) ritsanus* M. Nabozhenko, sp. n.

(рис. 1А–Е, 2А, С–F)

ZooBank species LSID:

urn:lsid:zoobank.org:act:70D45C9C-9266-49D0-B481-60AA3871809D

**Типовой материал.** Голотип (♂) и паратипы, 5♂, 4♀ (ZIN), 3♂, 2♀ (в этаноле, PCMN): Абхазия, Рицинский реликтовый национальный парк, 700 м южнее озера Рица, смешанный лес, 43°27'59"N, 40°32'12"E, 920 м, на

*Picea orientalis*, 8.05.2022 (сб. М.В. Набоженко, С.В. Набоженко, И.А. Чиграй, О.С. Гуськова).

**Описание.** Самец. Тело коренастое, сверху черное (скутеллум бывает темно-бурый), слабо блестящее, снизу темно-бурое, блестящее. Длина тела 8–10 мм, ширина 3–4 мм. Промеры: Y = 1,57; PH = 1,7; PwPI = 1,32; EIEw = 1,57; ENw = 2; EPw = 1,18; EPI = 2,5–2,52.

**Голова.** Передний край эпистомы прямой. Боковой край щек слабо закругленный в базальной трети и прямой в апикальной части, не угловидный, щеки сильно сходящиеся вперед. Выемка на стыке бокового края щек и эпистомы очень маленькая. Глаза крупные, выпуклые. Пунктировка головы сверху грубая, умеренно густая (диаметр точек примерно равен межточечному расстоянию), но неравномерная (на некоторых участках более разреженная). Голова с глубокой бороздкой вокруг глаз. Нижняя сторона головы с грубой поперечной морщинистостью посередине и редкой умеренно грубой пунктировкой по бокам. Антенны сравнительно длинные, с 4 вершинными антенномерами, заходящими за основание переднеспинки. Антенномеры не утолщенные, постепенно расширяются от основания к вершине, 9-й и 10-й наиболее широкие.

**Проторакс.** Переднеспинка поперечная, с наибольшей шириной в базальной трети; боковые края слабо равномерно закругленные от самой широкой части к переднему краю и слабо выемчатые у основания. Передний край почти прямой, возле углов выемчатый, основание двухвыемчатое, посередине прямое. Передние углы умеренно выступают вперед, на вершине закругленные, реже узко закругленные, прямые; задние углы тупые, на вершине узко закругленные. Диск переднеспинки слабо выпуклый, по бокам края широко уплощенные и слегка приподнятые. Пунктировка диска такая же, как на голове, медиальная гладкая линия выражена. Стернит переднегруди с редкой плохо заметной пунктировкой и сглаженными морщинами. Прогипомеры уплощенные по наружному краю, с продольной морщинистостью в базальной половине и беспорядочными морщинками в передней части. Простернальный отросток гладкий, с редкой тонкой пунктировкой, не выступающий, едва выпуклый.

**Птероторакс.** Надкрылья умеренно выпуклые (боковой отогнутый край виден сверху), удлинненные, со слабо закругленными боковыми краями, в передней четверти боковые края заметно выемчатые. Междурядья плоские, точки в рядах продольно удлинненные, соединяются тонкой бороздкой. Задние крылья редуцированные, составляют половину длины надкрылий; постмедиальная *Mr1+2* хорошо развита, апикальное поле короткое, радиальная ячейка (*rc*), первая (*1cCuA*) и вторая (*2cCuA*) кубитально-анальные ячейки, а также постанальная *Ap* выражены. Радиальная соединительная жилка (*r4*) выражена и соединяет пострадиальную жилку *Rp* и *rc*. Мезовентрит с очень грубой сливающейся пунктировкой в горизонтальной передней части, мезэпистерны и мезэпимеры с редкой сглаженной пунктировкой. Метавентрит с очень тонкой и редкой пунктировкой, метаэпистерны грубо, умеренно густо пунктированы.

**Ноги.** Про- и мезотрохантеры с одной длинной щетинкой, метатрохантеры с дополнительными короткими прилегающими щетинками. Бедрa с короткими прилегающими щетинками, голени прямые, густо опушенные, особенно на внутренней вершине.

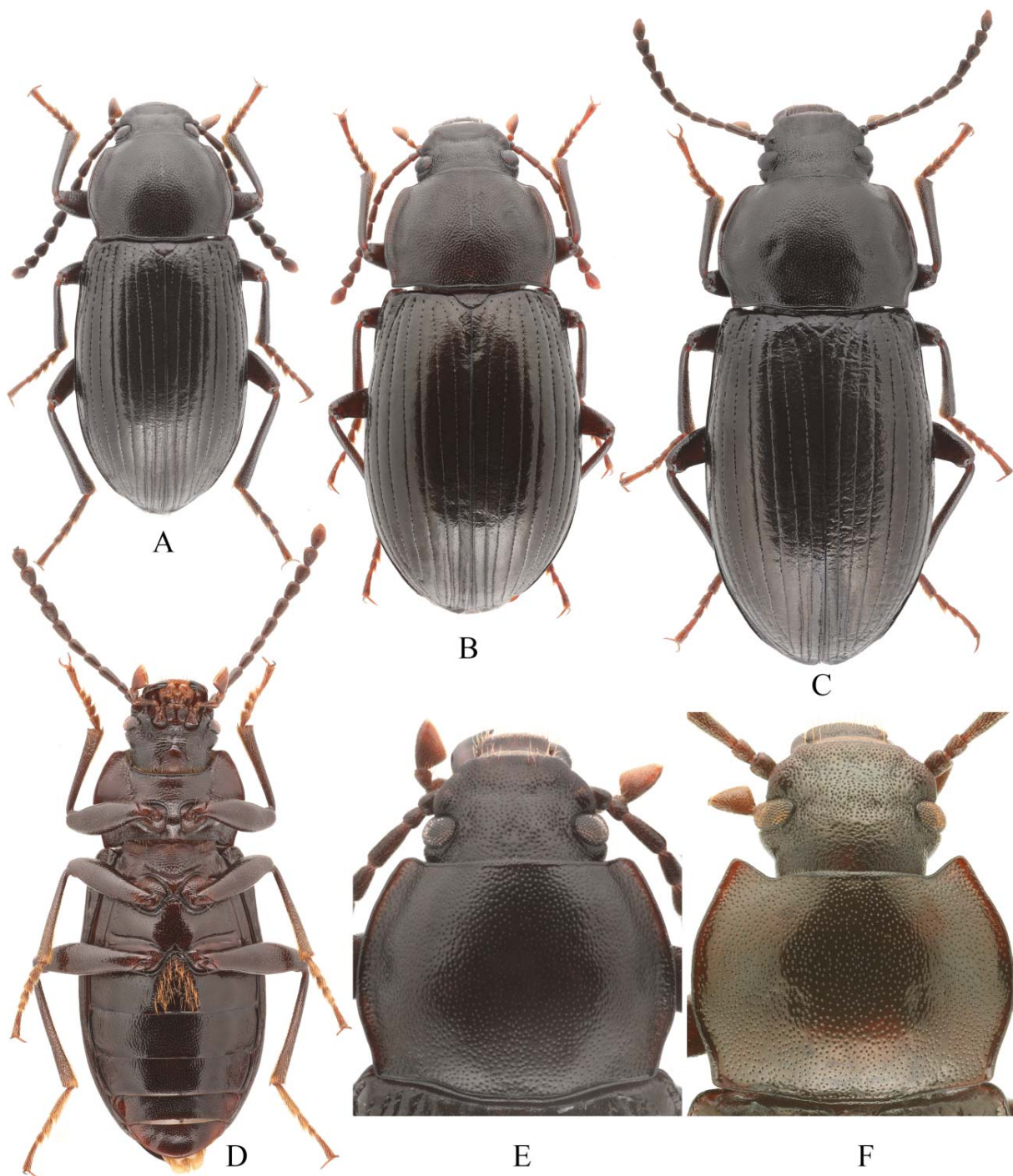


Передние лапки не расширены, все тарзомеры с густой щеткой рыжих волосков на подошвенной стороне.

**Абдомен.** Пунктировка 1–4-го абдоминальных вентритов тонкая, умеренно густая, 5-го вентрита тоньше и гуще; 1-й вентрит посередине с очень грубой и редкой пунктировкой и крупной густой V-образной щеткой рыжих волосков; 5-й вентрит тонко окаймлен на вершине. VIII внутренний стернит с широко закругленной вершиной и глубокой вырезкой посередине, густо опушенный, гастральная спикула с

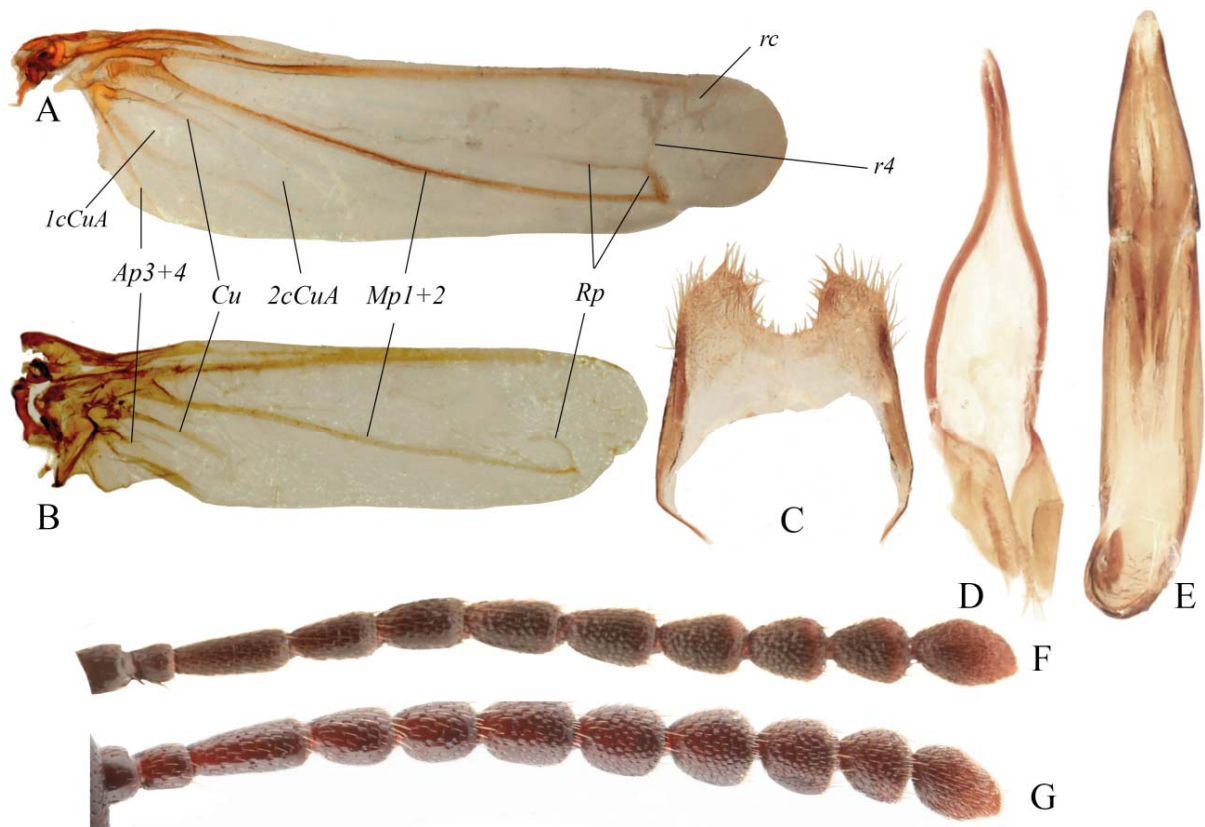
сильно изогнутыми стержнями, сливающимися на вершине в длинный общий ствол. Эдеагус типичный налассоидный [16], слабо склеротизованный, медиальная доля с широкими бакулями.

