

УДК 595.767.29(571.52)

© 1995 г.

Ч. Т. Сагды

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ЧЕРНОТЕЛОК (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) УБСУНУРСКОЙ КОТЛОВИНЫ (ТУВА)

[Ch. T. SAGDY. ECOLOGICAL COMPLEXES OF TENEBRIONIDS (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) IN THE UBSUNUR HOLLOW (TUVA)]

Убсунурская котловина, расположенная на границе России (Республика Тува) и Монголии, представляет одну из малозатронутых антропогенными воздействиями территорий. Это послужило основной причиной создания на ее территории биосферного кластерного заповедника.

Уникальной природной особенностью Убсунурской котловины является наличие в ней почти всех природных зон Земли. На дне котловины расположены песчаные и глинистые пустыни, сухие степи. На подгорных равнинах лежат полупустынные и высокотравные степи. Выше по склонам гор расположены горные каменистые степи, переходящие в лесостепи. Еще выше на горах растут леса: смешанные, лиственничные, кедровые. На вершинах горных хребтов встречаются сухие и болотистые тундры и гольцы. В долинах горных рек, берущих начало от склонов хребтов, растут пойменные леса. Переходы между природными зонами выражены очень отчетливо.

Наличие столь разнообразных ландшафтных зон на таком небольшом пространстве делает Убсунурскую котловину удобным объектом для экологических, биогеографических и других биосферных исследований.

На территории Убсунурской котловины в течение года преобладает сухая и ясная погода при контрастности в нагреве воздушных масс: сильный нагрев на дне котловины и значительно слабее — на склонах горных хребтов, окаймляющих котловину. В результате в котловине развиваются горно-долинные ветры, которые обуславливают неравномерное распределение влаги по ее территории, что и является причиной того, что в пределах котловины соседствуют степные, пустынные и таежные ландшафты.

Наличие сложного рельефа в пределах котловины образует высотные зональные климатические пояса.

Климат на поверхности дна котловины резко континентальный. Среднегодовая температура здесь — 5.7°. Зима продолжительная, морозная и малоснежная. Минимальные температуры опускаются ниже -50°. Маломощный снежный покров способствует глубокому промерзанию почвы. Лето короткое, сухое и жаркое, максимальные температуры поднимаются до +40°. Среднегодовая сумма осадков 150 мм. Осадки кратковременного ливневого характера, около 70 % осадков выпадает за теплый период (май—август). Континентальность климата в горно-склоновом поясе по сравнению с самой котловиной смягчена, хотя количество осадков здесь то же. Существенно повышение зимних температур по сравнению с таковыми дна котловины — на 3—4°, а снижение летних — на 4—7°, т. е. уменьшение сезонного перепада температур на 7—11°.

Высокогорный пояс отличается повышенной влажностью и низкими температурами. Зима здесь наступает уже в сентябре и продолжается до второй половины мая. Значительная мощность снежного покрова (0.7—1 м). На весну, лето и осень приходится лишь около четырех месяцев. В это время температуры дня и ночи резко колеблются и систематически понижаются до 0°. Средняя температура июля — от 10 до 0°. Выпадение снега возможно в течение всего теплого периода. Круглый год здесь господствуют ветры до 15 м/сек, сдувающие зимой снег с гольцовых вершин в межгорные понижения. Ветры иссушают почву, уносят листовую ветошь и свежий опад, которые скапливаются в ложбинах и под кустами караганы. Деструкция их идет медленно. Что касается корневой массы, то при ее ежегодном отпаде около 85 % на каштановых почвах разлагается не более 10—25 % (Мордкович, 1970). Гигантский запас мертвых корней не участвует в повседневном гумусообразовании и составляет его постоянный резерв. В этом отношении особое значение приобретают животные-деструкторы.

#### КОМПЛЕКСЫ ЧЕРНОТЕЛОК УБСУНУРСКОЙ КОТЛОВИНЫ

В комплексе биосферных исследований Убусунурской котловины в рамках эксперимента «Убсу-Нур» немалая роль принадлежит почвенным беспозвоночным, прежде всего жукам-чернотелкам — сапрофагам, индикаторам почвенных условий и наиболее активным стимуляторам микробиологических процессов.

Жуки-чернотелки населяют все ландшафты Убусунурской котловины, исключая тундровый (Кнор, 1972; Сагды, 1993).

В общей сложности на территории заповедника «Убусунурская котловина» зарегистрировано 63 вида чернотелок, относящихся к 15 трибам и 24 родам.

Резко континентальный криоаридный климат котловины налагает на жизнедеятельность чернотелок жесткие лимиты. В силу жестких экологических факторов в своей жизнедеятельности они тесно связаны с верхним слоем почвы, с тем единственным подразделением экосистемы, где амплитудность, контрастность и аритмия температур намного ослаблены.

Одной из наиболее энергетически выгодных адаптивных реакций чернотелок на гетерогенность экологических условий в экстремальном климате служит избирательность размещения видов и их популяций в системе биогеоценозов.

