УДК 595.764.1(470-13)

АНАЛИЗ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ФАУНЫ ПЛАСТИНЧАТОУСЫХ ЖУКОВ (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA) ЮЖНОЙ РОССИИ

© 2011 **Шохин И. В.**
Институт аридных зон Южного научного центра РАН

Рассмотрены эколого-географические характеристики 292 видов 17 подвидов пластинчатоусых жуков Южной России. Выделены 3 зоогеографических комплекса с 6 группами и 7 подгруппами ареалов; 2 экологические группы с 7 основными комплексами; 4 группы по отношению к влажности. Прослежено распространение пластинчатоусых по 15 физико-географическим районам: выделены 3 основных группы районов, совпадающие с тремя основными зоогеографическими группами Тетического комплекса (Сетийской, Скифской и Средиземноморской). Проведен зоогеографический анализ фауны пластинчатоусых жуков региона с учетом выделенных районов.

Ecological-geographical characteristics of the 292 species and 17 subspecies of lamellicorn beetles of the south of Russia are considered. 3 zoogeographical complexes with 6 groups and 7 subgroups of an area are discharged; 2 ecological groups with 7 basic complexes; 4 groups in relation to humidity. Distribution of the lamellicorn beetles in 15 physiographic areas are tracked: 3 basic groups of areas are discharged, conterminous to three basic zoogeographical groups of Tethis complex (Setian, Scythian and Mediterranean). The zoogeographical analysis of the fauna of lamellicorn beetles of region with the count of discharged areas are given.

Ключевые слова: Южная Россия, пластинчатоусые жуки, зоогеография.

Key words: Southern Russia, Scarabaeoidea, zoogeography.

Пластинчатоусые жуки (Scarabaeoidea) представляют собой естественную группу отряда жесткокрылых ранга надсемейства. Важное хозяйственное значение, которое имеет эта группа, а также крупные размеры и броская внешность самцов ряда видов, обусловили интерес сборщиков и специалистов к группе и ее сравнительно хорошую изученность. В настоящий момент достаточно полно выявлен видовой состав Южной России (Шохин, 2007) и ряда сопредельных регионов – Крыма (Мальцев, 1964; Апостолов, Мальцев, 1986), Юго-Восточной Украины (Мартынов, 1997), Казахстана и Средней Азии (Николаев, 1987), Среднего Поволжья (Утробина, 1964), Верхнего Дона (Негробов 2000), Грузии (Джамбазишвили, 1979), Армении (Яблоков-Хнзорян, 1967), Апшеронского п-ова (Григорьянц, 1983) и ряда других районов.

Территория исследований включает области и республики, входящие в настоящее время в состав Южного и Северо-Кавказского федеральных округов (в дальнейшем для краткости именуется **Южная Россия**). Этот район отличается наибольшим разнообразием фауны среди других регионов России - в настоящий момент для него выявлено 292 вида и 17 подвидов Scarabaeoidea (Шохин, 2007). Район частично изолирован береговой линией Азовского, Черного и Каспийского морей и Кавказским хребтом, русла рек Дон и Волга также являются значительной преградой для распространения многих видов. Вкупе с вертикальной исчерченностью на юге такое расположение создает необходимые элементы для автохтонного видообразования. Различные экологические условия, и в связи с этим огромное разнообразие физических условий – здесь представлены такие ландшафтные зоны как лесостепь, степь, полупустыня и пустыня, а в горах – альпийские и субальпийские луга и лесной пояс – дают возможность для большого разнообразия такой экологически пластичной группы как пластинчатоусые. Наконец, расположение на стыке нескольких зоогеографических провинций, сложный характер развития региона, и в связи с ним – фауногенеза, также сыграли свою роль. Все вышесказанное обуславливает интерес к распространению пластинчатоусых жуков в регионе, в связи с их экологическими характеристиками и зоогеографическими особенностями.

Ареалогический анализ фауны пластинчатоусых жуков Южной России. Сложный характер формирования фауны региона отразился на составе зоогеографических групп. В данной работе часть видов рассматривается несколько раз – формально относящиеся к одному комплексу, это широко распространенные политипические виды, представленные подвидами, чьи ареалы попадают в другие группы. В фауне изучаемого региона по типам ареала можно выделить 3 комплекса, 6 групп и 7 подгрупп типов ареалов. В работе использованы принципы классификации ареалов, изложенные в работах Семенова-Тян-Шанского (1936), Емельянова (1974) и особенно Крыжановского (2002). Распространение видов дается по каталогу палеарктических жесткокрылых (Lobl, Smetana, 2006).

Комплекс видов с широким распространением. В этот комплекс входят виды с ареалами, простирающимися от Атлантического океана до Тихого, или имеющими еще более широкое распространение. Виды, входящие в эту группу, экологически пластичны и встречаются во всех зоогеографических областях Палеарктики. Мы не рассматриваем здесь традиционно приводящийся космополитичный комплекс, так как космополитами в общепринятом смысле считаются виды, распространенные на всех пяти материках,

за исключением Антарктиды. При этом собственно космополитический ареал не имеет ни один вид пластинчатоусых жуков. *Trox scaber* (Linnaeus, 1767) завезен в Австралию, и на самом деле его ареал можно определить как голаркто-неотропический. Другой вид, традиционно приводящийся как космополит – *Calamosternus granarius* (Linnaeus, 1767), должен рассматриваться в группе Европейских видов, его настоящее распространение носит вторичный характер, он был завезен во многие зоогеографические области человеком. Включавшийся до недавнего времени в число космополитов (Olivier, 1789) оказался комплексом видов, и хотя ареал *L. lividus* выходит за пределы Палеарктики, границы его неясны. Он включен в группу Транспалеарктических видов. *Pleurophorus caesus* (Creutzer, 1796), с одной стороны оказался комплексом видов, с другой – завезен в тропическую Африку, Северную и Южную Америку.

Голарктические виды. Сюда отнесены два вида: *Trox scaber,* который также распространен и в Южной Америке и *Planolinus vittatus* (Say, 1825). В отличие от некоторых видов следующих групп, также имеющих современное голарктическое распространение, *Planolinus vittatus* представлен рядом подвидов. В изучаемом регионе обитает европейский подвид *P. vittatus mundus* Rtt.

Транспалеарктические виды. Здесь объединены виды, распространенные от Европы до Дальнего Востока (хотя в большинстве отсутствующие в С. Африке): *Sinodendron cylindricum* (Linnaeus, 1758), *Trox cadaverinus* Illiger, 1802, *T. sabulosus* (Linnaeus, 1758), *Codocera ferruginea* (Eschscholtz, 1818), *Scarabaeus typhon* Fischer von Waldheim, 1823, *Gymnopleurus mopsus* (Pallas, 1781), *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus, 1758), *Onthophagus gibbulus* (Pallas, 1781), *O. marginalis* Gebler, 1817, *O. nuchicornis* (Linnaeus, 1758), *Acrossus depressus* (Kugelann, 1792), *Agrillinus sordidus* (Fabricius, 1775), *Esymus pusillus* (Herbst, 1789), *Melolontha hippocastani* Fabricius, 1801, *Phyllopertha horticola* (Linnaeus, 1758), *Trichius fasciatus* (Linnaeus, 1758), *Valgus hemipterus* (Linnaeus, 1758), *Protaetia marmorata* (Fabricius, 1792), *P. metallica* (Herbst, 1782). Транспалеарктический ареал, включая Северную Африку свойственен *Acrossus luridus* (Fabricius, 1775), *Chilothorax distinctus* (Muller, 1776), *Acanthobodilus immundus* (Creutzer, 1799), *Aphodius fimetarius* (Linnaeus, 1758), *Liothorax plagiatus* (Linnaeus, 1767), *Subrinus sturmi* (Harold, 1870), *Labarrus lividus* (Olivier, 1789), а также ряду видов, чьи ареалы выходят за пределы Палеарктики, в том числе, имеющих современное голарктическое распространение: *Geotrupes stercorarius* (Linnaeus, 1758), *Rhyssemus germanus* (Linnaeus, 1767), *Otophorus haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758), *Colobopterus erraticus* (Linnaeus, 1758), *Teuchestes fossor* (Linnaeus, 1758), *Eupleurus subterraneus* (Linnaeus, 1758), *Acrossus rufipes* (Linnaeus, 1758). Их голарктический ареал носит вторичный характер и связан с транспортирующей функцией человечества – в Неарктику эти виды (а некоторые и в другие регионы) были завезены в ходе расселения человека.