**Самка.** Тело более коренастое и нередко крупнее, волосаная щетка на первом абдоминальном вентрите отсутствует, антенны короче. Длина тела 9,5–12 мм, ширина 4–5 мм. Некоторые крупные самки имеют более поперечную переднеспинку с сильно закругленными краями.



**Рисунок 1.** *Nalassus ritsanus* sp. n. (A–E) и *N. ludmilae* (F), габитус, детали строения: A – самец, дорсально; B – обычная самка, дорсально; C – крупная самка, дорсально; D – самец, вентрально; E, F – самец, голова и переднеспинка

**Figure 1.** *Nalassus ritsanus* sp. n. (A–E) and *N. ludmilae* (F), habitus, details of structure: A – male, dorsally; B – simple female, dorsally; C – large female, dorsally; D – male, ventrally; E, F – male, head and pronotum



**Рисунок 2.** *Nalassus ritsanus* sp. n. (A, C–F), *N. ludmilae* (B) и *N. negrobovi* (G), детали строения: A, B – заднее крыло; C – VIII внутренний стернит самца; D – гастральная спикула; E – эдеагус; F, G – антенна самца.

Обозначения к жилкованию см. в описании вида

**Figure 2.** *Nalassus ritsanus* sp. n. (A, C–F), *N. ludmilae* (B) and *N. negrobovi* (G), details of structure: A, B – hind wing; C – inner male sternite VIII; D – spiculum gastrale; E – aedeagus; F, G – male antenna. Designations for venation see in the description of the species

#### Сравнительный диагноз

Новый вид наиболее похож на альпийские виды *N. adriani* (Reitter, 1922), *N. negrobovi* Nabozhenko, 2022 и *N. dombaicus* (Nabozhenko, 2000) слабо блестящим телом, закругленными передними углами переднеспинки, крупной V-образной щеткой из золотистых волосков на первом абдоминальном вентрите самца и отсутствием щетки на втором вентрите. От всех указанных видов *N. ritsanus* sp. n. отличается крупными глазами ( $Y = 1,57$ , у *N. negrobovi* – 1,5, у двух других видов глаза маленькие, широко расставленные:  $Y = 1,42–1,45$ ). От первых двух видов (рис. 2G) новый таксон отличается также не утолщенными антеннами самца (рис. 2F). Обитающий выше оз. Рица лесной *N. ludmilae* Nabozhenko, 2001 также имеет уплощенные боковые стороны переднеспинки, но хорошо отличается металлически блестящим телом, сильно выступающими острыми передними углами переднеспинки с заостренной вершиной (рис. 1F), а также более редуцированными мелкими задними крыльями; у *N. ludmilae* отсутствуют *rc*, *r4*, *1cCuA* и *2cCuA*, а апикальное поле очень маленькое (рис. 2B). Три альпийских вида имеют еще более редуцированные крылья, чем *N. ludmilae*. Новый вид можно отличить от абхазских представителей подрода *Saucasonotus* Nabozhenko, 2000 с помощью признаков, приведенных в таблице 1.

#### Экология

Вид был обнаружен в смешанном разреженном лесу с преобладанием ели, питается эпифитными лишайниками семейства Parmeliaceae (табл. 2, рис. 3) (первый зарегистрированный случай для рода *Nalassus*).

#### *Nalassus* (s. str.) *brevicollis* (Krynicky, 1832)

**Материал.** 11♂, 11♀ (PCMН): Россия, Краснодарский край, Кабардинка, автокемпинг «Можжевеловая роща», 44°39'36"N, 37°55'23"E, 35 м, на дубах и рябинах, 9.05.2022; 2♀ (PCMН): Россия, Карачаево-Черкесия, Теберда, 43°27'15"N, 41°44'04"E, 1340 м, на грабе, 29–30.04.2022; 5♂, 14♀ (PCMН): Россия, Северная Осетия – Алания, Нижний Унал, 42°51'57.19"N, 44°09'15.78"E, 900 м, на штукатурке внешней стены дома и бетонных столбах с лишайниками, 25–26.04.2022; 1♂, 1♀ (PCMН): Россия, Кабардино-Балкария, Нальчик, г. Нартия (Лесистый хребет), терренкур «1000 ступеней», 43°27'9"N, 43°35'36"E, 580 м, на липе, 28–29.04.2022; 3♂, 1♀ (PCMН): Россия, Северная Осетия – Алания, Терский хребет выше Заманкула, 43°22'7"N, 44°24'6"E, 800 м, на камнях развалин аланской башни, 27.04.2022; 1♀ (PCMН): Абхазия, Пицунда, Пицундский участок Пицундо-Мюссерского заповедника, 43°09'26"N, 40°19'45"E, 10 м, на грабовнике, 4–5.05.2022; 18♂, 20♀ (сухие экз., PCMН, ZIN), 2♂, 2♀ (в этаноле, PCMН): Абхазия, слияние Бзыби и Геги, 43°22'07"N, 40°27'37"E, 150 м, на акации, клене, ольхе, 6–7.05.2022.

**Таблица 1.** Диагностические признаки видов подрода *Caucasonotus* рода *Nalassus* Абхазии**Table 1.** Diagnostic characters of species of the subgenus *Caucasonotus*, the genus *Nalassus* from Abkhazia

	<i>N. pharnaces</i> Allard, 1876	<i>N. ludmilae</i>	<i>N. adriani</i>	<i>N. dombaicus</i>	<i>N. negrobovi</i>	<i>N. ritsanus</i>
<b>Цвет и блеск тела</b> Body colour and shine	Темно-бурый, с металлическим блеском Dark-brown, with metallic shine	Темно-бурый, с металлическим блеском Dark-brown, with metallic shine	Бурый Brown	Черный Black	Черный Black	Черный Black
<b>Глаза</b> Eyes	Крупные Large Y = 1,7	Крупные Large Y = 1,6	Мелкие Small Y = 1,4	Мелкие Small Y = 1,34	Мелкие Small Y = 1,5	Крупные Large Y = 1,57
<b>Антенномеры самца</b> Male antennomeres	Не утолщенные Not thickened	Не утолщенные Not thickened	Утолщенные Thickened	Не утолщенные Not thickened	Утолщенные Thickened	Не утолщенные Not thickened
<b>Передние углы передне-спинки</b> Anterior angles of pronotum	Закругленные Rounded	Заостренные Pointed	Закругленные Rounded	Закругленные Rounded	Закругленные Rounded	Закругленные Rounded
<b>Боковые стороны передне-спинки</b> Lateral sides of pronotal disc	Не уплощенные Not flattened	Широко уплощенные Widely flattened	Широко уплощенные Widely flattened	Узко уплощенные Narrowly flattened	Не уплощенные Not flattened	Широко уплощенные Widely flattened
<b>Волосная щетка на абдоминальных вентритах самца</b> Hair brush on male abdominal ventrites	Маленькая, едва заметная, с редкими волосками, на 1-м вентрите Small, poorly visible, with sparse hairs on ventrite 1	Средних размеров V-образная на 1-м вентрите и маленькая овальная на 2-м вентрите Median, V-shaped on ventrite 1 and very small oval on ventrite 2	Крупная на 1-м вентрите Large, on ventrite 1	Крупная на 1-м вентрите Large, on ventrite 1	Крупная на 1-м вентрите Large, on ventrite 1	Крупная на 1-м вентрите Large, on ventrite 1

*Nalassus* (s. str.) *dissonus* Nabozhenko, 2001

**Material.** 6♂, 4♀ (ZIN, PCMN), 5♂, 5♀ (в этаноле, PCMN): Россия, Северная Осетия – Алания, Нижний Унал, 42°51'57.19"N, 44°09'15.78"E, 900 м, на сухих экскрементах коров, сухих побегах злаков, 25–26.04.2022.

*Nalassus* (*Horistelops*) *abkhasicus* Nabozhenko, 2001

**Material.** 47♂, 19♀ (ZIN, PCMN), 10 экз. (в этаноле, PCMN): Абхазия, слияние Бзыби и Геги, 43°22'07"N, 40°27'37"E, 150 м, на пнях, камнях, дровах, деревянном заборе и акациях, 6–7.05.2022.

*Nalassus* (*Horistelops*) *sareptanus* (Allard, 1876) – лесная форма

**Material.** 2♂ (PCMN): Россия, Краснодарский край, Кабардинка, автокемпинг «Можжевельная роща», 44°39'36"N, 37°55'23"E, 35 м, на *Quercus robur*, 9.05.2022; 34♂, 17♀ (ZIN, PCMN): Абхазия, Лидзавский участок Пицундо-Мюссерского заповедника (нагорная дубрава – дуб грузинский, граб), 43°12'03"N, 40°19'02"E, 60 м, на

грабах, 4–5.05.2022; 10♂, 6♀ (ZIN, PCMN), 10 экз. (в этаноле, PCMN): Абхазия, Пицунда, Пицундский участок Пицундо-Мюссерского заповедника, 43°09'26"N, 40°19'45"E, 10 м, на сосне пицундской и грабовнике, 4–5.05.2022.