По биотопической приуроченности нами выделено 8 экологических комплексов: лесной, горно-степной, пустынно-степной, лугово-степной, псаммофильный, галофильный, норный и синантропный.

Пустынно-степной комплекс включает 25 видов и подвидов тенебрионид. Ниже приводится список с некоторыми экологическими данными.

*Epitrichia mongolica* Kaszab, 1965. Обитает в каменисто-щебнистой полупустынной степи с изреженным лугово-разнотравно-злаковым сообществом (Кнор, 1976). Вид редкий. Нами экземпляры жуков найдены на бурой пустынно-степной почве под кустами караганы в 250—300 м на север от края Убсу-Нура.

*Anatolica atshitnura* Kaszab, 1969. Известен из Убусунурского и Кобдоского аймаков Монголии (Цэндсүрэн, 1973, 1974; Медведев, 1990).

*Anatolica modesta* A. Bogatshev, 1961. Широко распространенный степной петрофил (Кнор, 1976). Наиболее многочислен на бурых лугово-пустынно-степных почвах чиевой лугостепи. Найден в Приубсунурье Тувы.

*Anatolica granulipleuris* Reitter, 1990. Населяет сухие степи. Широко распространен и всюду многочислен.

*Anatolica paradoxa* Reitter, 1900. Населяет каменистые опустыненные степи с нанофитомом. В Восточном секторе котловины не обнаружен, в центральном — редок, в западном — обычен.

*Anatolica dashidorzsi dashidorzsi* Kaszab, 1965. Населяет опустыненные степи центрального и западного секторов котловины.

*Anatolica dashidorzsi subalpina* Kaszab et Knor, 1976. Обитает в сухой каменистой опустыненной степи на супесчаной каштановой почве западного сектора котловины.

*Anatolica dashidorzsi temporalis* Kaszab, 1965. Встречается в сухих степях центрального и западного секторов котловины. Предпочитает участки с песчаной почвой (Кнор, 1978).

*Anatolica dashidorzsi fortepunctata* Kaszab et Knor, 1976. Населяет каменистые опустыненные степи днища котловины и подгорной равнины Восточного Танну-Ола.

*Anatolica subtrapezicollis* Kaszab, 1965. Населяет нанофитоновые степи. Севернее оз. Убсу-Нур не обнаружен. Нами найдены единичные экземпляры вблизи сомона Давст (Монголия) в пределах кластера Торгалыг-Убсунурский.

*Anatolica boldi* Kaszab, 1965. Известен из Северо-Западной Монголии (Kaszab, 1965; Медведев, Лобанов, 1990; Медведев, 1990).

*Scythis sulciceps* (Gebler, 1841). Населяет каменистые опустыненные степи. Широко распространен и всюду многочислен.

*Scythis pusillus septentrionalis* Kaszab, 1965. В Монголии распространен повсюду в опустыненной степи на легкосуглинистых бурых лугово-пустынно-степных почвах и всюду многочислен. В пределах Тувы встречается в таких же вариациях степей центрального и восточного секторов котловины. Вид обычный, в западном секторе — редкий вид.

*Microdera kraatzi kraatzi* (Reitter, 1889). Встречается на каменистых, щебнистых и песчаных почвах под камнями, сухим навозом. Южнее оз. Убсу-Нур распространен повсеместно.

*Monatrum prescotti* (Faldermann, 1883). В пределах Тувы встречается в единичных экземплярах на песчаных шлейфах подгорной равнины западного Танну-Ола. Нами найден в дельте Торгалыга вблизи сомона Давст (Монголия) на солончаках и в нанофитоновой опустыненной степи с щебнистой бурой солончаково-лугово-пустынно-степной почвой. В пределах кластера Торгалыг-Убсунурский — фоновый вид.

*Penthicus kiritshenkoi* (Reichardt, 1936). Населяет все вариации опустыненных степей. Встречается южнее оз. Убсу-Нур.

*Penthicus gobiensis* (Kaszab, 1964). Встречается в пустынной степи и частично в пустыне южнее оз. Убсу-Нур.

*Penthicus explanatus reichardti* (Kaszab, 1969). Обитает в каменистой степи на светло-каштановых почвах. Часто встречается под кустами караганы.

*Penthicus teter teter* (Reichardt, 1936). Обитает в опустыненных степях с бурой лугово-степной солонцеватой почвой, встречаясь под кустами растений южнее оз. Убсу-Нур.

*Penthicus davadshamsi davadshamsi* (Kaszab, 1965). Встречается в каменисто-щебнистой полупустынной степи южнее озера Убсу-Нур.

*Penthicus korotyaevi* G. Medvedev, 1984. Встречается в западном секторе котловины в пределах Приубсунурья Тувы.

*Penthicus humeridens* (Reitter, 1896). Обитает в западном секторе котловины на бурых пустынно-степных почвах.

*Melanesthes medvedevi* Kaszab, 1973. Населяет опустыненные степи южнее оз. Убсу-Нур, предпочитая легкие суглинистые почвы.

*Melanesthes csikii* Kaszab, 1965. Известен из Убсунурского аймака (Цэндсүрэн, 1974).