Гиадийский (бореальный) комплекс. В этот комплекс входят виды двух групп, чьи ареалы охватывают бореальную область Палеарктики. Приуроченные практически к одной зоне, эти виды проявляют гораздо меньше внутривидовой изменчивости, исключая довольно обширную группу видов, образующих кавказские дериваты. Последние могут быть, с одной стороны просто изолянтами, с другой стороны – под влиянием формообразующей роли Кавказа, как вторичного центра видообразования – образовывать подвиды, а в конечном итоге – викарирующие пары видов. Для некоторых таких таксонов статус не ясен, мы в данной работе рассматриваем их в качестве подвидов. Эта группа включает в основном бореальные мезофильные виды, приуроченные к лесам и лесостепи.

Европейско-Сибирская. Группа объединяет виды, широко распространенные в Европе, часто включая некоторые области, относящиеся к Средиземноморью, некоторые виды отмечены в пограничных районах Северной Африки; на восток ареалы продолжаются до Байкала. *Sinodendron cylindricum* (Linnaeus, 1758), *Ceruchus chrysomelinus* (Hochenwarth, 1785), *Trox sabulosus sabulosus* (Linnaeus, 1758), *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791), *Copris lunaris* (Linnaeus, 1758), *Onthophagus semicornis* (Panzer, 1798), *Psammodius asper* (Fabricius, 1775), *Acrossus bimaculatus* (Laxmann, 1770), *Euheptaulacus sus* (Herbst, 1783), *E. carinatus* (Germar, 1824), *E. villosus* (Gyllenhal, 1808), *Ammoecius brevis* (Erichson, 1848), *Bodilopsis rufus* (Moll, 1782), *A. ater* (De Geer, 1774), *Melinopterus prodromus* (Brahm, 1790), *M. punctatosulcatus* (Sturm, 1805), *Nobius serotinus* (Panzer, 1799), *Pubinus tomentosus* (Muller, 1776), *Trichonotulus scrofa* (Fabricius, 1787), *Loraspis frater* (Mulsant &Rey, 1870), *Aphodius foetens* (Fabricius, 1787), *Planolinus fasciatus* (Olivier, 1789), *Amphimallon altaicum* (Mannerheim, 1825), *A. solstitiale* (Linnaeus, 1758), *Lasiopsis caninus* (Zoubkov, 1829), *Maladera holosericea* (Scopoli, 1772), *Omaloplia spiraeae* (Pallas, 1773), *Serica brunnea* (Linnaeus, 1758), *Anomala errans* (Fabricius, 1775), *Chaetopteroplia segetum* (Herbst, 1783), *Anisoplia campicola* Menetries, 1832, *A. agricola* (Poda, 1761), *Cetonia aurata* (Linnaeus, 1761), *Protaetia ungarica* (Herbst, 1790).

Европейская. Ареалы этих видов ограничены в основном Европой, если они включают некоторые области Средиземноморья – то это, как правило, Южная Европа или Кавказ. Сюда относятся *Platycerus caraboideus* (Linnaeus, 1758), *Odonteus armiger* Scopoli, 1772, *Ochodaeus chrysomeloides* (Schrank, 1781), *Onthophagus ovatus* (Linnaeus, 1767), *Diastictus vulneratus* (Sturm, 1805), *Sigorus porcus*

(Fabricius, 1792), *Heptaulacus testudinarius* (Fabricius, 1775), *Melolontha pectoralis* Germar, 1824, *Polyphylla fullo* (Linnaeus, 1758), *Omaloplia ruricola* (Fabricius, 1775), *O. nigromarginata* (Herbst, 1786), *Anomala dubia* Scopoli, 1763, *Protaetia aeruginosa* (Drury, 1770), *P. fieberi* (Kraatz, 1880), *Oxythyrea funesta* (Poda, 1761). Ареал *Hoplia parvula* Krynicky, 1832 ограничен Восточной Европой, этот вид также включен в эту группу.

Тетический комплекс. Этот комплекс включает наибольшее число видов и родов, образуя ядро фауны региона. Ареалы видов входят в область Древнего Средиземья – района, ограниченного берегами древнего океана Тетис. Большое число видов и разнообразие ареалов позволяют скомпоновать их в три группы.

Скифская. Группа включает виды с ареалами, простирающимися в степном поясе: от Венгрии и Чехии до Монголии. Единого мнения, к какой зоогеографической подобласти – Бореальной или Тетической – относятся ареалы данной группы нет, фауна носит переходный характер. Так Крыжановский (2002), основываясь прежде на распространении жужелиц, относит ее к Бореальной подобласти. Что касается пластинчатоусых жуков, то виды, входящие в эту группу имеют преимущественно средиземноморские, но не бореальные корни, вследствие этого группа должна рассматриваться в Тетическом (Широко-средиземноморском) комплексе. Часть видов может заходить также в полупустыни и пустыни, а часть – в лесостепь, и даже в горные районы, не заходя, однако, высоко в горы. В свою очередь в нашей фауне может быть разбита на две подгруппы.

Степная. Ареалы подгруппы обхватывают западную часть европейских степей (как минимум причерноморские степи, включая степную часть Крыма), иногда заходя далеко на восток. В этой подгруппе отмечен наибольший процент ботриобионтов. *Trox eversmanni* Krynicky, 1832, *T. morticini* (Pallas, 1781), *Glaresis rufa* Erichson, 1848, *Ceratophyus polyceros* (Pallas, 1771), *Lethrus apterus* (Laxmann, 1770), *Ochodaeus integriceps* Semenov, 1890, *Pygorpleurus vulpes* (Fabricius, 1781), *Onthophagus vitulus* (Fabricius, 1776), *Onthophagus leucostigma* Steven, 1811, *Cheironitis eumenes* (Motschulsky, 1859), *Mothon sarmaticus* (Semenov & Medvedev, 1927), *Chilothorax planus* (D.Koshantschikov, 1894), *Ch. ivanovi* (Lebedev, 1912), *Amidorus spalacophilus* (Novikov, 1996), *Oradoliscus rotundangulus* (Reitter, 1900), *Phaeaphodius novikovi* (Kabakov, 1998), *Melinopterus caspius* (Menetries, 1823), *Phalacronotus citellorum* (Semenov & Medvedev, 1928), *Polyphylla alba* (Pallas, 1773), *Holochellus vulpinus* (Burmeister, 1855), *H. aequinoctialis* (Herbst, 1790), *H. nocturnus* (Nonveiller, 1958), *Amphimallon volgensis* Fischer von Waldheim, 1824, *Monotropus nordmanni* Blanchard, 1850, *Blitopertha lineolata* Fisher von Waldheim, 1823, *Anisoplia austriaca* (Herbst, 1783), *A. zwicki* Fischer von Waldheim, 1824, *A. deserticola* Fischer von Waldheim, 1824, *A. brenskei* Reitter, 1889.

Восточно-степная. Объединяет в целом более ксерофильные формы, обитающие, как правило, к востоку от Волги, хотя некоторые виды могут встречать и западнее, вплоть до Дона. Виды, относящиеся к этой подгруппе, в определенном смысле имеют характер ареалов, переходный к следующей группе, однако они, как правило, не проникают вглубь Средней Азии и ограничены Западным Казахстаном. *Bodilus gregarius* (Harold, 1871), *Chilothorax hahni* (Reitter, 1907), *Phaeaphodius costalis* (Gebler, 1848), *Mendidius curtulus* (Harold, 1866), *Calamosternus suturifer* (Reitter, 1893), *Maladera caspica* (Faldermann, 1836), *Hoplia paupera* Krynicki, 1832, *Chaetopteroplia segetum zoubkovi* (Krynicki, 1832), *Protaetia karelini* (Zoubkov, 1829), *P. ungarica inderiensis* (Krynicki, 1832).