**Замечания.** Ранее мы упоминали, что степная и лесная формы этого вида отличаются [5]. Представители степных популяций *N. sareptanus* более коренастые и овальные, а боковые края передне-спинки у них не выемчатые в основании. Лесная форма этого вида обитает в низкогорьях Западного Кавказа от Адыгеи до побережья Абхазии, не поднимаясь в горы выше 200 м. Статус этих двух форм может быть установлен с использованием молекулярно-генетического анализа, поскольку даже существенно различающиеся наружным и внутренним строением, биоэкологией, трофическими связями и распространением популяции могут демонстрировать относительно низкий уровень генетической дивергенции, как это показано для чернотелки-лихенофага рода *Odocoemus* Allard, 1876 [17].



**Таблица 2.** Кормовые объекты, зарегистрированные в природных биотопах для указанных выше видов *Nalassus*  
**Table 2.** Trophic objects, registered in natural habitats for mentioned above species of *Nalassus*

Виды жуков Beetle species	Кормовые объекты Trophic objects	Таксономическая принадлежность кормовых объектов Taxonomic position of trophic objects	Субстрат Substrate	Жизненная форма лишайников Life form of lichen
<i>Nalassus ritsanus</i>	<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.	Lichenes: Parmeliaceae	<i>Picea orientalis</i> (L.) Peterm., 1845	кустистые, эпифиты fruticose, corticolous
	<i>Parmelia sulcata</i> Taylor			листоватые, эпифиты foliose, corticolous
<i>Nalassus alanicus</i>	<i>Rusavskia elegans</i> (Link) S.Y. Kondr. & Kärnefelt	Lichenes: Teloschistaceae	Скалы (карбонатные породы) Rocks (carbonate)	листоватые, эпифиты foliose, saxicolous
<i>Nalassus pharnaces</i>	<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach. ex Lilj.) M. Choisy	Lichenes: Ophioparmaceae	<i>Pinus sylvestris</i> L., 1753	накипные, эпифиты crustose, corticolous
	<i>Physconia distorta</i> (With.) J. R. Laundon	Lichenes: Physciaceae	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench, 1794	листоватые, эпифиты foliose, corticolous
	<i>Melanelia subargentifera</i> (Nyl.) Essl.	Lichenes: Parmeliaceae	<i>Quercus robur</i> L., 1753	листоватые, эпифиты foliose, corticolous
<i>Nalassus brevicollis</i>	<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	Lichenes: Candelariaceae	бетонные столбы, камни антропогенного происхождения, штукатурка стен зданий concrete pillars, anthropogenic stones, plaster walls of buildings	накипные, эпифиты crustose, saxicolous
<i>Nalassus dissonus</i>	сухие листья, побеги и семена злаков dry leaves, shoots and seeds of cereals	Plantae: Poaceae	почва, сухой навоз крупного рогатого скота soil, dry dung from cattle	—
<i>Nalassus diteras</i>	молодые листья злаков young leaves of cereals	Plantae: Poaceae	почва soil	—
<i>Nalassus abkhasicus</i>	налет из плеврококковых водорослей plaque from pleurococcal algae	Chlorophyceae: Chaetophoraceae	стволы деревьев, пни, бревна, деревянные строения tree trunks, stumps, logs, wooden structures	—
<i>Nalassus sareptanus</i> (лесная форма)	налет из плеврококковых водорослей plaque from pleurococcal algae	Chlorophyceae: Chaetophoraceae	поверхность лишайников <i>Graphis scripta</i> (L.) Ach. s.l. на <i>Carpinus</i> spp. Surface of <i>Graphis scripta</i> (L.) Ach. s.l. on <i>Carpinus</i> spp.	—
	фисциоидные лишайники physcioid lichens	Lichenes: Physciaceae	стволы <i>Pinus brutia</i> var. <i>pityusa</i> (Steven) Silba, 1985 trunks <i>Pinus brutia</i> var. <i>pityusa</i> (Steven) Silba, 1985	листоватые, эпифиты foliose, corticolous





**Рисунок 3.** Кормовые лишайники *Nalassus ritsanus* sp. n.: А – *Evernia mesomorpha*; В – *Parmelia sulcata*, общий вид; С – то же, с увеличением. Стрелки указывают на повреждения таллома жуками  
**Figure 3.** Host lichens of *Nalassus ritsanus* sp. n.: А – *Evernia mesomorpha*; В – *Parmelia sulcata*, general view; С – the same with magnification. Arrows indicate damages of the thallus by beetles

#### **Экологические особенности распределения *Nalassus* на Большом Кавказе**

Ландшафтно-биотопическое распределение видов рода *Nalassus* на Большом Кавказе анализировалось в недавней статье [5], поэтому мы не будем заострять на этом внимание. Добавим лишь, что спектр биотопов, освоенных *N. diteras*, *N. abkhasicus* и *N. pharnaces*, оказался шире, чем известный ранее. Первый вид помимо субальпийских и альпийских лугов и буковых лесов населяет луга многих типов, в том числе и лесные, начиная с высоты 800 м. Местообитаниями второго таксона ошибочно полагались скальные обнажения в широколиственном лесу [5]. Отдельные особи *N. abkhasicus* выходят в темное время суток на скалы и камни, но вид связан с древесной растительностью или продуктами ее переработки (бревна, дрова, деревянные строения), поскольку питается плеврококковыми одноклеточными водорослями на их поверхностях. *Nalassus pharnaces* во всем ареале был многократно отмечен только на буках, однако в Теберде при очень высокой численности имаго массово заселяют ольху, дуб, сосну, различные

деревянные поверхности на человеческих строениях и выходят даже на металлоконструкции.

Ранее были описаны три стратегии снижения конкуренции в таксоценах жуков-чернотелок трибы Helorini при распределении экологических ниш [9]. Первая стратегия направлена на сосуществование разных жизненных форм, хелопоидной и налассоидной. Все представители рода *Nalassus* относятся к налассоидной жизненной форме и образуют таксоцены только с одним представителем трибы Helorini хелопоидной жизненной формы – *Helops caeruleus stevenii* Krynicki, 1834 – и исключительно в западной части Большого Кавказа. В данном случае это классические консорции, где налассоидные чернотелки питаются мелкими фисциоидными листоватыми лишайниками или плеврококковыми водорослями, а более крупный хелопоидный вид потребляет пармелиевые кустистые лишайники [9]. В Грузии (Уцера) известен также случай совместного обитания двух видов налассоидной формы из разных родов, *Nalassus* и *Odocnemis* (неопубликованные данные М.В. и С.В. Набоженко),



однако взаимоотношения этих таксонов не изучены. На остальной территории Большого Кавказа известны таксоцены, образуемые исключительно видами рода *Nalassus*. Рассмотрим подробнее две других стратегии: пищевую специализацию и суточную активность.

#### Трофические связи

Дополнительные исследования 2022 г. трофических связей видов этого рода (табл. 2) существенно расширяют наши знания о распределении экологических ниш в таксоценах. Большинство представителей рода *Nalassus*, как и было указано ранее [5; 9], относится к жукам, питающимся лишайниками. Трофический спектр отдельных таксонов лихенофагов расширен благодаря новым данным. Так, *Nalassus alanicus*, который в альпийском поясе был ранее отмечен при питании эпилитными лишайниками семейства Parmeliaceae [5], в среднегорных (900–1500 м) скальных выходах на лугах потребляет эпилитный лишайник *Rusavskia elegans* (табл. 2, рис. 4). Поскольку этот лишайник растет также на искусственных строениях (кладке из керамического

кирпича или известняковых камней) (рис. 4D), то среди некоторых микропопуляций (Нижний Унал) наблюдается синантропизация. Это третий зарегистрированный случай потребления лишайников семейства Teloschistaceae. Ранее питание эпифитными *Xanthoria* spp. было отмечено у *Nalassus faldermanni* (Faldermann, 1837) [8] и *Catomus hesperides* (Reiche, 1861) [13]. Расширение спектра кормовых лишайников у полифага *N. brevicollis* за счет эпилитов семейства Candelariaceae привело к синантропизации некоторых популяций этого вида в Северной Осетии (табл. 2, рис. 5A, E). *Nalassus pharnaces* был ранее указан как стенофаг, питающийся фисциоидными лишайниками на буке [5], однако при перенаселении (рис. 5G) этот вид существенно расширяет как диапазон занимаемых лесных биотопов, так и спектр кормовых лишайников. Например, в Теберде он кроме листоватых лишайников семейства Physciaceae (рис. 5B) потребляет также листоватые лишайники семейства Parmeliaceae (рис. 5C) и даже чешуйчатые виды семейства Orphiogrammaceae (рис. 5D).



**Рисунок 4.** *Nalassus alanicus*, кормовые лишайники и местообитания: А – *Rusavskia elegans*, общий вид; В – часть таллома с поврежденным жуками участком; С – самка на кормовом лишайнике на скалах (Цамад, Северная Осетия); D – самец на кирпичной кладке (Нижний Унал, Северная Осетия)

**Figure 4.** *Nalassus alanicus*, host lichens and habitats: А – *Rusavskia elegans*, general view; В – part of the thallus with a site damaged by beetles; С – female on host lichen on rocks (Tsamad, North Ossetia); D – male on brickwork (Nizhniy Unal, North Ossetia)