*Melanesthes parvula* Kaszab, 1967. Встречается в нанофитоновой степи на бурой пустынно-степной солонцеватой почве южнее оз. Убсу-Нур.

В узких и жестких экологических условиях полупустыни Убсунурской котловины быть массовыми и активно выполнять свои биогеоценотические функции могут только высоко специализированные к дефициту влаги организмы, какими являются перечисленные выше виды чернотелок.

Основным способом приспособления пустынно-степных чернотелок к дефициту влаги представляет уход в почву. Большинство видов их закапывается в почву на разную глубину: от поверхностных слоев до 15 см.

Наиболее общая черта во внешнем облике чернотелок, активно самостоятельно закапывающихся, — почти квадратная форма тела. Эти жуки, по выражению Мордковича (1977), похожи на танки. Они имеют коренастые надкрылья, широкие угловатые плечи. На них опирается сильная переднегрудь и угловатые края переднеспинки, которые плотно ложатся на плечи надкрылий. Это гарантирует прочность соединения передне- и среднегруды, обеспечивающую надежную опору для переднего отдела тела, необходимую при трудоемкой копательной работе. Поверхность переднеспинки и надкрылий жуков в месте стыка плавно переходят друг в друга, образуя обтекаемую форму тела (*Melanesthes*, *Monatrum*, *Penthicus*).

Рабочим органом при внедрении в почву служат ноги. Передние ноги разгребают, копают, средние и задние выбрасывают частицы почвы. Соответственно нагрузке голени первой пары конечностей уплощены и имеют специфические для каждого вида расширения к вершине. Наружный край голени может быть иногда острым или грубо зазубрен с одним или двумя зубцами (*Melanesthes*). Передние голени иногда бывают снабжены мощными щетинками и шипами (*Monatrum*, *Penthicus*). У роющих чернотелок передние бедра часто могут иметь в вершинной части утолщения, поверхность их несет мелкие острые бугорки. Членики передних и средних лапок могут быть расширены, голени и лапки передних и средних ног покрыты шипиками и щетинками (Медведев, 1965).

*Epitrichia mongolica* не имеет специальных копательных приспособлений, лапки и коготки относительно длинные. К тому же коготки изогнуты и более острые, что обеспечивает значительную гибкость. Жуки коготками цепляются за мельчайшие неровности, проникают в едва заметные трещины почвы. Этому еще способствует узкое небольшое тело: длина тела самки *E. mongolica* 6.8—8.1, ширина — 2.5—3.1 мм, самца — 6.1—6.2 и 2.2—2.3 мм; длина тела самки *E. knori* 6.8—8.1, самцов — 6.1—6.2 мм.

Для видов пустынно-степного комплекса характерны редукция задней пары крыльев и утрата способности к полету. У видов родов *Anatolica*, *Scythis*, *Microdera* надкрылья не только сросшиеся по шву, но и плотно приросшие сбоку к тергитам. Субэлитральная полость соединяется с внешней средой узкой щелью между надкрыльями и стернитами брюшка на уровне последних сегментов.

Виды родов *Monatrum*, *Penthicus*, *Melanesthes* и *Epitrichia* имеют слабосросшиеся по шву и не приросшие сбоку к тергитам надкрылья. Однако усиление замкнутости и увеличение объема субэлитральной полости происходят, во-первых, за счет полной (у видов родов *Penthicus*, *Melanesthes*) или частичной (*Monatrum*, *Epitrichia*) редукции задних крыльев; во-вторых, за счет того, что края надкрылий заходят за край брюшка и прикрывают дыхальца. Тем самым эти жуки неплохо приспособлены к условиям значительного дефицита влажности. Объем субэлитральной полости значительно увеличивается за счет выпуклого свода надкрылий (*Melanesthes*).

Еще одним доказательством яркого приспособления чернотелок к жизни в полупустыне является развитие ротового аппарата, внутренние части которого совершенно изолированы от воздействия неблагоприятных внешних факторов. Например, виды родов *Anatolica*, *Microdera*, *Epitrichia* и *Scythis* имеют наиболее приспособленный к дефициту влаги тентириоидный ротовой аппарат, где ментум расширен и наподобие маски снизу прикрывает нижние челюсти, прементум и язычок (Медведев, 1959). *Monatrum prescottii* имеет пимелиоидный ротовой аппарат, у которого мембранозные поверхности предротового поля лучше изолированы от внешней атмосферы за счет наличия расширенного ментума и верхней губы (Медведев, 1959). Однако некоторым видам чернотелок комплекса (*Melanesthes*, *Penthicus*) присущ примитивный тенебриоидный ротовой аппарат

с большими незащищенными участками мембранозных поверхностей (Медведев, 1959).

Слабая замкнутость предротовой полости у жуков при высоких температурах и низкой влажности обуславливает свойственный им скрытый, сумеречный и ночной образ жизни.

В связи с сильным повышением температуры время пребывания жуков большинства видов на поверхности почвы в дневные часы ограничено. Для них характерен сумеречный, утренний иногда и ночной (виды рода *Epitrichia*) типы суточной активности.