Сетийская (Туранская). Сетийская группа в нашей фауне представлена видами Туранской подгруппы, видов имеющих широко-сетийское распространение нет. Группа включает виды, более или менее широко распространенные в Средней Азии (sensu Крыжановский, 1965). Это в основном обитатели пустынь, часто с присущими им морфологическими признаками. Распространение этих видов в регионе обычно ограничено восточными районами, хотя некоторые виды могут проникать довольно далеко на запад. *Glaresis beckeri* Solsky, 1870, *Lethrus longimanus* Fischer von Waldheim, 1821, *Cheironitis moeris* (Pallas, 1781), *Eremazus cribratus* Semenov, 1893, *Granulopsammodius transcaspicus* Petrovitz, 1961, *Psammodius generosus* Reitter, 1892, *Rhyssemodes transcaspicus* Rakovic, 1982, *Platytomus variolosus* (Kolenati, 1846), *Cnemisus rufescens* (Motschulsky, 1845), *Alocoderus digitalis* (D.Koshantchikov, 1894), *Mendidaphodius brancsiki* (Reitter, 1899), *Chilothorax variicolor* (D.Koshantschikov, 1894), *Ch. plutschewskyi* (D.Koshantschikov, 1894), *Mendidius nelsinae* (Medvedev, 1968), *M. baigakumi* (W.Koshantschikov, 1911), *Mecynodes kisilkumi* (Solsky, 1876), *Sugrames hauseri* Reitter, 1894, *Orubesa athleta* (Semenov, 1895), *Cyphonotus testaceus* (Pallas, 1781), *Chioneosoma porosum* Fischer von Waldheim, 1824, *Ch. vulpinum* (Gyllenhal, 1817), *Ch. astrachanicum* Semenov, 1902, *Ch. pulvereum* (Knoch, 1801), *Maladera euphorbiae* (Burmeister, 1895), *Leucoserica arenicola* (Solsky, 1876), *Anomala kirgisica* Borodin, 1915, *Adoretus nigrifrons* Borodin, 1915, *Pseudodoretus phthisicus* (Dohrn, 1882).

Средиземноморская. Наиболее многочисленная группа, разделенная в данной работе на 5 подгрупп. Ареалы видов, входящих в эту группу охватывают всю область Средиземноморья, или его часть, часто глубоко проникая в Европу или Среднюю Азию.

Широкосредиземноморская (Гесперийская). Виды, входящие в эту подгруппу распространены в Северной Африке, Южной Европе (иногда проникая далеко в Среднюю), Малой Азии, доходя до Северного Ирана, а иногда – проникая вглубь Средней Азии. Как правило ареалы сплошные, изредка – имеют дизъюнктивный характер. *Lucanus cervus* (Linnaeus, 1758), *Dorcus parallelipipedus* (Linnaeus, 1758), *Trox hispidus niger* Rossi 1792, *Geotrupes spiniger* Marscham, 1802, *Scarabaeus pius* (Illiger, 1803), *S. sacer* Linnaeus, 1758, *Gymnopleurus geoffroyi* (Fuessly, 1775), *Gymnopleurus flagellatus* (Fabricius, 1787), *Sisyphus schaefferi schaefferi* (Linnaeus, 1758), *Copris hispanus* (Linnaeus, 1764), *Onthophagus amyntas* (Olivier, 1789), *O. gibbosus* (Scriba, 1790), *O. andalusicus* Waltl, 1835, *O. taurus* (Schreber, 1759), *O. vacca* (Linnaeus, 1767), *Euoniticellus fulvus* (Goeze, 1777), *Cheironitis hungaricus* (Herbst, 1789), *Onitis humerosus* (Pallas, 1771), *Psammodius basalis* Mulsant et Rey, 1869, *P. laevipennis* Costa, 1844, *Alocoderus hydrochaeris* (Fabricius, 1798), *Bodilus lugens* (Creutzer, 1799), *B. ictericus* (Laicharting, 1781), *Erytus tekkensis* (Petrovitz, 1961), *E. persicus* (Petrovitz, 1961), *E. aequalis* (A.Schmidt, 1907), *Melinopterus sphacelatus* (Panzer, 1798), *M. consputus* (Creutzer, 1799), *M. pubescens* (Sturm, 1800), *Eudolus quadriguttatus* Herbst, 1783, *Phyllognathus excavatus* (Forster, 1771), *Pentodon bidens* (Pallas, 1771), *Oryctes nasicornis* (Linneus, 1758), *Oxythyrea cinctella* (Schaum, 1841).

Отдельный интерес представляет ареал *Hybosorus illigeri* Reiche, 1853, являющийся элементом палеотропической фауны, широко распространенный в Африке, Индии и Америке. Из других наших видов, наиболее близкий характер ареала имеет видов *Euoniticellus pallipes* (Fabricius, 1781), известный из Южной Европы, Передней, Малой и Средней Азии, Ирана, Афганистана, Южной Монголии и Индии. Обширный ареал *Hybosorus illigeri*, вкупе с отсутствием внутривидовой дифференциации говорит о сравнительно недавнем расселении. Родиной этого вида, видимо, является Африка, где сосредоточено основное число (4) видов рода. В Америку он видимо был завезен во время европейской колонизации. Проникновение этого вида в Индию и южную Европу также носит вторичный характер, первичная волна расселения привела к образованию ближневосточного рода *Seleucosorus* Kuijten, 1983; а в Индии особого вида – *Hybosorus orientalis* Westwood, 1846. Проникновение *Hybosorus illigeri* в Малую и Среднюю Азию шло из южной Европы, так что этот вид следует рассматривать в подгруппе широкосредиземноморских видов, сближая с типом расселения *Euoniticellus pallipes, Onthophagus taurus, O. andalusicus, Copris hispanus.*

Средиземноморско-Европейская. Данная подгруппа объединяет виды, с ареалами включающими Европу, как правило – Восточную, Балканы, Малую Азию, и часто – Кавказ. В громадном большинстве виды отсутствуют в Северной Африке, однако, могут заходить в Среднюю Азию. *Geotrupes mutator* Marscham, 1802, *Trox perrisii* Fairmair, 1860, *Onthophagus illyricus* (Scopoli, 1763), *O. verticicornis* (Laicharting, 1781), *O. fracticornis* (Preyssler, 1790), *O. lemur* (Fabricius, 1781), *O. coenobita* (Herbst, 1783), *O. ruficapillus* Brulle, 1832, *O. grossepunctatus* Reitter, 1905, *O. furcatus* (Fabricius, 1781), *Caccobius schreberi* (Linnaeus, 1767), *Pleurophorus caesus* (Creutzer, 1796), *P. pannonicus* Petrovitz, 1961, *Oxyomus sylvestris* (Scopoli, 1763), *Coprimorphus scrutator* (Herbst, 1789), *Euorodalus coenosus* (Panzer, 1798) (?=*E. paracoenosus* (Balthasar.& Hrubant, 1960), *Plagiogonus putridus* (Geoffroy in Fourcroy, 1785), *Biralus satellitus* (Herbst, 1789), *Chilothorax melanostictus* (W.Schmidt, 1840), *Ch. sticticus* (Panzer, 1798), *Melinopterus reyi* (Reitter, 1892), *Amidorus obscurus* (Fabricius, 1792), *Esymus merdarius* (Fabricius, 1775), *Phalacronotus biguttatus* (Germar, 1824), *Limarus maculatus* (Sturm, 1800), *Aphodius conjugatus* (Panzer, 1795), *Nialus varians* (Duftschmidt, 1805), *Calamosternus granarius* (Linnaeus, 1767), *Anoxia pilosa* (Fabricius, 1792), *Rhizotrogus aestivus* (Olivier, 1789), *Gnorimus variabilis* (Linnaeus, 1758), *Osmoderma coriarium* (De Geer, 1774) (=*eremita* auct.), *Protaetia affinis* (Andersch, 1797), *Tropinota hirta* (Poda, 1761).

Следующие три подгруппы обладают взаимосвязанными ареалами, при которых каждая предшествующая географически включает в себя последующую подгруппу.

Восточно-Средиземноморская. К этой подгруппе относятся виды, чье распространение ограничено восточной областью Средиземноморья, включая Балканы, Малую Азию, Северный Иран, иногда проникая в южно-российские степи и/или Среднюю Азию и Крым. *Lucanus ibericus* Motschulsky, 1845, *Eulasia bombyliformis* (Pallas, 1781), *E. arctos* (Pallas, 1781), *Pygorpleurus psilotrichia* (Faldermann, 1835), *Scarabaeus armeniacus* (Mannerheim in Meneties, 1832), *Sisyphus schaefferi boschniaki* Fischer von Waldheim, 1823, *Onthophagus amyntas alces* Fabricius, 1792, *O. atramentarius* Menetries, 1832, *O. sericatus* Reitter, 1892, *O. fissicornis* Krynicki, 1834, *O. lucidus* (Sturm, 1800), *O. furcicornis* Reitter, 1892, *O. ponticus* Harold, 1883, *O. suturellus* Brulle, 1832, *O. truchmenus* Kolenati, 1846, *Caccobius histeroides* (Menetries, 1832), *Paroniticellus festivus* (Steven, 1809), *Cheironitis pamphilius* (Menetries, 1849), *Onitis damoetas* Stevens, 1806, *Ataenius horticola* Harold, 1869, *Bodilus punctipennis* (Erichson, 1848), *B. circumcinctus* (W.Schmidt, 1840), *Mendidius bispinifrons* (Reitter, 1889), *M. multiplex* (Reitter, 1897), *Loraphodius suarius* (Faldermann, 1836), *Nobius inclusus* (Reitter, 1892), *Liothorax kraatzi* (Harold, 1868), *Biralus menetriesi* (Menetries, 1849), *Calamosternus trucidatus* (Harold, 1863), *Polyphylla olivieri* (Castelnau, 1840), *P. adspersa*

Motschulsky, 1853, *Holochellus vernus* (Germar, 1823), *Maladera punctatissima* (Faldermann, 1835), *Anomala splendida* Menetries, 1832, *Blitopertha nigripennis* Reitter, 1888 (=*majuscula* Medvedev, 1949), *Brancoplia leucaspis* (Castelnau, 1840), *Pentodon idiota* Herbst, 1789, *Protaetia trojana* (Gory et Percheron, 1833), *P. cuprina* (Motschulsky, 1849), *Oxythyrea albopicta* Motschulsky, 1845.