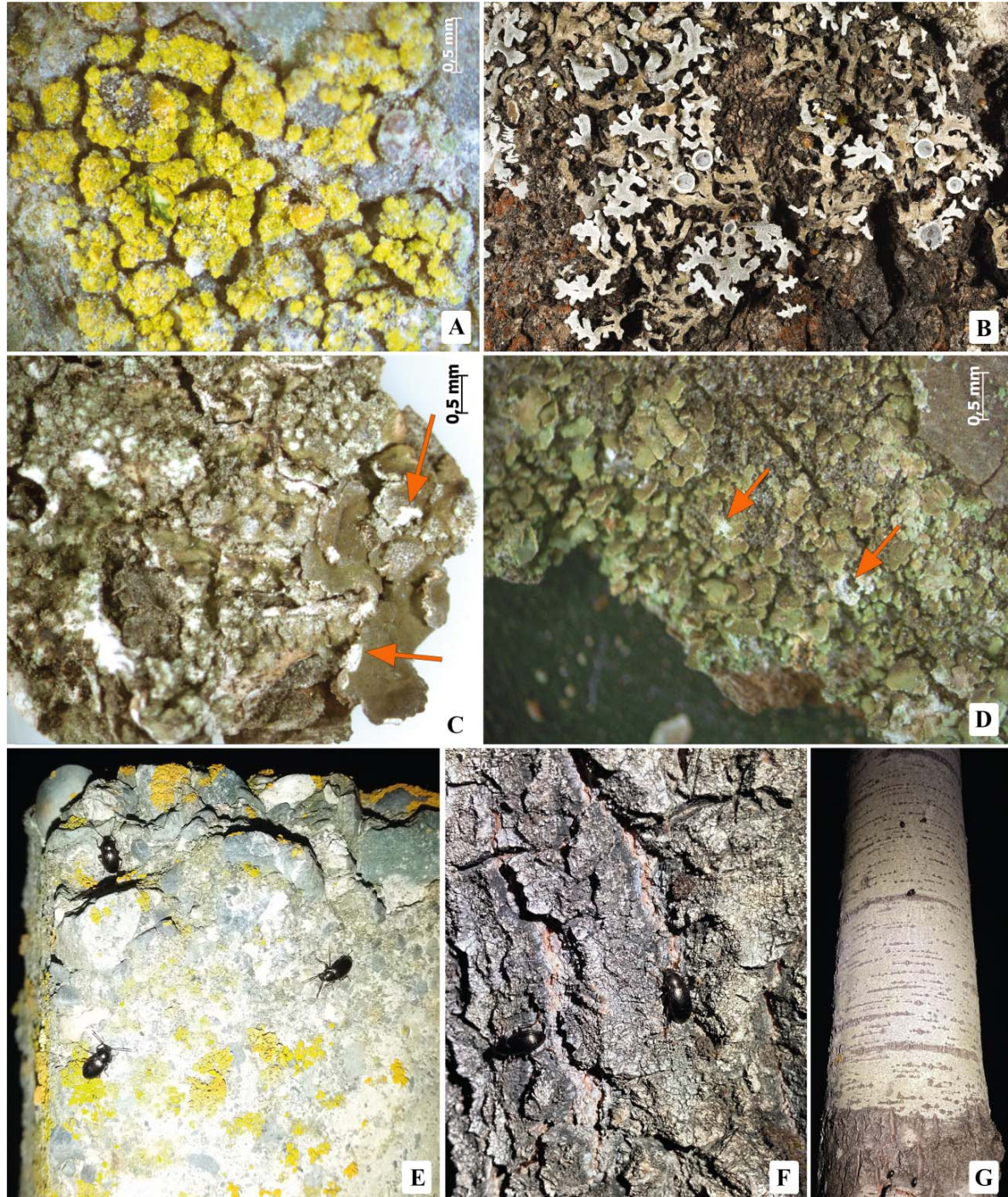
Наиболее интересные данные были получены для видов *N. diteras*, *N. dissonus* и *N. abkhasicus*, ранее считавшихся исключительно и предположительно лихенофагами [5]. Первый вид был единожды отмечен при питании пармелиевыми эпилитными лишайниками в субальпийском поясе Центрального Кавказа, а особи

одной лесной популяции в Южном Дагестане (Табасаранский район) замечены при потреблении фисциоидных лишайников на стволе бука [5]. В Северной Осетии мы обнаружили, что имаго *N. diteras* активно поедают верхнюю часть листьев молодых злаков в среднегорьях Садон-Унальской субаридной



котловины на высотах от 900 до 1500 м (рис. 6А), а имаго из самой северной, изолированной, популяции на Терском хребте потребляют молодые листья пьерея на лесных полянах. Вероятно, для субальпийских и альпийских популяций *N. diteras* лишайники являются факультативным кормовым ресурсом, а переход на фитофагию способствовал освоению большего спектра ландшафтов, в которых имеются луговые биотопы, и,

как следствие, расширению ареала: весь Большой Кавказ и западная часть Малого Кавказа от 800 до 3500 м. Расширение кормовой базы, в том числе за рамки лишенофагии, известно также для видов *N. brevicollis* [5; 18] и *N. faldermanni* [19]. В обоих этих случаях обогащение трофического спектра также способствовало существенному расширению ареала.



**Рисунок 5.** Кормовые лишайники и местообитания *Nalassus* spp.: А, Е – *N. brevicollis*, В–D, F, G – *N. pharnaces*; А – *Candelariella vitellina* (Нижний Унал, Северная Осетия); В – *Physconia distorta* (Теберда, Карачаево-Черкесия); С – *Melanelia subargentifera* (там же); D – *Hypocenomyce scalaris* (там же); Е – *N. brevicollis* на бетонном столбе с кормовым лишайником (Нижний Унал, Северная Осетия); F, G – *N. pharnaces* на стволе ольхи

**Figure 5.** Host lichens and habitats of *Nalassus* spp.: А, Е – *N. brevicollis*; В–D, F, G – *N. pharnaces*; А – *Candelariella vitellina* (Nizhniy Unal, North Ossetia); В – *Physconia distorta* (Teberda, Karachay-Cherkessia); С – *Melanelia subargentifera* (the same locality); D – *Hypocenomyce scalaris* (the same locality); Е – *N. brevicollis* on a concrete pole with fodder lichen (Nizhniy Unal, North Ossetia); F, G – *N. pharnaces* on alder bark (Teberda, Karachay-Cherkessia)





**Рисунок 6.** *Nalassus* spp., местообитания: А – самец *N. diteras* на злаках (длинная стрелка указывает на жука, короткие – на повреждения; Цамад, Северная Осетия); В – самец *N. dissonus*, питающийся на сухом навозе (Нижний Унал, Северная Осетия)

**Figure 6.** *Nalassus* spp., habitats: A – male of *N. diteras* feeding on a cereal (long arrow shows beetle, short arrows show damages; Tsamad, North Ossetia); B – male of *N. dissonus* feeding on dry dung (Nizhniy Unal, North Ossetia)

Второй вид, *N. dissonus*, обитающий в ксерофитной трагакантовой степи, перешел на питание сухими органами отмерших злаков, а также массово отмечен на потреблении сухого прошлогоднего навоза крупного рогатого скота, где имаго наиболее активно поедали перепревшие зерна злаков (рис. 6В). Это первый зарегистрированный случай сапрофагии среди видов рода *Nalassus*.

Необычный тип питания выявлен у видов подрода *Horistelops* Gozis, 1910. Так, *Nalassus abkhasicus* потребляет плеврококковые одноклеточные водоросли на стволах деревьев и их производных – бревнах, пнях, дровах и деревянных постройках (рис. 7А, С); кавказские популяции *N. sareptanus* отмечены при питании плеврококковыми водорослями на стволах различных видов грабов и пицундской сосны в Абхазии (рис. 7В, D). Ранее такая же альгофагия была зарегистрирована для *N. laevioctostriatus* (Goeze, 1777) в Великобритании [10].

#### Суточная активность

Суточная активность имаго *Nalassus* зависит от освещения, температуры и влажности. При умеренных диапазонах последних двух показателей жуки могут быть активны в течение всего темного времени суток и прятаться в укрытия только с наступлением рассвета. Результаты измерений представлены по районам исследований в 2022 г. по порядку времени регистрации климатических показателей (с конца апреля до второй трети мая), координаты – в материале для каждого вида в таксономическом разделе.

Центральный Кавказ. Северная Осетия, Цамад, 1450 м, 26.04.2022 (рис. 8). Виды *Nalassus*: *N. alanicus*, *N. diteras*. Влажность на этой высоте была выше, а температура ниже, чем в Нижнем Унале, поэтому

период активности был существенно короче. Жуки были активны в течение 2 часов начиная с 19:50, при этом имаго *N. diteras* не спрятались в укрытие и спустя 2 часа, но прекратили спариваться и питаться. Примечательно, что в половом составе у *N. alanicus* преобладали самки, которые вышли из укрытий раньше и спрятались позже самцов (это связано с необходимостью больше питаться для созревания яйцевой продукции), в то время как у *N. diteras*, как и у *N. dissonus*, преобладали самцы, что вообще характерно для эпигеобионтных *Nalassus*.

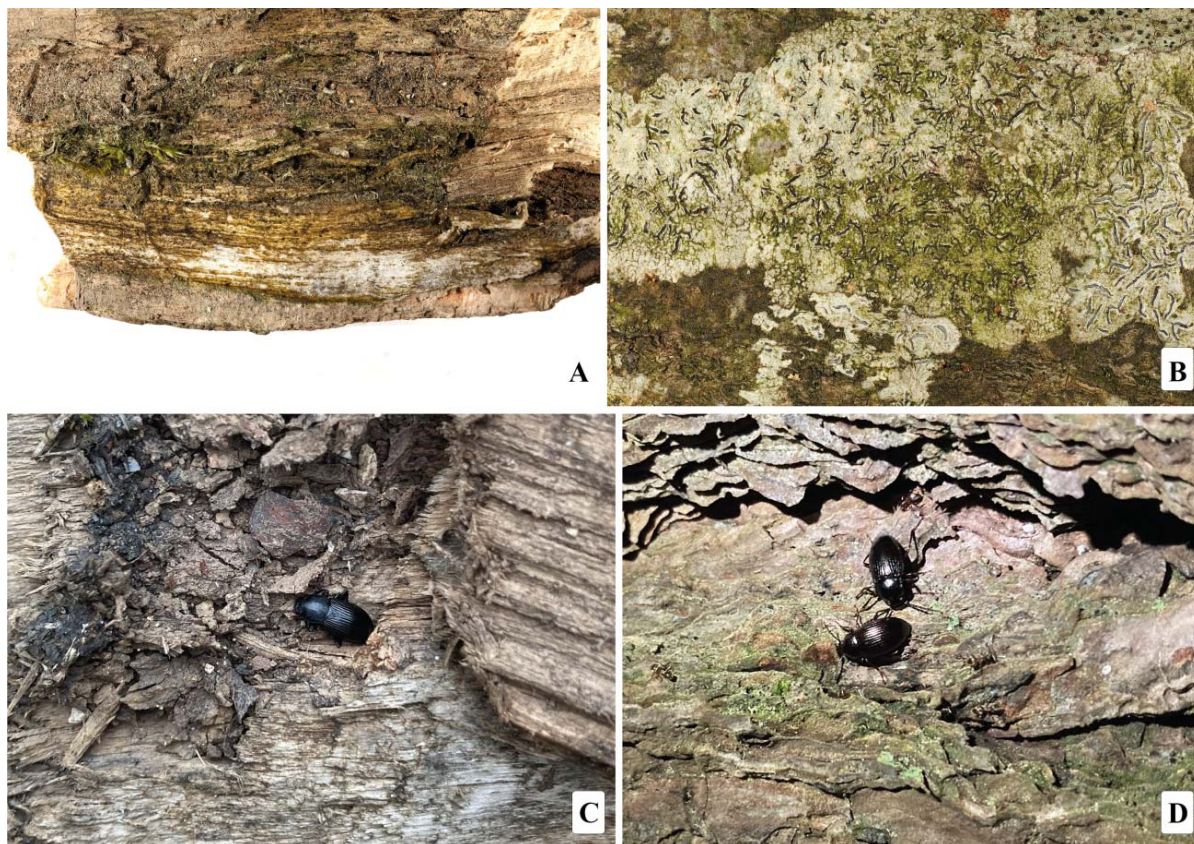
Центральный Кавказ. Северная Осетия, Нижний Унал, 900 м, 26.04–27.04.2022 (рис. 9А, В). Виды *Nalassus*: *N. alanicus*, *N. diteras*, *N. brevicollis*, *N. dissonus*. Четыре вида *Nalassus* были активны на протяжении 8 часов (начиная с 19:40) при влажности в этот период 59 % и температуре, не опускавшейся ниже +15 °С; на пиковых значениях влажность достигала 62 %. В этом случае колебаний численности у трех видов почти не происходило (пример на рис. 9А, В), только у *N. dissonus* наблюдалась тенденция к увеличению численности на высоких пиках влажности при одновременном снижении температуры. Соотношение полов у разных видов было различным. У *N. alanicus* преобладали самки (всего 5 особей, 2♂, 3♀), а у *N. diteras* самки и самцы были в равных количествах, но выборки слишком незначительны, поэтому данные не могут быть достоверными. В случае с более многочисленными *N. brevicollis* и *N. dissonus* у первого вида в большинстве периодов измерений преобладали самки, а у второго – самцы.