Все перечисленные приспособления к дефициту влаги дали возможность вышеуказанным видам чернотелок прочно занять простор полупустыни.

В состав псаммофильного комплекса входит 5 видов чернотелок, предпочитающих легкие песчаные и супесчаные почвы пустыни.

***Platyope mongolica* Faldermann, 1835.** Населяет различные типы песков пустынных степей и пустыни восточного и центрального секторов котловины. Всюду редок. В Монголии распространен на обширной территории. В Туве встречается только в ее Приубсунурье.

***Anatolica aucta* (Faldermann, 1835).** Обитает во всех формациях сухих степей днища котловины. Предпочитает каменистую или супесчаную почву. Многочисленны в полужакрепленных песках и, возможно, вредят пескоукрепительным насаждениям.

***Anatolica amoena* (Faldermann, 1835).** В степи распространен почти повсеместно. Может встречаться в лесостепи с разреженной растительностью. В Монголии распространен на обширной территории. Заходит на сопредельные территории Северо-Западного Китая.

***Melanesthes faldermanni* Mulsant et Rey, 1859.** Экологически пластичный вид, населяющий пустыни, полупустыни, высокогорные степи, предпочитая песчаные почвы. Многочислен в полужакрепленных песках.

***Melanesthes jenseni jenseni* Schuster, 1922.** Обычен на развеваемых песках и в песчаной степи. Возможно, вредит пескоукрепительным насаждениям.

Приспособление чернотелок для жизни в песках связано в первую очередь с морфологической специализацией их ног, адаптированных к рытью песка, и приобретением внешнего облика, характерного для роющих форм. Быстрое передвижение и быстрое погружение в песок возможны благодаря обтекаемой форме тела, а также сильно расширенным передним голеням, которые на наружном крае снабжены 1 или 2 зубцами. Наружные края их неправильно зазубрены или извилисты для уменьшения трения о сыпучий субстрат: из-под такой голени песок выскользывает (Мордкович, 1977). На поверхности голеней средних и задних ног хорошо развиты опорные поверхности в виде коротких жестких щетинок. Значительно увеличивает площадь несущей поверхности ног густое опушение волосками члеников передних и задних лапок. Волоски и щетинки образуют подобие «метлы». Уплотнение коготков лапок также имеет немаловажное значение для обитателей песков.

Для чернотелок данного комплекса характерно также нарастание длины бедра и голеней от передних к задним, что позволяет им грести и «плавать» в толще песка, одновременно увеличивает скорость при беге по раскаленному песку, особенно летом (Мордкович, 1977).

При сильных гребных движениях передних ног переднегрудь соответственно имеет более широкую площадь опоры. Глаза надежно защищены передними углами переднеспинки.

Редукция задних крыльев и утрата способности к полету также характерны для чернотелок псаммофильного комплекса как один из важных способов адаптации к жизни в пустыне. У *Platyope mongolica* надкрылья не только сросшиеся по шву, но и приросшие сбоку к тергитам брюшка, субэлитральная полость их увеличена.

Сильная склеротизация покровов как имаго, так и личинок псаммофильных чернотелок обеспечивает им высокую сопротивляемость не только к высыханию, но и к сжатию крупинками песка. Резко выдающиеся скульптурные образования *P. mongolica* в виде бугорков, ребрышек, зерен используются для раздвижения песка.

У жуков данного комплекса выражены черты высокой специализации к пустынному образу жизни при широком распространении дневного типа суточной активности.

В песках зимуют и личинки чернотелок-псаммофилов. Самки этих жуков обладают высокой плодовитостью. Количество яиц доходит до 500 и выше. Поэтому в экстремальных условиях пустыни увеличивается гарантия выживаемости жуков.

Развитие псаммофильных чернотелок проходит довольно быстро. У *Platyope mongolica* фаза яйца длится 9—10 дней, личинки и имаго по отдельности живут до года (Медведев, 1968; Кнор, 1975).

У видов рода *Melanesthes* жизнь личинок длится менее года, жуков — до 2 лет (Кнор, 1970).

По нашим данным, развитие личинок *Anatolica aucta* продолжается 35—40 дней, имаго живут около 12—14 месяцев.

Морфологические особенности личинки *A. aucta* типичны и сходны с таковыми личинок других чернотелок. Ноги первой пары, обычно копательного типа, используются для прокладывания ходов. Они развиты сильнее, чем ноги второй и третьей пар. Тазики передних ног сближены. Вертлуг, бедро и голень образуют гребень, вооруженный шипами, коготки крупные, изогнуты внутрь. Ноги второй и третьей пары ходильные, при рытье они выполняют опорную функцию. Тазики средних и задних ног не сближены, имеют более вытянутую форму, бедра и голени цилиндрические, шипы их более тонкие и длинные.

Для личинок *A. aucta* характерно наличие на отдельных участках тела щетинок, шипиков, бугорков, выростов. Щетинки расположены на концевом стерните брюшка и тергитах груди; бугорки и шипы — на заднем конце тела; зубцы, шипы и выросты — на последнем сегменте тела. Эти образования позволяют личинкам удерживаться и подтягиваться.