Кавказско-Крымская. Небольшая подгруппа, включающая общие виды для Крыма и Кавказа. Вероятно, имеет производный характер от следующей подгруппы, это следует из ее небольшого объема, в то время как основное ядро крымской фауны имеет отчетливое восточно-средиземноморское происхождение, по времени возникновения, вероятно, относится к плейстоцену, когда Крымские горы не были столь отчетливо отделены от Кавказского хребта лиманом Дона – Азовским морем, а уровень Черного моря претерпевал значительные колебания. Виды в большей степени приурочены к горам, исключение составляет подвид *Protaetia metallica volhyniensis* Gory & Percheron, 1833, чей ареал практически совпадает с районом исследования, несколько выходя за его границы (напоминая ареал рода *Monotropus* Erichson, 1848 sensu Медведев, 1951). *Aesalus ulanovskii* Ganglbauer, 1884, *Geotrupes olgae* Olsoufieff, 1918, *Loraphodius latisulcus* (Reitter, 1892), *Holochelus subseriatus* Reitter, 1889, *Taxipertha arenicola* (Mulsant, 1870), *Protaetia speciosa* (Adams, 1817).

Кавказская. Кавказ в данном случае принимается нами в широком (физико-географическом) понимании, включая прилегающие области Северо-восточной Турции и Северного Ирана. В этой группе также рассматривается ряд видов, ареалы которых простираются до Копетдага – проникновение этих видов шло вдоль южного побережья Каспия по хребту Эльбурс и генетически связано с Кавказом. Ряд таксонов представляет собой дериваты других, более широко распространенных видов, ряд – автохтоны видового, и даже надвидового (*Lethrotrypes* Jacobson, 1891, *Serraphodius* Kabakov, 1996) уровня. *Platycerus primigenus* Weise, 1960, *Platycerus vicinus* Gusakov, 2003, *Platycerus perplexus* Gusakov, 2003, *P. caucasicus* Parry, 1864, *Trypocopris caspius* (Motschulsky, 1858), *Trypocopris inermis* (Menetries, 1832), *Gymnopleurus geoffroyi serratus* Fischer von Waldheim, 1821, *Onthophagus fortigibber* Reitter, 1909, *Psammodius caucasicus* Pittino, Shokhin, 2006, *Acrossus planicollis* (Reitter, 1890), *A. gagatinus* (Menetries, 1832), *A. bolognai* (Carpaneto & Piattella, 1986), *Nimbus obliteratus* (Panzer, 1823), *Serraphodius lederi* (Harold, 1876), *S. leisteri* (Medvedev, 1968), *S. circassicus* (Reitter, 1892), *Colobopterus brignolii* (Carpaneto, 1973), *Neagolius abchasicus* (Reitter, 1892), *Aphodius swaneticus* Reitter, 1892, *Parammoecius brevithorax* (Sumakov, 1903), *P. asphaltinus* (Kolenati, 1846), *Melolontha permira* Reitter, 1887, *Holochellus brenskei* (Reitter, 1888), *H. arcilabris* (Marseul, 1879), *Amphimallon solstitialis parumsetosus* Medvedev, 1951, *Monotropus fausti* Semenov, 1898, *Lasiopsis caninus caucasicus* Semenov, 1900, *Hoplia polinosa* Krynicki, 1832, *H. ciscaucasica* Medvedev, 1952, *Anomala dubia abchasica* Motschulsky, 1853, *Anisoplia austriaca major* Reitter, 1899, *A. faldermanni* Reitter, 1883, *A. signata* Faldermann, 1835, *A. parva* Kraatz, 1883, *A. ungulata* Baraud, 1991, *Adoretus discolor* Faldermann, 1835, *Oryctes nasicornis latipennis* Motschulsky, 1845, *Gnorimus bartelsi* Faldermann, 1836, *Cetonia aurata pallida* (Drury, 1773), *Protaetia ungarica armeniaca* (Menetries, 1832), *P. schamil* (Olsouffief, 1916).

Как видно из вышесказанного, широкораспространенные элементы, входящие в первый комплекс, занимают менее 10% фауны; гиадийский комплекс представлен 18% фауны; основное ядро фауны представлено тетическим комплексом – 72%. В составе последнего скифская и сетийская группа представлены 12 и 8% соответственно, зато свыше половины (52%) относится к средиземноморской группе. 30% всех видов относится к видам, чьи ареалы лежат в области Восточного Средиземноморья, и ограничены Балканами, Малой Азией, Северным Ираном, Кавказом, Крымом и прилегающими областями южнорусских степей.

Эколого-географические особенности фауны пластинчатоусых жуков региона

ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ

Разнообразие природных условий региона обусловили экологическое разнообразие пластинчатоусых и их приспособленность к различным экологическим нишам. Основные ландшафтные зоны обладают своеобразными, исторически сложившимися комплексами видов, которые кроме общих фенологических и ареалогических черт часто обладают и схожими морфологическими признаками. Кроме этих основных разделов имеются также более мелкие структурные единицы, обладающие достаточным видовым своеобразием, и отличающихся от основного биотопа. Это песчаные врезы речных долин и морские побережья, искусственные вкрапления: лесополосы, парки, кладбища, поля и другие антропогенные ландшафты. Выделение районов и комплексов шло с учетом двух основных факторов, оказывающих наибольшее влияние на распространение пластинчатоусых жуков: влажность и тип почвы. Специально рассмотрена фауна нор грызунов, как обособленного от окружающего ландшафта комплекса, другим интразональным комплексом являются луга. Горы с их вертикальной дифференциацией рассматриваются как поясная структура, наибольшее значение придается лесам, как единому поясу (без учета характера

растительности) и альпийскому поясу. Субальпийские луга рассматриваются как компонент лесного пояса, горные степи специально не рассмотрены, а включены в альпийский комплекс.

Экологическая характеристика фауны приведена по составу экологических групп, выделяемых по биотопическому преферендуму. Для нашего региона мы выделяем 2 группы с семью основными экологическими комплексами по отношению к гидротермическим условиям местообитания:

А. **Эвритопные виды**, распространенные в различных ландшафтных и стациональных условиях. Комплекс включает 51 вид, сюда относится большинство широко распространенных видов (транспалеарктов: *Colobopterus erraticus, Eupleurus subterranius, Onthophagus gibbulus, Gymnopleurus mopsus* и др.). Виды, входящие в этот комплекс экологически пластичны, обитают в песках и на плотных почвах, в горах и на равнине, в лесах и в степях; хотя в определенных стациях отдельные виды могут преобладать, а в других – составлять незначительный процент от местной фауны, комплекс хорошо представлен во всех физико-географических районах. Большая часть этого комплекса по трофической привязанности относится к малоспециализированным копрофагам, а их распространение во многом связано с хозяйственной (в первую очередь животноводческой) деятельностью человека. Хотя они и не являются спутниками человека в прямом смысле слова (сателлитами, комменсалами), можно считать этот комплекс факультативно-синантропным.

В. **Стенотопные виды**. Входящие сюда виды характеризуются различной степенью экологической пластичности, но все они обитают в определенных ландшафтных условиях. Соответственно здесь мы можем выделить виды, приуроченные к ландшафтам, и виды, приуроченные к биотопам. Последние более малочисленны, их распространение может носить разорванный и интразональный характер, они также часто более специализированы.