Западный Кавказ. Карачаево-Черкесия, Теберда, 1340 м, 29–30.04.2022 (рис. 9С). Виды *Nalassus*: *N. pharnaces*, *N. brevicollis*. Период активности жуков был коротким, всего 1 час 20 минут, что связано с



низкой температурой (в среднем  $+11,2^{\circ}\text{C}$ ) и высокой влажностью (в среднем 84,4%). При повышении влажности до 90% и снижении температуры до  $+10,5^{\circ}\text{C}$  имаго спрятались в укрытия. Подобное классическое сочетание условий для прекращения активности

*Nelopini* описано для различных видов в степной зоне европейской части России [8]. В половом составе ненамного преобладали самцы, но самки, как и в предыдущем случае с *N. alanicus*, имели более длительный период активности.



**Рисунок 7.** Кормовые объекты и местообитания видов *Nalassus* подрода *Horistelops*: А – налет из кормовых плеврококковых водорослей *N. abkhasicus* на пне (Абхазия, слияние Бзыби и Геги); В – налет из кормовых плеврококковых водорослей *N. sareptanus* на лишайнике *Graphis scripta* на стволе граба (Абхазия, Лидзавский участок Пицундо-Мюссерского заповедника); С – самец *N. abkhasicus* на бревне (Абхазия, слияние Бзыби и Геги); D – самец и самка *N. sareptanus* (лесная кавказская форма), питающиеся плеврококковыми водорослями на стволе пицундской сосны (Абхазия, Пицунда)

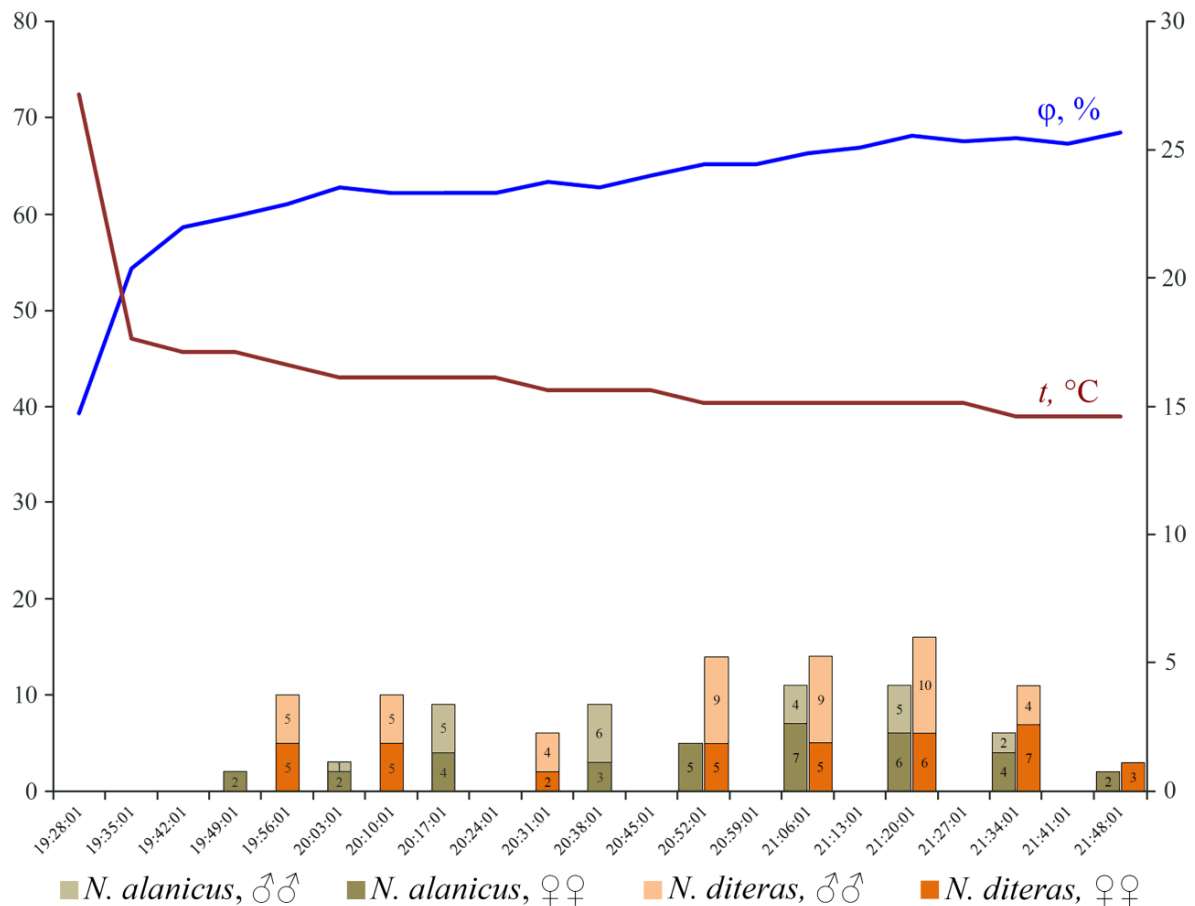
**Figure 7.** Feeding objects and habitats of *Nalassus* species of the subgenus *Horistelops*: А – plaque of host pleurococcal algae of *N. abkhasicus* on a stump (Abkhazia, Bzyb and Gega rivers confluence); В – plaque of host pleurococcal algae of *N. sareptanus* on the lichen *Graphis scripta* on the trunk of a hornbeam (Abkhazia, Lidzava section of the Pitsundo-Myussera Reserve); С – male of *N. abkhasicus* on a log (Abkhazia, Bzyb and Gega rivers confluence); D – male and female of *N. sareptanus* (forest Caucasian form) feeding on pleurococcal algae on the trunk of *Pinus brutia* var. *pityusa* (Abkhazia, Pitsunda)

Западный Кавказ. Абхазия, Пицунда, 10 м, 4–5.05.2022 (рис. 9D). Вид: *Nalassus sareptanus* (лесная форма). Активность имаго продолжалась в течение 3 часов. Как и в предыдущем местонахождении, здесь наблюдалась классическая картина: снижение температуры воздуха с  $+13,6$  до  $+12,1^{\circ}\text{C}$  при одновременном повышении влажности с 87,7 до 94,4%. Наиболее высокая численность жуков зарегистрирована при температуре  $+13^{\circ}\text{C}$  и влажности 89–90%.

Западный Кавказ. Абхазия, Рицинский реликтовый национальный парк, слияние рек Бзыбь и Гега, 150 м, 6–7.05.2022 (рис. 9Е). Виды *Nalassus*: *N. abkhasicus*, *N. brevicollis*. Наблюдения велись только за первым видом, однако очень многочисленные имаго *N. brevicollis* были активны на стволах деревьев только до 0:30 до достижения показателя влажности 95%. Численность имаго *N. abkhasicus* была стабильной и

высокой на протяжении более чем 5 часов с тенденцией даже к незначительному увеличению при повышении влажности и понижении температуры. В целом картина не типичная для других видов *Nalassus* и можно предположить, что указанные факторы не оказывают существенного влияния на этот вид.

Западный Кавказ. Абхазия, Рицинский реликтовый национальный парк, 700 м южнее озера Рица, 920 м, 8.05.2022 (рис. 9F). Вид: *Nalassus ritsanus*. Период активности этого холодо- и влаголюбивого вида продолжался всего 1 час 40 минут вследствие низкой температуры и повышения влажности. Численность имаго росла с повышением влажности с 96,4 до 98,4% при в целом стабильной температуре  $7,1$ – $7,6^{\circ}\text{C}$ . С началом дождя и тумана влажность выросла до 100% и имаго спрятались в укрытия.



**Рисунок 8.** Показатели температуры и влажности воздуха, а также численность и половой состав двух видов *Nalassus* на трансекте около села Цамад (Северная Осетия)

**Figure 8.** Parameters of air temperature and humidity, as well as the abundance and sex composition of two *Nalassus* species on a transect in Tsamad village (North Ossetia)

При анализе таксоценов жуков-чернотелок трибы Helopini в средиземноморских экосистемах мы выяснили, что они могут включать до 4 видов-лихенофагов, взаимоотношения между которыми направлены на снижение конкуренции через распределение кормовых лишайников и смещение периодов активности имаго [9]. Иногда конкуренция снижается при раздельном обитании личинок и куколок. Например, у видов рода *Helops* они живут в трухлявой древесине, а у *Euboëus* Boieldieu, 1865 или *Nalassus* в почве под деревьями. В одном таксоценое в восточносредиземноморских биоценозах почти всегда обитают виды разных родов, среди которых есть как крупные жуки хелопоидной жизненной формы, потребляющие большие кустистые лишайники, так и мелкие налассоидные, питающиеся маленькими талломами листоватых лишайников. Кроме того, даже в случае совместного обитания двух видов одного рода они могут представлять разные жизненные формы, как *Odocnemis protina* (Reitter in Vodemeyer, 1900) и *O. aperta* (Reitter, 1922) [20]. Немаловажным фактором снижения конкуренции в таксоценозах Helopini в Средиземноморье является разность в периоде суточной активности у видов хелопоидной и налассоидной жизненных форм. Так, указанные виды рода *Odocnemis* вообще не пересекаются во времени, обитая на одном и тех же стволах дуба турецкого [20], во многих таксоценозах период активности различных видов пересекается, но существенно смещен (один вид активен в течение более раннего временного

диапазона, чем другой) или заметно отличается по длительности [16].