Для диагностики видов личинок чернотелок большое значение имеют морфологические особенности, связанные со способом передвижения. Это строение ног и IX сегмента брюшка (Кнор, 1977).

Жуки и личинки обычно питаются растительным детритом. Однако большой дефицит влаги принуждает их употреблять и свежие растительные ткани. Питание их зависит от сезона года и от сроков вегетации растений. Например, у имаго *A. aucta* в последней декаде мая около 60 % содержимого кишечного тракта составляли свежие части травянистых растений, примерно 30 % — хитиновые покровы членистоногих и остатки беспозвоночных, остальное — сухие остатки растений. В последней декаде июля до 80 % содержимого желудка составляли сухие остатки травянистых растений, животные остатки — около 15 % и не более 5 % — свежие части растений. В кишечнике было много почвы, что указывает на питание подстилкой.

Горно-степной комплекс Убсунурской котловины объединяет 13 видов чернотелок, населяющих горно-склоновые каменистые степи на склонах останцов и гор, а также остепненные склоны речных долин, оврагов и грив на супесчаных каштановых почвах.

*Anatolica strigosa* (Germar, 1824). Один из самых широко распространенных эвритопных видов чернотелок, встречается от дна котловины до лесного пояса. Наиболее многочислен в карагановой каменистой степи на дне котловины и на склонах останцов и гор. Предпочитает участки с песчаной почвой.

*Anatolica undulata* (Gebler, 1832). Населяет верхние части горно-склоновых степей и лесостепей.

*Anatolica cellicola* (Faldermann, 1835). Обитает в песчаных дюнах речных долин, а также в полынно-злаковой степи на супесчаных и песчаных почвах.

*Anatolica hammarstromi* (Poppius, 1904). Распространен от долин рек Эрзин и Тес-Хем до лесостепи южных склонов хребтов Сангилен и Танну-Ола. Наиболее многочислен на дне котловины.

*Anatolica knori* Kaszab, 1976. Обнаружен на южных склонах останцов и гор хребта Танну-Ола. Всюду многочислен.

*Scytosoma rugmaeum* (Gebler, 1832). Широко распространен от дна котловины до лесного пояса. Многочислен также в долинах рек. Обладая высокой экологической валентностью, этот вид не отличается особой приуроченностью к какому-либо биотопу.

*Melaxumia angulosa* (Gebler, 1832). Населяет редкотравные полынно-злаковые степи на супесчаных и песчаных почвах. Часто встречается под сухим навозом, в микроложбинках рельефа под растительным опадом. Распространен от дна котловины до лесного пояса.

*Bioramix picipes* (Gebler, 1833). Населяет горно-склоновые степи и лесостепи.

*Penthicus explanatus explanatus* (Reitter, 1896). Населяет горные степи котловины, предпочитая плотные почвы. Южнее оз. Убсу-Нур не обнаружен. Всюду редок.

*Penthicus sequensis* (Reitter, 1901). Обитает в злаково-полынной каменистой степи с более или менее высоким травостоем на южных склонах останцов и по шлейфам отрогов хребтов. Может встречаться в горной лесостепи.

*Penthicus altaicus* (Gebler, 1830). Распространен от днища котловины до лесного пояса хребтов, окаймляющих ее, предпочитая горные склоны с щебнистой почвой. Всюду многочислен.

*Eumylada punctifera* (Reitter, 1889). Встречается на щебнисто-песчаных почвах по шлейфам гор южнее оз. Убсу-Нур.

*Platyscelis brevis* (Baudi, 1876). Распространен от дна котловины до лесостепи, предпочитает наиболее сухие места. Всюду многочислен.

Постоянные обитатели горно-степного комплекса имеют широкий набор приспособлений к дефициту влаги.

Для жуков, принадлежащих к родам *Anatolica*, *Scytosoma* и *Melaxumia*, характерны надкрылья, сросшиеся по шву и приросшие сбоку к тергитам. Ротовой аппарат их тентириоидного типа с расширенным ментумом, прикрывающим снизу мембранозные поверхности предротовой полости. Все это свидетельствует об открытом образе жизни. Для них каменистая почва представляет большие препятствия для копания, однако камни дают большие возможности для нахождения укрытий. Жуки разными способами используют предоставленные им укрытия.

Чернотелки, относящиеся к родам *Bioramix*, *Platyscelis*, *Penthicus* и *Eumylada*, имеют слабо развитую субэлитральную полость, ротовой аппарат открытого типа, с небольшим подбородком, который не прикрывает основание нижних челюстей. Жуки вынуждены зарываться в почву. Они имеют роющий габитус, приспособления для разгребания почвы.

Зимуют личинки и жуки. Перезимовавшие личинки весной продолжают развитие и в начале июня окукливаются. Молодые жуки появляются во второй половине июня. Во второй декаде июля насекомые спариваются и откладывают яйца.