1. **Лесной комплекс**. В этот комплекс входят преимущественно бореальные виды, обитающие в лесах и лесостепи Европейской части России, а также виды приуроченные к лесному поясу Кавказа (Горноевропейская подпровинция по Крыжановскому, 2002). Основными представителями этого комплекса являются: Lucanidae, Bolboceratidae, Trichitae, Valgitae, некоторые другие Cetoninae, *Trox sabulosus, Aphodius swaneticus, Onthophagus verticicornis, O. sericatus, Holochellus vernus* и др. Хотя комплекс включает наибольшее число видов (96), в целом его доля в различных физико-географических районах не столь велика. Это связано с тем, что разные районы обладают различным набором видов. Виды, входящие в этот комплекс, являются мезофилами, предпочитают плотные почвы, избегают песков. В регионе их распространение связано с наличием массивов лесной растительности, наиболее хорошо они представлены в лесостепи и в Кавказской фауне. В степях и аридных районах находки этих видов связаны также с участками леса, лесополос, парков в условиях городских агломераций. В зависимости от особенностей биологии можно выделить следующие группы видов:

- Обитатели крон деревьев. К этой группе относятся некоторые виды бронзовок и хрущей (*Protaetia speciosa, P. affinis, Gnorimus spp., Melolontha spp.* и др.) постоянно обитающих в верхнем ярусе леса.
- Обитатели среднего яруса. Сюда относится большинство обитателей леса, встречающихся на цветах, соке и поваленных деревьях (Lucanidae, Pleurosticti).
- Обитатели почвы и прилегающего слоя подстилки. Сюда относятся немногочисленные в лесном комплексе навозники и личинки всех пластинчатоусых, входящих в лесной комплекс.

В распространении видов очень часто наблюдается аллопатрия на популяционном (такие виды как *Trichius fasciatus, Melolonta pectoralis, Ceruchus chrysomelinus, Phyllopertha horticola* и др. представлены изолированными популяциями, иногда обширный разрыв может быть занят другими близкими видами. Так, между западноевропейской и кавказской популяциями *Melolonta pectoralis* находятся популяции *M. melolontha* и *M. hippocastani*) так и на видовом уровне (в родах *Platycerus, Lucanus, Gnorimus, Holochelus* викариаты выражены наиболее четко, во многоих других родах также есть викарирующие пары видов).

2. **Степной комплекс.** Обитатели плакорной степи, также мы включаем в этот комплекс ксерофильные виды - обитателей опустыненных полынно-дерновино-злаковых степей. Входящие в этот комплекс виды могут быть приурочены к разным типам почв и разным условиям влажности, хотя в большей степени тяготеют к ксерофильным условиям. Однако в большинстве своем эти виды приурочены к открытым ландшафтам и избегают как лесов, так и незакрепленных, барханных песков. Сюда относятся представители родов *Gymnopleurus, Scarabaeus, Sisyphus, Lethrus, Holochelus,* большинство видов рода *Anisoplia* и др. Всего 57 видов.

3. **Альпийский комплекс**. Это главным образом, обитатели безлесных горных вершин с альпийской растительностью, заходящие в горные степи и субальпику. Сюда мы относим ряд представителей трибы *Aphodiini: Limarus maculatus, Neagolius abchasicus, Parammoecius asphaltinus, Pubinus tomentosus, Amidorus obscurus,* а также *Trypocopris* и ряд видов рода *Anisoplia*, обитателей горно-степных биотопов. 15 видов.

4. **Пустынный комплекс**. В комплекс входят ксерофильные виды, отдающие предпочтение пустынному и полупустынному поясу. Обитание на слабо закрепленных песках выработало у разных обитателей сходные морфологические признаки. Гранулированный наличник, расширенные бедра и шпоры (в том числе рассеченные), укороченные лапки, для других видов – наоборот длинные ноги, частая бескрылость и афагия – вот только немногие из признаков, часто присущих пустынному комплексу. Что характерно для ряда видов, в целом приуроченных к пустынным и полупустынным ландшафтам, при переходе в степной ландшафт они переходят к образу жизни нидиколов, приуроченных к норам лис, сусликов и т.д. (*Onthophagus vitulus, O. leucostigma, Trox eversmanni* и др.), что в некоторой степени объясняется экологическим правилом смены стаций (Бей-Биенко, 1959), согласно которому ксеротермные виды у северных границ своих ареалов переходят в более гумидные биотопы. *Glaresis, Lethrus longimanus, Cheironitis moeris, Granulopsammodius, Rhyssemodes, Platytomus, Eremazus, Cnemisus, Alocoderus digitalis*, *Mendidaphodius brancsiki, Chilothorax variicolor, Ch. plutschewsyi, Mecynodes kisilkumi, Mendidius nelsinae, Sugrames hauseri, Orubesa, Cyphonotus, Chioneosoma, Maladera euphorbiae, Leucoserica, Anomala kirgisica, Adoretus nigrifrons, Pseudodoretus* и др. - 58 видов.

5. **Псаммофильный комплекс песчаных террас речных долин и морских побережий** включает виды, развитие которых происходит в песке на корнях растений (чаще всего это различные виды полыни). Этот комплекс морфологически и генетически близок к предыдущему, виды здесь обитающие часто имеют типичные признаки пустынных видов, и часто относятся к одним и тем же систематическим группам. Кроме того, песчаные речные долины являются своеобразными путями, по которым может идти проникновение пустынных видов. Выделяемый иногда литоральный комплекс морских побережий мы рассматриваем в этом же комплексе, поскольку видовые различия не принципиальны и носят преимущественно зоогеографический характер. В этот комплекс входит ряд видов, распространение которых приурочено к песчаным террасам речных долин и песчаным отмелям, косам и пляжам морских побережий – Черного, Азовского и Каспийского морей: навозники подсемейства *Aphodiinae*, в том числе выработавшие ряд морфологических приспособлений, как *Mothon, Psammodius*. Только к побережью окрестностей Тамани приурочены *Mothon sarmaticus*, описанный и ранее известный только с Алешковских песков приднепровской террасы, *Psammodius basalis*, имеющий европейский ареал. На песчаных террасах бассейнов Дона и Волги встречаются *Psammodius laevipennis, Chilothorax planus, Ch. ivanovi, Ch. plutschewsyi, Ch. hahni. Mendidius baigakumi,* ранее известный из Средней Азии, отмечен нами для бэровских бугров дельты Волги. Также в этот комплекс (20 видов) относятся виды родов *Anomala* и *Hoplia*.

6. **Ботриобионтный комплекс.** Фауна нор грызунов имеет своеобразный, и часто отличный от окружающего ландшафта набор видов. Однако поскольку они в основном приурочены к открытым пространствам, фауна ботриобионтов является производной от фауны преобладающего ландшафта (степей, аридных районов или альпийских лугов). Всех обитателей нор можно, вслед за Медведевым (1947), разделить на три группы. Виды, просто находящие укрытие в норах, либо вообще оказавшиеся здесь случайно, относятся к ботриоксенам – и не рассматриваются в данной работе. Остальные две группы – ботриофилы, неспециализированные обитатели нор, и ботриобионты – представляющие редкий среди пластинчатоусых жуков пример крайней специализации, также как и пустынные виды, выработали ряд морфологических приспособлений. Одним из них является развитие плечевых зубчиков – возможно первый этап, при переходе к бескрылому образу жизни. В свою очередь ботриофилов и ботриобионтов можно разделить по географическому принципу – и соответственно по приуроченности к хозяевам нор. Норы хищных (лисы и др.), как и норы недавно акклиматизированных или реакклиматизированных видов грызунов характеризуются присутствием только ботриофилов, в целом их состав обеднен. К ботриофилам относятся: *Trox scaber, T. hispidus niger, Pleurophorus caesus, Acrossus bolognai, Acanthobodilus immundus, Bodilus luridus, Chilothorax distinctus, Melinopterus prodromus, Trichonotulus scrofa, Eudolus quadriguttatus, Agrillinus vittatus mundus, Nialus varians, Onthophagus taurus, O. gibbulus, O. coenobita, O. lucidus, O. furcatus, Caccobius schreberi, Tropinota hirta, Protaetia ungarica.*

Ботриобионтами считаются следующие виды: *Trox eversmanni, Plagiogonus putridus, Phalacronotus citellorum, Ph. biguttatus, Parammoecius brevithorax, Amidorus spalacophilus, Oradoliscus rotundangulus, Chilothorax planus, Onthophagus semicornis, O. ponticus, O. parmatus, O. vitulus, O. leucostigma.*

Специализированной фауны мирмекофилов, отличающейся крайним морфологическим своеобразием (сюда относится большинство таксонов неясного систематического положения) и богато представленной в тропиках у нас нет. Однако в муравейниках проходит развитие некоторых бронзовок.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ

Хотя ряд пластинчатоусых жуков может встречаться на солончаках, в целом в надсемействе более заметна приуроченность к незасоленным почвам и галофилов, как экологической группы, нет. По отно-

шению к влажности среди пластинчатоусых жуков обычно выделяется 4 группы: эврибионты, гигрофилы, мезофилы и ксерофилы.