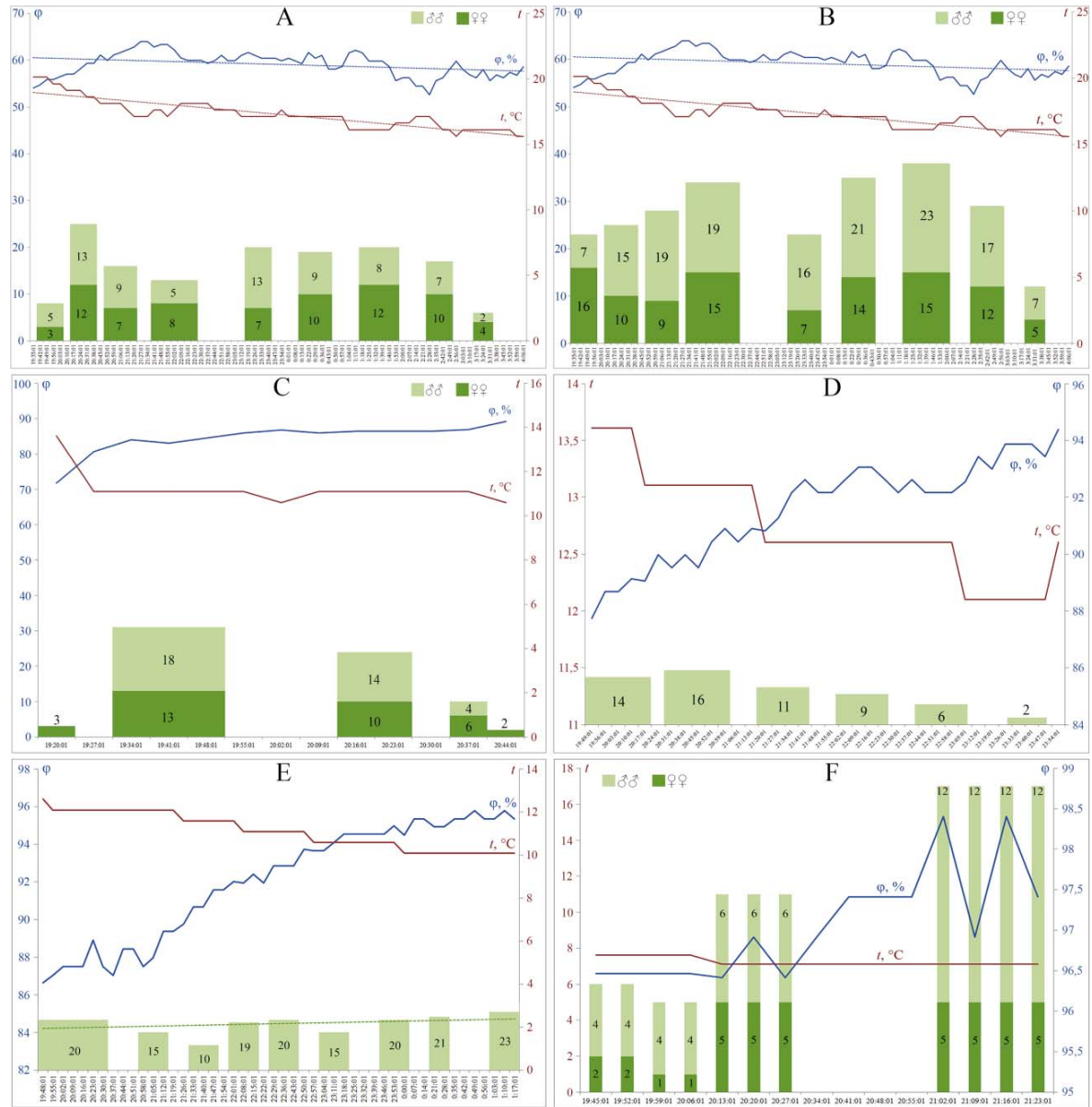
Как показали наши исследования, различные виды *Nalassus* в одном таксоценое имеют в целом одинаковый период суточной активности, и эта жизненная стратегия, характерная для средиземноморских таксоценов Helopini, не играет почти никакой роли в консорциях *Nalassus* на Кавказе.

Таким образом, важнейшей и, возможно, единственной стратегией для снижения конкуренции при совместном обитании *Nalassus* на Кавказе является трофическая специализация. Наиболее ярко это проявляется в политаксонных сообществах, таких как в Садон-Унальской субаридной котловине в Северной Осетии, где совместно могут обитать до 4 видов. Так, в Нижнем Унале на площади 0,5 га представлены лихенофаги *N. brevicollis* и *N. alanicus*, питающиеся эпилитными лишайниками из разных семейств, фитофаг *N. diteras*, обгрызающий вершины молодых листьев злаков, и сапрофаг *N. dissonus*, потребляющий в пищу сухие вегетативные и генеративные органы мертвых злаков. В таксоценозах *Nalassus* на Западном Кавказе виды также разделены трофически. Так, жуки-альгофаги подрода *Horistelops* в Абхазии, питающиеся плеврококковыми водорослями, обитают совместно с лихенофагами из других подродов, потребляющих в пищу листоватые лишайники из семейства Physciaceae: *N. (Horistelops) sareptanus* и *N. (Caucasonotus) pharnaces* в нагорных дубравах Лидзавского участка Пицундо-Мюссерского заповедника, *N. (Horistelops) abkhasicus* и



*N. (s. str.) brevicollis* в лесах долины Геги и Бзыби. При совместном обитании лесных лишенофагов трофическая специализации также играет ключевую роль при разделении экологических ниш. Питание различными видами лишайников на разных видах древесных растений (пихта Нордманна и бук восточный) отмечено для сообщества *N. (Caucasonotus) ludmilae* Nabozhenko, 2001 и *N. (Caucasonotus) pharnaces* в долине рек

Лашипсе и Авадхара в Абхазии [5]. Похожее разделение кормовых лишайников и деревьев отмечено и в таксоцено *N. (Caucasonotus) pharnaces* и *N. (Caucasonotus) ritsanus* sp. n. в долине реки Юлшара возле озера Рица. Первый вид отмечен только на стволах буков, где потребляет фисциоидные листоватые лишайники, а второй питается пармелиевыми лишайниками на стволах ели восточной (табл. 2).



**Рисунок 9.** Показатели температуры и влажности воздуха, а также численность и половой состав (частично) разных видов *Nalassus* на трансектах: А – *N. brevicollis* (Нижний Унал, Северная Осетия); В – *N. dissonus* (там же); С – *N. pharnaces* (Теберда, Карачаево-Черкесия); Д – *N. sareptanus* (Пицунда, Абхазия); Е – *N. abkhasicus* (слияние Бзыби и Геги, Абхазия); F – *N. ritsanus* sp. n. (окр. оз. Рица, Абхазия). Пунктирными линиями обозначен тренд  
**Figure 9.** Parameters of air temperature and humidity, as well as the abundance and sex composition (partially) of *Nalassus* species on transects: А – *N. brevicollis* (Nizhniy Unal, North Ossetia); В – *N. dissonus* (the same locality); С – *N. pharnaces* (Teberda, Karachay-Cherkessia); Д – *N. sareptanus* (Pitsunda, Abkhazia); Е – *N. abkhasicus* (Bzyb and Gega rivers confluence, Abkhazia); F – *N. ritsanus* sp. n. (Ritsa Lake environs, Abkhazia). Dotted lines indicate trends

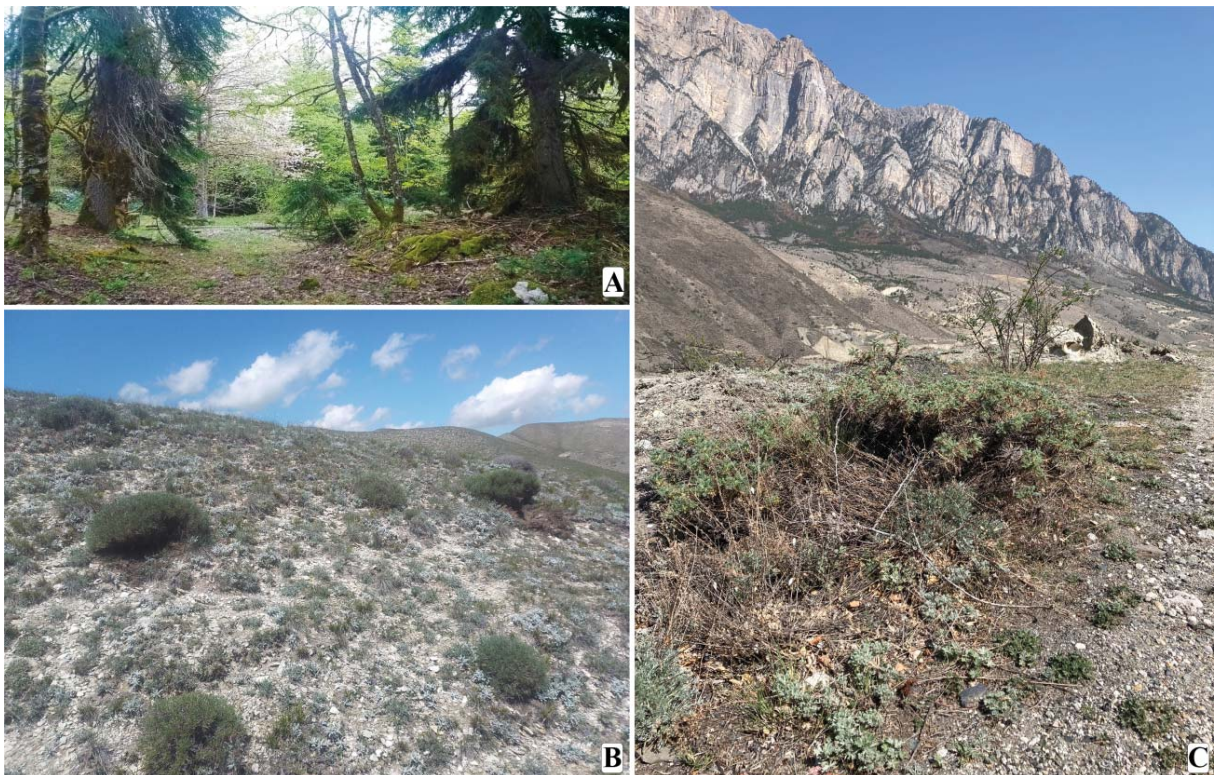
Трансформация трофических связей в ряде случаев сыграла одну из ключевых ролей в дифференциации чернотелок трибы Helopini на уровне родов, при этом изменение кормовых объектов с лишайников на высшие растения сопровождалось переходом имаго от древесного образа жизни к наземному и освоением открытых, особенно субаридных, ландшафтов.