В пище жуков и личинок преобладают сухие растительные остатки. Свежие растительные ткани в кишечном тракте встречаются в небольшом количестве (не более 10—15 %). Более склонны к употреблению свежих тканей растений имаго и личинки *Bioramix picipes*, у которых в желудке и кишечнике встречается до 30 % растительных тканей. Личинки и имаго *Scytosoma rugmaeum* и видов рода *Anatolica* склонны к питанию остатками животного происхождения (Келейникова, 1963).

Жуки горно-степного комплекса обычно активны в утренние и вечерние часы.

Типичный представитель лугово-степного комплекса — *Crypticus quisquilius*.

*Crypticus quisquilius* Linnaeus, 1761. Населяет долины рек, приречные террасы, вспаханные поля, пониженные части рельефа горно-склоновых степей. Более многочислен на стациях настоящих степей восточного сектора котловины. Жуки и личинки зарегистрированы как полевые вредители (Оглоблин, Колобова, 1927; Кнор, 1970).

Виды данного комплекса менее адаптированы к засушливым условиям. Жуки сохранили крылья, способность к полету, не имеют субэлитральной полости. Подбородок небольшой, не прикрывает снизу основания нижних челюстей; ротовой аппарат открытого тенебриоидного типа. *C. quisquilius*, имея мелкие размеры (3—6 мм), обтекаемую форму тела и общий роющий облик, способны обитать в подстилке почвы. Жуки и личинки — эндобионты, скрыто живущие в поверхностном слое почвы. Жуки и личинки преимущественно детритофаги, но могут питаться и зеленой растительностью. Местами повреждают корни различных злаков (Оглоблин, Колобова, 1927; Медведев, 1974).

Развитие происходит быстро, что связано с опасностью подтопления. Имаго живут до 2 лет, после зимовки откладывают яйца под кучки растительных остатков, комки почвы. Продолжительность фазы яйца 5—6 дней, личинки — 2—2.5 месяца (Медведев, 1968; Кнор, 1970).

Галофильный комплекс объединяет 4 вида.

*Microdera jurganovae* (Skopin, 1964). Обитает в полупустынной степи на супесчано-бурых солончаково-лугово-пустынно-степных почвах и на глинистых солончаках.

*Paranemia bicolor* Reitter, 1895. Обитает на днище котловины вокруг оз. Убсу-Нур и по берегам соленых озер и озерцов на участках с чиём и селитрянкой.

*Belopus calcaroides gobiensis* (Kaszab, 1964). Обитает на солончаках по берегам оз. Бай-Холь, озерцов окрестности Агар-Даг, также найден на аллювиально-солончаковых почвах дельт рек Тес-Хем и Торгалыг.

*Crypticus rufipes* Gebler, 1830. На днище котловины встречается повсеместно, предпочитая солончаковые почвы и солончаки. Наиболее многочисленный и распространенный среди галофилов вид.

Галофильные чернотелки живут в местах, почва которых более или менее обеспечена влажностью. *P. bicolor* и *C. rufipes* сохранили крылья и способность к полету, не имеют субэлитральной полости. Подбородок этих жуков небольшой, не прикрывает снизу основания нижних челюстей, в целом имеют ротовой аппарат открытого тенебриоидного типа (Медведев, 1959). Перечисленные выше виды плохо адаптированы к засушливости и более характерны для гидроморфных ландшафтов. Ведут они полуоткрытый образ жизни. Встречаются в самом поверхностном слое почвы, чаще в разлагающихся выбросах на берегах озера. Они способны совершать перелеты в поисках более влажных мест.

Жуки способны проникнуть в верхние слои почвы, используя естественные скважины. Имея мелкие размеры, *C. rufipes* (3.7—5.5 мм) и *Paranemia bicolor* (5.6—6.6 мм) способны скрываться в подстилке почвы. Удлиненное уплощенное голое тело у *Belopus calcaroides gobiensis* позволяет передвигаться в трещинах почвы, под кустами солянок.

Наиболее приспособлен к открытому образу жизни *Microdera jurganovae*. У жуков этого вида нет крыльев, субэлитральная полость большая, ротовой аппарат тентириоидного типа, внутренние части которого совершенно изолированы от воздействия неблагоприятных факторов. Все это позволяет им жить в сухих солончаках с корковым покровом, они часто встречаются на сухих глинистых солончаковых почвах.

Развитие галофильных чернотелок происходит быстро, что определяется опасностью затопления в связи с близким расположением грунтовых вод. Этому



могут способствовать также летние ливневые дожди. В то же время наличие достаточного количества корма, повсеместное присутствие органических остатков в разной степени гумификации (бурого мулля и массового количества средней формы гумуса) в профиле почв создают условия для быстрого роста личинок. Кроме того, в прибрежной полосе озер накапливается достаточная масса детрита, которая выбрасывается волнами и состоит чаще всего из остатков животных-гидробионтов. Основным режим питания имаго и личинок галофильного комплекса — сапрофагия.

Лесной комплекс включает следующие виды чернотелок.

*Bolitophagus reticulatus* Linnaeus, 1767. Населяет лесостепи и смешанные леса. Обычен в березовых трутовиках по опушкам лесов нагорья Сангилен.