Эврибионты. Сюда относятся широкораспространенные эвритопные виды. Несмотря на то, что входящие в этот комплекс виды встречаются почти везде, где для них есть подходящие кормовые условия (в основном пастбища), они более малочисленны в условиях недостаточного увлажнения. Эта группа (30 видов) представлена во всех ландшафтных поясах.

Гигрофилы. Это самая маленькая группа, включающая всего 6 видов псаммобионтов из трибы *Psammodiini*, развитие и питание которых проходит во влажном песке или на гниющей растительности.

Мезофилы. Для большинства пластинчатоусых более характерны мезофильные условия, поэтому эта группа (163 вида) доминирует во всех ланшафтных комплексах, за исключением аридных областей. Мезофилов можно разделить на лесных и степных.

Ксерофилы. В группу входят виды, предпочитающие условия недостаточного увлажнения. Это вторая по численности группа, включающая 101 вид. Наиболее богато ксерофилы представлены в восточных районах региона: пустынях и полупустынях Дагестана, Калмыкии, Астраханской и Волгоградской областей. Эти районы имеют прямую генетическую связь с аридными площадями Средней Азии. Каспийское море является внутренним водоемом, береговая линия которого претерпела ряд крупных изменений – трансгрессий и регрессий в сравнительно недавнее время. Ряд ксерофилов заходил с юга – из Закавказья, другие видимо проникали с севера во времена Мангышлакской и др. регрессий. Характерно присутствие таких, всегда считавшихся эндемиками Средней Азии, видов, как *Orubesa athleta, Rhyssemodes transcaspicus, Granulopsammodius transcaspicus, Psammodius nocturnis, Alocoderus strigimargo, Chilothorax variicolor, Mecynodes kisilkumi, Mendidius nelsinae, M. baigakumi, Anomala kirgisica, Pseudodoretus phthisicus,* отмеченных в последнее время, и *Eremazus cribratus, Sugrames hauseri, Calamosternus suturifer, Phaeaphodius costalis, Cyphonotus testaceus,* видов *Chioneosoma, Leucoserica* приводившихся ранее. Не исключены находки и других среднеазиатских видов. Вышеперечисленные виды приурочены к незакрепленным перевеваемым барханным пескам. Другие виды: *Sisyphus schaefferi,* виды рода *Scarabaeus, Gymnopleurus mopsus, Cheironitis eumenes, Ch. moeris, Onitis humerosus, O. damoetas, Pleurophorus pannonicus* могут встречаться как на закрепленных, так и на барханных песках. *Copris hispanus*, обычный на востоке региона, на западе Кавказского перешейка (Таманский п-ов), приурочен к песчаным косам и пляжам. Кроме этих стенотопных видов, которые практически не встречаются на плотных почвах, есть ряд эвритопных видов, распространенных и в других частях региона, однако наибольшей численности достигающие в аридных местностях: *Onthophagus furcatus, Euoniticellus pallipes,* кератофаги рода *Trox*.

Особенности географического распределения фауны пластинчатоусых жуков

Согласно физико-географическому делению (Мильков, Гвоздецкий, 1976; Чупахин, 1974) для региона можно выделить 15 естественно-исторических районов. При этом деление находится в зависимости от степени расчлененности рельефа: на равнинной части границы районов совпадают с физико-географическими провинциями; в горной части, с ее вертикальной исчерченностью и горизонтальной поясностью – с физико-географическими округами. Из 15 районов 6 относится к Русской равнине, 3 – к равнинной части Кавказа и 6 к его горной части. Результаты анализа представлены в виде следующей таблицы (1), на основании которой построена дендрограмма сходства фаун (рис. 1.) с использованием метода ближнего соседа.

Номерами обозначены районы (см. Таблицу 2.), в левой части – число общих видов (n), в правой – индекс сходства Серренса-Чекановского по формуле:

$$j = \frac{2n}{A+B}$$ где A и B – число видов в сравниваемых группах.

Как видно из дендрограммы, регион делится на три отчетливо очерченные группы. Кавказские районы образуют компактную группу, за исключением Терско-Кумской полупустынной провинции, относящейся к другому комплексу. При этом районы относящиеся к Эльбрус-Казбекской и Сунженско-Сулак-Прикаспийской провинциям представляют собой единый гомогенный регион, который можно назвать Восточным Кавказом. Соответственно две оставшиеся группы можно назвать Западным и Центральным Кавказом. Однако эти районы не совпадают с принятыми физико-географическим единицами, так Западный Кавказ включает только южные склоны горного участка – Черноморское побережье и Кубано-Приазовскую степную провинцию; Майкопско-Черкесский округ оказывается в одной группе со Ставропольско-Терской степной провинцией, а не в составе Причерноморско-Кубанской, как это явствует из физико-географического деления. Западные районы оказываются генетически более отдаленными в Кавказском комплексе, а Центральный Кавказ (принимае-

мый в контексте данной работы) ближе к Восточному (энтомофаунистические комплексы северо-западного Кавказа более подробно изложены в статье: Замоталов и др., 2010).

Таблица 1

Коэффициенты фаунистического сходства Серренса-Чекановского для пластинчатоусых жуков региона

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.
1.		67.9	58.4	40	41.3	29.9	48	40.8	33.8	37.5	40	37.6	39.2	37.4	35.2
2.	65		71.4	60.6	55.2	36.2	54.1	56.7	39.5	44.2	47.4	41	41.2	40.8	41.4
3.	52	80		64.5	58.5	44.7	54.9	50.7	45.3	38	43.1	42.8	39.5	40.2	42.1
4.	35	67	61		69.2	53.2	50.9	48.5	54.4	34.8	33.8	32.8	27.7	36.1	32.1
5.	36	58	55	64		52.5	43.7	46.8	49.3	32.4	35	34.1	32.9	33.9	34.4
6.	22	35	36	42	41		39.1	18.7	57.1	31.5	23.1	26.3	29	29	36.5
7.	36	53	45	41	35	26		56.5	45.9	55.4	48.9	45.7	46.3	49.6	49.4
8.	39	66	52	49	42	25	50		41.7	49.1	58	59.7	53.7	62.6	54.2
9.	23	36	34	40	36	34	28	34		41.4	28.4	31.7	38.3	39.4	40.5
10.	27	42	30	27	25	20	36	42	24		45.9	44.8	45.3	45.9	47.4
11.	38	56	44	34	35	20	43	63	23	39		65.5	56.3	51.9	56.4
12.	29	41	36	27	28	18	32	54	20	30	59		71	66.2	60.2
13.	29	40	32	22	26	19	31	47	23	29	49	49		63.3	62.5
14.	29	41	34	30	28	20	35	57	25	31	47	48	44		68.2
15.	31	46	40	30	32	29	40	55	30	37	57	50	50	57	

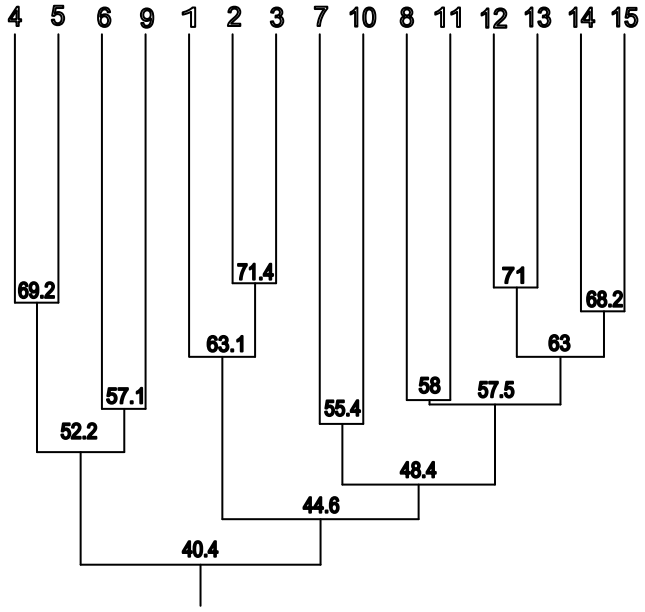

Рис. 1. Дендрограмма сходства фаун естественно-исторических районов. Обозначения номеров – в Табл. 2.

Следующую группу образуют три степные провинции, при этом более удаленным оказывается район лесостепи, а нижнедонские и заволжские степи образуют единый регион.

Наиболее отдаленную от остальных группу образуют полупустынные и пустынные провинции, при этом три из них относятся к Русской равнине, а одна формально входит в состав Кавказа. Аридные районы резко отделяются от остальных частей региона и представляют собой элемент Туранской фауны. В то же время небольшое по сравнению с другими районами число видов говорит о сравнительной молодости этого участка.