Например, филогенетический анализ на основе гена COI мДНК (неопубликованные данные М.В. Набоженко, Б. Кескина, А. Пападопуло) показал, что из предковых форм широко распространенного в Средиземноморье и на Кавказе рода *Helops*, виды которого обитают исключительно в лесах и питаются лишайниками, обособился генетически близкий монофилетичный род

*Raiboscelis* Allard, 1876, представители которого относятся к фитофагам и встречаются преимущественно в открытых луговых и горностепных ландшафтах. Некоторые другие группы также полностью перешли на фитофагию или фитосапрофагию (*Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820, *Ectromopsis* Antoine, 1949, *Xanthomus* Mulsant, 1854). Отдельные роды все еще в состоянии перехода, например представители *Entomogonus* Solier, 1848, среди которых половина (виды-лихенофаги) обитает в хвойных лесах и лиственных редколесьях и питается на стволах деревьев, а половина (фитофаги) приурочена к нагорно-ксерофитным ландшафтам и полупустыням [21].

Освоение кавказскими *Nalassus* открытых ландшафтов не сыграло роли в подродовой дифференциации, хотя также частично сопровождалось переходом от лихенофагии к фито- и фитосапрофагии. Среди представителей всех трех подродов встречаются как лесные мезофильные формы, так и обитатели различных безлесных ландшафтов. Холодо- и влаголюбивые виды подрода *Caucasonotus* представлены как в лиственных и темнохвойных лесах (рис. 10А), так и в поясе субальпийских и альпийских лугов до 3500 м, однако только один вид, *N. diteras* (кроме лесной восточнокавказской популяции), зарегистрирован в качестве фитофага на среднегорных

и субальпийских лугах. Для более теплолюбивых видов номинативного подрода характерен переход от лесных местообитаний к освоению ксерофитных ландшафтов, который лишь в некоторых случаях привел к смене трофической специализации. Так, имаго *N. brevicollis* даже из одной популяции могут потреблять как лишайники, так и генеративные органы сосны (Садон-Унальская котловина, Северная Осетия); некоторые виды, обитающие в трагакантовых нагорно-ксерофитных ландшафтах, сохранили трофические связи с лишайниками, как *N. kalashiani* Nabozhenko, 2001 в Дагестане и Чечне (рис. 10В) [5], а другие, как, например, *N. dissonus*, в трагакантниках Северной Осетии (рис. 10С) полностью перешли на сапрофагию, питаясь отмершими органами однодольных растений. Виды подрода *Horistelops* освоили широкий спектр местообитаний на Кавказе и прилегающих территориях Ирана и Турции – от влажных субтропических лесов до восточноевропейских степей, альпийских лугов Эльбурса и Закавказья, лесных лугов и даже скал во влажных лесах [22]. Случаи перехода к фитофагии среди представителей этого подрода не известны, однако для некоторых популяций и видов характерна альгофагия, позволяющая нивелировать конкуренцию с лишайниками.



**Рисунок 10.** Местообитания *Nalassus* spp. на Кавказе: А – *N. ritsanus* sp. n., еловый лес, окрестности оз. Рица (Абхазия); В – трагакантниковая степь в окрестностях с. Леваша (Дагестан); С – трагакантниковая степь в окрестностях с. Нижний Унал (Северная Осетия)

**Figure 10.** Habitats of *Nalassus* spp. in the Caucasus: А – *N. ritsanus* sp. n., spruce forest, Ritsa Lake environs (Abkhazia); В – tragacanthic steppe in the vicinity of Levashi village (Dagestan); С – tragacanthic steppe in the vicinity of Nizhniy Unal village (North Ossetia)

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из трех стратегий, направленных на снижение конкуренции между видами жуков-чернотелок трибы Helorini в одном таксоцене (разные жизненные формы, суточная активность, трофические связи), важнейшей и,

возможно, единственной стратегией при совместном обитании *Nalassus* на Кавказе является трофическая специализация. Заселение кавказскими *Nalassus* открытых ландшафтов не сыграло роли в подродовой дифференциации, как у некоторых средиземноморских



чернотелок трибы Helopini, но способствовало ей на видовом уровне и частично сопровождалось переходом от лихенофагии к фито- и сапрофагии.

#### БЛАГОДАРНОСТЬ

1. Авторы благодарны О.С. Гуськовой (Ростов-на-Дону) за неоценимую помощь в ходе экспедиции, в том числе по сбору жуков. Особую признательность выражаем сотрудникам Пицундо-Мюссерского заповедника, директору Д.Д. Джергении, старшему научному сотруднику С.Л. Лободе и лесничему Д.А. Махарию, за всестороннюю помощь и поддержку при работе на территории заповедника. Сердечную признательность выражаем сотрудникам Рижского реликтового национального парка за возможность проведения исследований: директору А.Ч. Багателии, старшему научному сотруднику И.В. Тании, главному лесничему Т.Н. Джергении.

2. Работа выполнена в рамках госпроектов АААА-А17-117081640018-5 (ПИБР ДФИЦ РАН) для М.В. Набоженко, 122031100272-3 (ЗИН РАН) для И.А. Чиграя и 121021600184-6 (БИН РАН) для Л.В. Гагариной, а также при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-54-25001 Кипр\_а.

#### ACKNOWLEDGMENT

1. The authors are grateful to O.S. Guskova (Rostov-on-Don) for her invaluable help during the expedition, including the collection of beetles. We express our special gratitude to the staff of the Pitsundo-Myussera Reserve, director D.D. Dzhergenia, senior researcher S.L. Loboda and forester D.A. Makhariya for all-round assistance and support during work on the territory of the reserve. We express our cordial gratitude to the staff of the Ritsa National Park for the opportunity to conduct research: director A.Ch. Bagatelia, senior researcher I.V. Tanya, chief forester T.N. Dzhergenia.

2. The work was carried out within the framework of state projects АААА-А17-117081640018-5 (PIBR DRC RAS) for M.V. Nabozhenko, 122031100272-3 (ZIN RAS) for I.A. Chigray and 121021600184-6 (BIN RAS) for L.V. Gagarina, as well as with the financial support of the RFBR grant No. 19-54-25001 Kipr\_a.

#### БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Nabozhenko M.V., Nikitsky N.B., Aalbu R. Contributions to the knowledge of North American tenebrionids of the subtribe *Cylindrinotina* (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) // *Zootaxa*. 2016. V. 4136. N 1. P. 155-164. DOI: 10.11646/zootaxa.4136.1.7
- Nabozhenko M. Tribe Helopini Latreille, 1802 // *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, Volume 5. Tenebrionoidea (D. Iwan, I. Löbl eds.). Leiden: Brill, 2020. P. 314-339. DOI: 10.1163/9789004434998\_004
- Nabozhenko M.V., Ando K. Subtribal, generic and subgeneric composition of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Eastern Palaearctic // *Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2018. V. 64. N 4. P. 277-327. DOI: 10.17109/AZH.64.4.277.2018
- Bousquet Y., Thomas D.B., Bouchard P., Smith A.D., Aalbu R.L., Johnston M.A., Steiner W.E., Jr. *Catalogue of Tenebrionidae* (Coleoptera) of North America // *ZooKeys*. 2018. V. 728. P. 1-455. DOI: 10.3897/zookeys.728.20602
- Nabozhenko M.V., Gagarina L.V., Chigray I.A. A new *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) from

Transcaucasia with a key to species from the Greater Caucasus and notes on the taxonomy, distribution, bionomics and trophic relations // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2022. V. 68. N 2. P. 119-158. DOI: 10.17109/AZH.68.2.119.2022

- Steiner W.E. Flightless beetles in Appalachian "deserts": studies on the distribution and localized habitats of some species of Tenebrionidae (Coleoptera) // *Virginia Museum of Natural History Special Publication*. 1999. V. 7. P. 125-144.
- Steiner W.E. The Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) of Virginia // *Virginia Museum of Natural History Special Publication*. 2009. V. 16. P. 331-339.
- Набоженко М.В., Лебедева Н.В., Набоженко С.В., Лебедев В.Д. Таксоцен чернотелок-лихенофагов (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) в экотоне «лестепь» // *Энтомологическое обозрение*. 2016. Т. 95. Вып. 1. С. 137-152, 1 вкладка.
- Набоженко М.В., Кескин Б., Набоженко С.В. Жизненные формы и стратегии чернотелок-лихенофагов (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) // *Энтомологическое обозрение*. 2017. Т. 96. Вып. 3. С. 436-450, 4 вкладки.
- Green J. The food of *Cylindronotus laevioctostriatus* (Goeze) (Col., Tenebrionidae) and its larva // *Entomologist's Monthly Magazine*. 1951. V. 87. P. 19.
- Бызова Ю.Б., Гиляров М.С. Почвообитающие личинки чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) // *Зоологический журнал*. 1956. Т. 35. Вып. 10. С. 1493-1509.
- Набоженко М.В., Артохин К.С. Описание личинки *Nalassus* (*Helopondrus*) *sareptanus* (Allard, 1876) и положение подрода *Helopondrus* Reitter, 1922 в системе трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) // *Труды Русского энтомологического общества*. Т. 88. Вып. 1. Насекомые и паукообразные Приазовья. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2017. С. 72-79.
- Nabozhenko M.V., Keskin B., Alpogut Keskin N., Gagarina L.V., Nabozhenko S.V. Two new species and new records of lichen-feeding darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey with notes on bionomics and trophic relations // *Zootaxa*. 2021. V. 5057. N 1. P. 69-86. DOI: 10.11646/zootaxa.5057.1.4
- Nabozhenko M.V., Ntatsopoulos K., Gagarina L.V., Chigray I.A., Lagou L.J., Papadopoulou A. *Helops glabriventris glabriventris* (Coleoptera: Tenebrionidae), one of the primary consumers of corticolous lichens in the coniferous forests of Cyprus: bionomics, trophic associations and description of larvae // *Annales zoologici*. 2021. V. 71. N 4. P. 767-778. DOI: 10.3161/00034541ANZ2021.71.4.004
- 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.
- Набоженко М.В. Жуки-чернотелки трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) мировой фауны. Дисс. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2019. 408 с. DOI: 10.5281/zenodo.5177194
- Nabozhenko M.V., Papadopoulou A., Chigray I.A., Ntatsopoulos K., Makris Ch., Gagarina L.V. Morphological variability, bionomics and trophic associations of the rare Cypriot endemic *Odocnemis intruscollis* (Seidlitz, 1895) (Coleoptera: Tenebrionidae) // *Caucasian Entomological Bulletin*. 2022. V. 18. Iss. 1. P. 83-91. DOI: 10.23885/181433262022181-8391
- Никитский Н.Б. Жуки-чернотелки (Coleoptera: Tenebrionidae) Московской области // *Кавказский энтомологический бюллетень*. 2016. Т. 12. Вып. 1. С. 117-130. DOI: 10.23885/1814-3326-2016-12-1-117-130
- Nabozhenko M.V., Grimm R. New species and new records of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Western Palaearctic // *Caucasian*