*Upis ceramboides* (Linnaeus, 1758). Распространен в поясе лесостепи и смешанных лесов хребтов, окаймляющих котловину. Встречается в древесине старых берез и в растущих на них грибах.

*Bius thoracicus* (Fabricius, 1792). Населяет смешанные и хвойные леса. Встречается под корой ели, сосны, березы в лесах нагорья Сангилен.

*Uloma rufa* (Pallier et Mitterpacher, 1783). Населяет лесостепи и смешанные леса.

*Corticeus linearis* Fabricius, 1790. Населяет хвойные леса. Встречается под корой ели, лиственницы, сосны, чаще всего в ходах короедов, на северном склоне Цагаан-Хайрхан (Яновский, 1977) и на южном склоне Сангилен и Западного Танну-Ола.

*Corticeus longulus* Gyllenhal, 1827. Населяет хвойные леса нагорья Сангилен. Встречается под корой сосны, лиственницы.

*Corticeus suturalis* Paykull, 1800. Населяет хвойные леса нагорья Сангилен. Обитает под корой сосны, ели.

*Corticeus frahini* Kugelann, 1794. Населяет хвойные леса нагорья Сангилен и хр. Западный Танну-Ола. Встречается под корой сосны сибирской, ели.

*Corticeus pini* (Panzer, 1799). Населяет хвойные леса нагорья Сангилен. Встречается в ходах короедов под корой сосны сибирской.

Лесные чернотелки — ксилофилы, приспособленные к обитанию в древесине.

В хвойном лесу обитают виды рода *Corticeus*. Все виды — обитатели подкоровых пространств ели, лиственницы, сосны встречаются в ходах короедов. Они могут встречаться под корой на ее начальных этапах разрушения или на более поздних стадиях, когда кора начинает отслаиваться от древесины.

С жизнью в ходах короедов связаны узкое цилиндрическое тело и его мелкие размеры у лесных чернотелок. Длина тела *C. longulus* — 3.5—4.5 мм. У жуков отсутствует ярко выраженная перетяжка между надкрыльями и переднеспинкой, однако голова и переднеспинка как бы урезаны, что обеспечивает достаточно прочное соединение и необходимую подвижность частей тела относительно друг друга. У личинок ноги короткие, голень и лапка соединяются в голене-лапку. Для разгребания и раздвижения частиц коры и древесины ноги имеют сильно торчащие тазики и постепенно расширяющиеся к вершине голени. Фиксации в субстрате и движению способствует наличие макро- и микрохет на сегментах груди и брюшка, на тазиках, бедрах и голенелапках.

Жуки и личинки чернотелок рода *Corticeus* уничтожают яйца, личинок, куколок и молодых имаго короедов. Для схватывания и питания короедами их имаго имеют широкие мандибулы с двузубчатой вершиной или 1 зубец перед вершиной с заостренным выступом. Внутренний край максилл покрыт шипообразными и тонкими удлиненными хетами.

Хищные личинки рода *Corticeus* имеют прокалывающе-перетирающий тип ротового аппарата. Мандибулы широкие, с развитым ребристым бугорчатым молярным выступом и с несколькими предвершинными зубцами. Обеспечивая размещение и прикрепление мускулатуры, приводящей в движение мощные мандибулы, головная капсула хорошо развита, что важно для хищников.

У личинок *Corticeus* жизнь под корой ослабляет склеротизацию тела. Защитная окраска не развита. Главное отличие личинок *Corticeus* от почвенных личинок чернотелок других родов заключается в строении опорно-двигательных приспособлений (Келейникова, 1963, 1966). Все три пары ног развиты в равной степени. Они короткие, как у имаго *Corticeus*, и состоят из 4 отделов: тазик, вертлуг, бедро и голенелапка. Подталкиватели 9-го сегмента — мягкие трубки. Дополнительную функцию отталкивателей и фиксаторов выполняют ползательные валики ног, анальная подпорка, урогомфы, отдельные мозоли, бугорки, шипики на сегментах тела, щетинки на 9-м сегменте брюшка. Они позволяют личинкам занимать положение от горизонтального до почти вертикального, дают возможность фиксировать тело в различных подкоровых полостях. Они же выполняют частично и защитную функцию.

Развитие вышеуказанных видов рода *Corticeus* происходит довольно быстро и четко согласовано с развитием жуков-короедов. Жуки этого рода зимуют в подстилке леса, весной поселяются под корой деревьев и откладывают яйца в ходах короедов. Личинки последнего возраста окукливаются непосредственно под корой в колыбельках. Генерация одногодичная (Компанцева, 1987).

В лесостепи и в смешанном лесу обитают остальные лесные чернотелки. *Upis ceramboides* — обитатель подкоровых пространств древесины старых берез. В период заселения жуками деревьев на поверхности ствола бывают молодые плодовые тела трутовиков, а также локальные нарастания живого мицелия на древесине. Личинки встречаются обычно под корой, которая имеет сильно разложившийся темный луб, непосредственно под плодовыми телами грибов. Окукливание их происходит под корой в колыбельках. Зимуют разновозрастные личинки. Генерация обычно двухгодичная (Кнор, 1974; Мамаев, Кривошеина, Потоцкая, 1977; Компанцева, 1987).