В целом три основных группы районов совпадают с тремя основными зоогеографическими группами Тетического комплекса: Сетийской (4, 5, 6, 9), Скифской (1, 2, 3) и Средиземноморской (остальные районы).

Таблица 2

Зоогеографический анализ скарабеидофауны Южной России

Тип ареала	С широким распространением		Гиадийский		Тетический								Всего
					Скифская		Сетийская	Средиземноморская					
Районы	Голаркты	Транспалеаркты	Европейско-Сибирская	Европейская	Восточно-степная	Степная		Широко-средиземноморская	Европейско-Восточно-Средиземноморская	Кавказская	Кавказско-Крымская		
1. Южнолесостепной	0	17	17	9	0	10	0	10	14	5	0	0	82
2. Нижнедонской степной	0	20	27	11	1	18	3	16	22	8	0	1	128
3. Степного низменного Заволжья	0	12	19	6	3	12	4	11	18	6	2	0	96
4. Полупустынный Ергенинской возвышенности	0	13	15	5	3	10	8	18	13	7	0	0	93
5. Прикаспийской полупустыни	1	13	16	2	5	11	9	12	13	18	0	0	92
6. Прикаспийской пустыни	1	6	8	1	3	7	15	11	7	5	0	0	65
7. Кубано-Приазовский степной	1	12	11	3	0	5	1	12	13	7	5	0	68
8. Ставропольско-Терский степной	0	14	17	3	0	7	2	16	20	18	10	1	109
9. Терско-Кумский полупыстынный	0	9	7	1	0	2	5	12	10	5	2	0	54
10. Причерноморский	1	7	9	1	0	1	1	13	14	7	6	2	62
11. Майкопо-Черкесский	0	13	19	5	0	0	0	9	23	10	22	6	108
12. Нальчикский	0	10	11	2	0	3	0	9	16	9	13	1	72
13. Владикавказский	0	11	16	2	0	2	0	9	11	5	11	1	66
14. Сунженский	0	9	11	3	0	4	0	9	13	10	10	1	73
15. Сулак-Самурский Прикаспийский	0	12	14	3	1	2	0	11	14	20	15	3	94
Всего	2	28	36	18	9	28	25	37	34	41	41	7	307

В табл. 2 приводится зоогеографический анализ фауны пластинчатоусых жуков региона с учетом выделенных районов.

Север региона (район 1) представлен в основном лесными видами Гиадийского комплекса (преимущественно Европейско-Сибирская группа) и транспалеарктами Комплекса широкораспространенных видов. Тетический комплекс представлен в первую очередь Средиземноморско-Европейской группой, которая по характеру своих ареалов может рассматриваться как переходная к Гиадийскому комплексу. По 12.2% имеют степная и широкосредиземноморская группа. Если отсутствие в комплексе голарктических и космополитичных элементов малопоказательно, в силу малочисленности этих комплексов, то весьма характерным является отсутствие с одной стороны Кавказских, а с другой – среднеазиатских и восточно-степных элементов. Отсутствие вторых объясняется мезофильными условиями обитания, не подходящими для приспособленных к аридному климату видов. Отсутствие Кавказских элементов, в целом обитающих в сходных условиях лесного пояса показывает обоснованность выделения гор-

но-лесного пояса Кавказа в отдельную подпровинцию Средиземноморской области (Крыжановский, 2002), а не в качестве элемента Бореальной области (как рассматривал Семенов-Тян-Шанский, 1936) .

В двух степных районах мы наблюдаем схожую картину с превалированием Европейско-Сибирского и Средиземноморско-Европейского типов ареалов. Степной комплекс занимает только 3-4 место, причем его процент выше в степях низменного Заволжья. Отчасти это объясняется вкраплениями байрачных лесов и антропогенизированными ценозами (парками, лесополосами).

Восточные полупустынные районы обладают в целом схожей картиной, однако в них по сравнению с предшествующим районами заметно повышается доля Сетийской группы. Особенно эта тенденция заметна для района Прикаспийской пустыни, где сетийские виды преобладают, превышая 23% от фауны. В целом последний район находится под большим влиянием Среднеазиатской провинции. Это подтверждается не только общим характером фауны, преобладанием ксерофильных элементов, но и находками считавшихся до последнего времени среднеазиатских эндемиков: *Lethrus longimanus, Granulopsammodius transcaspicus, Psammodius generosus, Rhyssemodes transcaspicus, Alocoderus digitalis, Mendidius nelsinae, M. baigakumi, Glaresis beckeri, Trox morticini, Orubesa athleta*. Отдельно надо отметить фауну островов Чечень и, особенно, Тюлений, в которой сохранились отдельные элементы туранской фауны, как, например Pentodon algerinum (Абдурахманов и др. 2011), отсутствующий в фауне континентальной части Кавказского перешейка, и оторванный почти на 500 км от основного ареала в Средней Азии.

Распределение в Кубано-Приазовской и Ставропольско-Терской провинциях напоминает таковое у первых трех районов. Однако снижается доля Европейских видов, зато появляется довольно значительный процент кавказской группы. В Терско-Кумской полупустынной провинции вновь повышается степень Сетийской группы при значительном преобладании средиземноморских видов.

В остальных районах, объединяющих горные провинции Кавказа, картина в целом схожая – большой процент Средиземноморской группы, и наблюдающийся большой процент кавказских эндемиков. Влияние Крыма довольно незначительно, особенно по сравнению с обратным влиянием Кавказа на крымскую фауну. Кавказско-Крымская зоогеографическая подгруппа является наименьшей в средиземноморской группе, и большая часть общих видов проникала из Кавказа в Крым, а не наоборот. Исключение составляет *Holochelus subseriatus.* Тем не менее, проникновение ряда других видов также носит отчетливый крымский отпечаток: *Phyllognathus excavatus, Psammodius basalis* – то есть те виды, чье распространение на Кавказе практически ограничено Таманским п-овом и прилегающими частями Черноморского побережья. Что касается остальных общих видов (а их насчитывается 138 из 149 известных для фауны Крыма), то формирование фауны обоих районов, особенно горных частей конечно носило сопряженный характер, хотя в крымской фауне более отчетливо виден островной характер, выражающийся в ее обеднении, сравнительно небольшом, по сравнению с Кавказом числом эндемиков.

Кавказская часть наиболее интересна в зоогеографическом отношении, что связано с вертикальной поясностью и расчлененностью рельефа. Элементы фауны отчетливо делятся на две ясно выраженные группы: широкораспространенные виды и виды со средиземноморским распространением.

Осколки бореальной фауны на Кавказе часто представлены изолированными популяциями (*Odonteus armiger, Nimbus obliteratus, Limarus maculatus, Melolontha pectoralis, Amphimallon altaicus, Phyllognathus excavatus, Trichius fasciatus*). Ряд видов образуют подвиды (*Gymnopleurus mopsus, G. geoffroyi, Sisyphus schaefferi, O. gibbosus, O. gibbulus, Amphimallon solstitialis, Lasiopsis caninus, Anomala dubia, Chaetopteroplia segetum, Anisoplia austriaca, Oryctes nasicornis, Cetonia aurata, Protaetia ungarica, P. metallica*). Наконец некоторые элементы представляют собой викарные пары видов (*Platycerus caraboides – primigenus, Geotrupes stercorarius – olgae, Trypocopris vernalis – caspicus, Onthophagus verticicornis – sericatus, O. semicornis – sacharovski, Acrossus depressus – bolognai*, *Coloboptrus erraticus – brignolii, Anoxia vilosa – tristis, Monotropus fausti – nordmanni, Hoplia parvula – ciscaucasica, Blitopertha lineolata – nigripennis, Protaetia ungarica – schamil*). В большинстве случаев эти пары видов, вместе взятые имеют сплошной ареал, однако одновременно на одной территории не встречаются. Исключения редки, и в этих случаях может наблюдаться смена экологической ниши. Так *Colobopterus erraticus, Protaetia ungarica* встречаются в низкогорьях и лесном поясе, а в альпике – их дериваты *Protaetia schamil* и *Colobopterus brignolii. Acrossus depressus* является еще только малоспециализированным ботриофилом, в то время как *A. bolognai* – ботриобионт, приуроченный только к норам прометеевой полевки. Две части Кавказа – Западная и Восточная обладают наибольшим своеобразием, но их формирование шло разными путями и они мало сходны друг с другом, Центральный Кавказ обладает промежуточным типом фауны, однако при этом он также не лишен и собственных эндемиков. Автохтоны надвидового уровня имеются только на Западном Кавказе: монотипичный подрод *Lethrotrypes* и олиготипичный род *Serraphodius*, насчитывающий три вида. Стоит отметить и род *Monotropus* (sensu Медведев, 1951), чей ареал практически совпадает с территорией региона, лишь незначительно выходя за его пределы.