- Entomological Bulletin. 2019. V. 15. Iss. 1. P. 107-116. DOI: 10.23885/181433262019151-107116
20. Nabozhenko M.V., Keskin B. Revision of the genus *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey, the Caucasus and Iran with observations on feeding habits // *Zootaxa*. 2016. V. 4202. N 1. P. 1-97. DOI: 10.11646/zootaxa.4202.1.1
21. Nabozhenko M.V., Keskin B., Nabozhenko S.V., Alpagut Keskin N., Papadopoulou A., Gagarina L.V., Ntatsopoulos K., Jelinscaia-Lagou L. The genus *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae): distribution, reasons for habitat fragmentation and the pathway from forest lichenophages to semi-desert phytophages // International Tenebrionidea Virtual Symposium VI (May 21–22, 2021), Book of Abstracts. 2021. P. 20-21. URL: [www.tenebrionidea.org](http://www.tenebrionidea.org) (дата обращения: 10.06.2022)
22. Keskin B., Nabozhenko M., Alpagut-Keskin N. Taxonomic review of the genera *Nalassus* Mulsant, 1854 and *Turkonalassus* gen. nov. of Turkey (Coleoptera: Tenebrionidae) // *Annales zoologici*. 2017. V. 67. N 4. P. 725-747. DOI: 10.3906/zoo-1509-1
- REFERENCES**
- Nabozhenko M.V., Nikitsky N.B., Aalbu R. Contributions to the knowledge of North American tenebrionids of the subtribe Cylindrinotina (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini). *Zootaxa*, 2016, vol. 4136, no. 1, pp. 155-164. DOI: 10.11646/zootaxa.4136.1.7
  - Nabozhenko M. Tribe Helopini Latreille, 1802. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 5. Tenebrionidea (D. Iwan, I. Löbl eds.). Leiden: Brill, 2020. pp. 314-339. DOI: 10.1163/9789004434998\_004
  - Nabozhenko M.V., Ando K. Subtribal, generic and subgeneric composition of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Eastern Palaearctic. *Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 2018, vol. 64, no. 4, pp. 277-327. DOI: 10.17109/AZH.64.4.277.2018
  - Bousquet Y., Thomas D.B., Bouchard P., Smith A.D., Aalbu R.L., Johnston M.A., Steiner W.E., Jr. Catalogue of Tenebrionidae (Coleoptera) of North America. *ZooKeys*, 2018, vol. 728, pp. 1-455. DOI: 10.3897/zookeys.728.20602
  - Nabozhenko M.V., Gagarina L.V., Chigray I.A. A new *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Transcaucasia with a key to species from the Greater Caucasus and notes on the taxonomy, distribution, bionomics and trophic relations. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 2022, vol. 68, no. 2, pp. 119-158. DOI: 10.17109/AZH.68.2.119.2022
  - Steiner W.E. Flightless beetles in Appalachian “deserts”: studies on the distribution and localized habitats of some species of Tenebrionidae (Coleoptera). Virginia Museum of Natural History Special Publication. 1999, vol. 7, pp. 125-144.
  - Steiner W.E. The Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) of Virginia. Virginia Museum of Natural History Special Publication. 2009, vol. 16, pp. 331-339.
  - Nabozhenko M.V., Lebedeva N.V., Nabozhenko S.V., Lebedev V.D. The taxocene of lichen-feeding darkling Beetles (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) in a forest- steppe ecotone. *Entomological Review*, 2016, vol. 96, no. 1, pp. 101-113. DOI: 10.1134/S0013873816010115
  - Nabozhenko M.V., Keskin B., Nabozhenko S.V. Life forms and strategies of lichen- feeding darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini). *Entomological Review*, 2017, vol. 97, no. 6, pp. 735-746. DOI: 10.1134/S0013873817060045
  - Green J. The food of *Cylindronotus laevioctostriatus* (Goeze) (Col., Tenebrionidae) and its larva. *Entomologist's Monthly Magazine*. 1951, vol. 87, p.19.
  - Byzova Yu.B., Gilyarov M.S. Soil dwelling larvae of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae). *Zoologicheskii zhurnal*. 1956, vol. 35, no. 10, pp. 1493-1509. (In Russian)
  - Nabozhenko M.V., Artokhin K.S. Description of the larva of *Nalassus* (*Helopondrus*) *sareptanus* (Allard, 1876) and a position of the subgenus *Helopondrus* Reitter, 1922 in the system of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae). In: *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva*. T. 88, vyp. 1. *Nasekomye i paukoobraznye Priazov'ya* [Proceedings of the Russian Entomological Society. Vol. 88, no. 1. Insects and Arachnids of the Cis-Azov Region]. St Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 2017, pp. 72-79. (In Russian)
  - Nabozhenko M.V., Keskin B., Alpagut Keskin N., Gagarina L.V., Nabozhenko S.V. Two new species and new records of lichen-feeding darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey with notes on bionomics and trophic relations. *Zootaxa*, 2021, vol. 5057, no. 1, pp. 69-86. DOI: 10.11646/zootaxa.5057.1.4
  - Nabozhenko M.V., Ntatsopoulos K., Gagarina L.V., Chigray I.A., Lagou L.J., Papadopoulou A. *Helops glabriventris glabriventris* (Coleoptera: Tenebrionidae), one of the primary consumers of corticolous lichens in the coniferous forests of Cyprus: bionomics, trophic associations and description of larvae. *Annales zoologici*, 2021, vol. 71, no. 4, pp. 767-778. DOI: 10.3161/00034541ANZ2021.71.4.004
  - Nabozhenko M.V. On the classification of the tenebrionid tribe Helopini, with a review of the genera *Nalassus* Mulsant and *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) of the European part of CIS and the Caucasus. *Entomological Review*. 2001, vol. 81, iss. 8, pp. 909-942. (In Russian)
  - Nabozhenko M.V. *Zhuki-chernotelki triby Helopini* (Coleoptera: Tenebrionidae) *mirovoy fauny* [Darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) of the world fauna. SciD Thesis]. St Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 2019, 408 p. (In Russian) DOI: 10.5281/zenodo.5177194
  - Nabozhenko M.V., Papadopoulou A., Chigray I.A., Ntatsopoulos K., Makris Ch., Gagarina L.V. Morphological variability, bionomics and trophic associations of the rare Cypriot endemic *Odocnemis intruscollis* (Seidlitz, 1895) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Caucasian Entomological Bulletin*, 2022, vol. 18, iss. 1, pp. 83-91. DOI: 10.23885/181433262022181-8391
  - Nabozhenko M.V. On the classification of the tenebrionid tribe Helopini, with a review of the genera *Nalassus* Mulsant and *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) of the European part of CIS and the Caucasus. *Entomological Review*. 2001, vol. 81, iss. 8, pp. 909-942.
  - Nikitsky N.B. Darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) of Moscow Region. *Caucasian Entomological Bulletin*, 2016, vol. 16, iss. 1, pp. 117-130. (In Russian). DOI: 10.23885/1814-3326-2016-12-1-117-130
  - Nabozhenko M.V., Grimm R. New species and new records of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Western Palaearctic. *Caucasian Entomological Bulletin*, 2019, vol. 15, iss. 1, pp. 107-116. DOI: 10.23885/181433262019151-107116
  - Nabozhenko M.V., Keskin B. Revision of the genus *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey, the Caucasus and Iran with observations on feeding habits. *Zootaxa*, 2016, vol. 4202, iss. 1, pp. 1-97. DOI: 10.11646/zootaxa.4202.1.1
  - Nabozhenko M.V., Keskin B., Nabozhenko S.V., Alpagut Keskin N., Papadopoulou A., Gagarina L.V., Ntatsopoulos K., Jelinscaia-Lagou L. The genus *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae): distribution, reasons for habitat fragmentation and the pathway from forest lichenophages to semi-desert phytophages. International Tenebrionidea Virtual Symposium VI (May 21–22, 2021), Book of Abstracts, 2021, pp.

20-21. Available at: [www.tenebrionoidea.org](http://www.tenebrionoidea.org) (assecced 10.06.2022)

23. Keskin B., Nabozhenko M., Alpagut-Keskin N. Taxonomic review of the genera *Nalassus* Mulsant, 1854 and

*Turkonalassus* gen. nov. of Turkey (Coleoptera: Tenebrionidae). *Annales zoologici*, 2017, vol. 67, iss. 4, pp. 725-747. DOI: 10.3906/zoo-1509-1

#### КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Максим В. Набоженко и Светлана В. Набоженко, а также Иван А. Чиграй собирали материал и проводили наблюдения на Кавказе. Людмила В. Гагарина определяла и фотографировала лишайники и водоросли. Максим В. Набоженко дополнительно описал новый вид. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### AUTHOR CONTRIBUTIONS

Maxim V. Nabozhenko and Светлана В. Набоженко, as well as Ivan A. Chigray collected material and made observations in the Caucasus. Ludmila V. Gagarina identified and photographed lichens and algae. Maxim V. Nabozhenko additionally described a new species. All the authors equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

#### NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

#### ORCID

Максим В. Набоженко / Maxim V. Nabozhenko <https://orcid.org/0000-0001-7914-7942>

Людмила В. Гагарина / Ludmila V. Gagarina <https://orcid.org/0000-0003-3213-1673>

Иван А. Чиграй / Ivan A. Chigray <https://orcid.org/0000-0002-3830-6860>

Светлана В. Набоженко / Svetlana V. Nabozhenko <https://orcid.org/0000-0002-1721-9047>