В целом фауна Южной России по пластинчатоусым жукам обладает наибольшим разнообразием и своеобразием по сравнению с другими регионами Российской федерации, а в рамках бывшего Советского Союза - уступая только Средней Азии.

Благодарности. Хочу выразить искреннюю благодарность М.В. Набоженко, принявшему горячее участие в обсуждении рукописи.

Библиографический список

1. Абдурахманов Г.М., Шохин И.В., Олейник Д.И. 2011. *Pentodon algerinus* – новый вид жуков-носорогов (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) для фауны России из Дагестана // Юг России: экология, развитие. №3. С. 25-28.
2. Апостолов Л.Г., Мальцев И.В., 1986. Пластинчатоусые жуки (Coleoptera, Scarabaeidae) Крыма // Природоохранные исследования экосистем горного Крыма. Симферополь. С. 88-97 .
3. Бей-Биенко Г.Я., 1959. Принцип смены стаций и проблемы начальной дивергенции видов // Журн. общ. биол. Т. 20. № 5. С. 351.
4. Григорьянц Е.Х., 1983. Пластинчатоусые (Coleoptera, Scarabaeidae) Апшеронского полуострова // Энтомологическое обозрение. Т. 62. № 3. С. 498-500.
5. Джамбазишвили Я.С., 1979. Пластинчатоусые жуки Грузии. Тбилиси: Мецниереба. 274 с.
6. Емельянов А.Ф. 1974. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов // Энтомологическое обозрение. Т. 53. № 3. С. 497-522.
7. Замотайлов А.С., Орлов В.Н., Набоженко М.В., Охрименко Н.В., Хачиков Э.А., Шаповалов М.И., Шохин И.В. 2010. Основные пути формирования энтомофаунистических комплексов Северо-Западного Кавказа (на материале по жесткокрылым насекомым - Insecta, Coleoptera) // Энтомологическое обозрение. 89(1): 178-218.
8. Крыжановский О.Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.-Л.: Изд-во Наука, 1965. 430 с.
9. Крыжановский О.Л. Состав и распространение энтомофаун земного шара. М.: Т-во научных изданий КМК, 2002. 237 с.
10. Мальцев И.В., 1964. Гребенчатоусые – Lucanidae и Троксы – Trogidae (Coleoptera, Lamellicornia) Крыма // Резервы повышения культуры земледелия в степи УССР. Киев: Урожай. С. 149-154.
11. Мартынов В.В., 1997. Эколого-фаунистический обзор пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeoidea) Юго-Восточной Украины // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. Т. 5. Вып. 1. С. 22-73.
12. Медведев С.И., 1947. Энтомологическая фауна нор суслика (Citellus pygmaeus brauneri Mart.) в степях Южной Украины // Энтомологическое обозрение. Т. 29. № 1-2. С. 49-61.
13. Медведев С.И., 1951. Пластинчатоусые (Scarabaeidae). Ч. 1: подсем. Melolonthinae (Хрущи) // Фауна СССР. Насекомые, жесткокрылые. М.-Л. Т. 10. Вып. 1. 512 с.
14. Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А., 1976. Физическая география СССР. М. 450 с.
15. Негробов С.О., 2000. К фауне и экологии рогачей и пластинчатоусых жуков (Coleoptera: Lucanidae, Scarabaeidae) Воронежской области // Энтомологическое обозрение. Т. 79. № 1. С. 89-95.
16. Николаев Г.В., 1987. Пластинчатоусые жуки Казахстана и Средней Азии. Алма-ата: Наука. 232 с.
17. Семенов-Тян-Шанский А.П. 1936 (1935). Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых // Труды ЗИН Т 11.Вып. 2-3. С. 397-410.
18. Утробина Н.М., 1964. Фауна и распространение пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) в Среднем Поволжье // Почвенная фауна Среднего Поволжья. Саратов. С. 67-92.
19. Чупахин В.М., 1974. Физическая география Северного Кавказа. Ростов-на-Дону. 125 с.
20. Шохин И.В. 2007. Материалы к фауне пластинчатоусых жуков (Coleoptera: Scarabaeoidea) Южной России // Кавказский энтомологический бюллетень. 3(2): 105-185.
21. Яблоков-Хнзорян С.М., 1967. Пластинчатоусые (Scarabaeidae) // Фауна Армянской ССР. Насекомые жесткокрылые. Ереван. Т. 6. 225 с.
22. Lobl I., Smetana A. (eds.). 2006. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, vol. 3. Stenstrup: Apollo Books, 690 p.

Bibliography

1. (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) for the fauna of Russia from Dagestan // South of Russia: Ecology and Development. № 3. Pp. 25-28.
2. Apostolov L.G., Malicev I.V. 1986. Scarab beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) of Crimea // Environmental research ecosystem of the mountain area. Simferopol. Pp. 88-97.
3. Bei-Bienko G.Ya. 1959 Principle of changing of the stations and problem of the initial species divergency // Magazine of the general biology. V 20., №5. 351 p.
4. Grigoriyanc E.Kh. 1983 Scarab (Coleoptera, Scarabaeidae) of the Apsheron peninsula // Entomological Review. V. 62. №3. Pp. 498-500.
5. Dzhambazishvili Ya.S. 1979 Scarab beetles of Georgia. Tbilisi: Metsniereba. 274 p.
6. Emeliyanov A.F. 1974. Proposals for the classification and nomenclature of areas // Entomological Review. V. 53. № 3. Pp. 497-522.
7. Zomatailov A.S., Orlov B.N., Nabozhenko M.B., Okhrimenko N.B., Khachikov E.A., Shapovalov M.O., Shokhin I.V. 2010 The main ways of forming entomofauna faunistic complexes of the North-West Caucasus (on the basis of Coleopte-

ra - Insecta, Coleoptera) // Entomological Review. 89 (1): 178-218.
8. Krizhanovskii O.L. 1965. The composition and origin of the terrestrial fauna of Central Asia. Moscow-Leningrad: Science. 430 p.
9. Krizhanovskii O.L. 2002. The composition and distribution of the insect fauna of the globe. MA: Association of Scientific Publications KMC. 237 p.
10. Malizev I.V. 1964 Lucanidae and (Coleoptera, Lamellicornia) of the Crimea // Reserves of improve the culture of agriculture in the steppes of the UkSSR. Kiev: Vintage. Pp. 149-154.
11. Martinov V.V. 1997 Ecological and faunistic review of scarab beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) south-east of Ukraine // Proceedings of the Entomological Society of Kharkov. M. 5. №1. Pp.22-73.
12. Medvedev S.I. 1947. Entomological fauna of gopher burrows (Citellus pygmaeus brauneri Mart.) On the steppes of southern Ukraine // Entomological Review. V. 29. № 1-2. Pp. 49-61.
13. Medvedev S.I. 1951 Scarab (Scarabaeidae). Part 1: Subfamily - Melolonthinae (Khrushi) / / Fauna of the USSR. Insects, beetles. M.-L. V.10. №1. Pp.512.
14. Milkov F.N., Gvozdezkii N.A. 1976. Physical Geography of the USSR. M: 450 p.
15. Negrobov S.O. On the fauna and ecology of stag and scarab beetles (Coleoptera: Lucanidae, Scarabaeidae) of the Voronezh region // Entomological Review. V. 79. №1. Pp. 89-95.
16. Nikolaev G.V. 1987. Scarab beetles of Kazakhstan and Central Asia. Alma-Ata: Science. 232 p.
17. Semenov-Tyan-Shanskii A.P. 1936(1935) Limits and zoogeographic division of the Palaearctic Region for Terrestrial land animals on the basis of geographical distribution of beetles // Proceedings of the Zoological. ZIN V.11 № 2-3. Pp.397-410.
18. Utrobina N.M. 1964 Fauna and distribution of scarab beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Middle Volga Region / / Soil fauna of the Middle Volga. Saratov - p. 67-92.
19. Chupakhin B.M. 1974 Physical Geography of the North Caucasus. Rostov. - p.125.
20. Shokhin I.B. 2007 Materials to the fauna of scarab beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in South Russia / / Caucasian Entomological Bulletin. 3 (2): 105-185.
21. Yablokov-Khnzoryan S.M. 1967. Scarab (Scarabaeidae) // Fauna of Armenian SSR. Insects beetles. Yerevan. V. 6. 225 p.
22. Lobl I., Smetana A. (eds.). 2006. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, vol. 3. Stenstrup: Apollo Books. 690 p.