*Uloma rufa* — обитатель толщи древесины ели, сосны, березы, ольхи. Ко времени заселения этим видом ствола древесина бывает поражена мицелием ксилотрофных грибов и разлагается с образованием бурых гнилей. Хотя *U. rufa* характерен для заключительных этапов деструкции древесины, но может развиваться в ней, когда она еще достаточно плотная и сохраняет свою структуру. Личинки чаще встречаются в деструктурированной древесине, однако передвижение и питание их происходит в ходах, которые они сами прогрызают. Окукливание личинок происходит в колыбельках в толще древесины.

Личинкам *U. rufa* сопутствуют личинки щелкунов рода *Ampedus*, с которыми они образуют характерный комплекс.

Для личинок и имаго *Upis ceramboides* и *Uloma rufa* характерна сапроксилофагия и мицелофагия.

Обитателями дупел и микрополостей грибного субстрата и древесины ели, сосны и березы являются *Bius thoracicus* и *Bolitophagus reticulatus*, которые связаны с сухими трутовыми грибами. Их личинки обычно не прокладывают ходы в толще древесины или плодового тела гриба, используя естественные полости карпофора или ходы других мицетофагов. Генерация обоих видов одногодичная. Популяции *B. thoracicus* и *B. reticulatus* развиваются в одних и тех же карпофорах на протяжении нескольких генераций до полного разрушения плодового тела гриба (Кнор, 1974; Компанцева, 1987). Питаются жуки и личинки этих видов различными органическими остатками, включающими растительный детрит, мертвых насекомых, их экскременты, сухой трутовый гриб и т. д. Питание их может быть охарактеризовано как сапроксилофагия и мицетофагия. Отдельные популяции *B. thoracicus* и *B. reticulatus* являются олигофагами.

Таким образом, ксилофильные лесные чернотелки образуют три ясно очерченные экологические группы: обитатели дупел и микрополостей (*B. thoracicus* и *B. reticulatus*), обитатели подкоровых пространств (виды рода *Corticeus* и *U. ceramboides*) и обитатель толщи древесины (*Uloma rufa*).

Все лесные чернотелки ведут скрытый образ жизни, форма тела их вытяну-

тая, параллельносторонняя. Обитая в лесу, они не выработали приспособлений для сохранения влаги. У всех видов имеются крылья, нет субэлитральной полости. Ротовой аппарат у *Upis ceramboides* пимелиоидный, у остальных видов тенебриоидный, с большими незащищенными участками мембранозных поверхностей. Жуки активны в вечерние и утренние часы.

У личинок лесных чернотелок скрытая жизнь под корой ослабляет склеротизацию тела. У них сильно склеротизована лишь верхняя его сторона, подталкиватель слабо развит, защитная окраска не развита, ноги короткие, одинакового строения и вооружения, для передвижения развиты опорные структуры на тергитах.

Для всех личинок, питающихся древесиной, характерно сильное развитие мандибул, которые имеют острый или зазубренный внутренний край.

В целом чернотелки данного комплекса, являясь зоокомпонентами лесного биогеоценоза, играют огромную роль в утилизации мертвой органики. Немаловажное значение в уменьшении числа вредителей — короедов — имеют и хищные чернотелки рода *Corticeus*.

Норный комплекс объединяет 5 видов чернотелок рода *Blaps*.

*Blaps reflexa* (Gebler, 1832). Обычен в стациях полынно-злаковой степи, на сельскохозяйственных угодьях, на овощных полях. Наиболее многочислен на шлейфах горно-склоновых степей, к которым приурочены норы мелких грызунов.

*Blaps rugosa* (Gebler, 1825). Один из широко распространенных и многочисленных видов. Встречается от днища котловины до лесного пояса. Жуки и личинки обычны в норах мелких млекопитающих, поэтому наиболее многочисленны в местах расположения их колоний. Это чаще всего начало подгорной равнины и чиевые степи. Используя пустоты, они охотно поселяются в пахотной земле. В местах скопления вредят пастбищным растениям, выращиваемым кормовым растениям.

*Blaps miliaria* (Fischer-Waldheim, 1844). Населяет практически все сухие степи с каштановыми почвами, в которых встречаются норы грызунов и крупные камни.

*Blaps variolosa* (Faldermann, 1835). Населяет сухие каменистые степи и полупустыни. Редкий вид.

*Blaps femoralis medusula* (Skopin, 1964). Встречается в опустыненной степи в норах грызунов, а также под камнями. В Монголии распространен на обширной территории (Цэндсурэн, 1975). В пределах Тувы обнаружен только в Приубсунурской части.

Норные виды рода *Blaps* образуют особую группу среди чернотелок-ботриобионтов. Тело довольно крупное, с более или менее выпуклыми надкрыльями. Передние ноги не копательного типа. Эти чернотелки не делают ходов и для проникновения в почву используют норы грызунов, крупные щели и пустоты. Многие находят убежища под камнями, среди растительных остатков у основания растений, в подвалах, постройках, щелях фундаментов, под ящиками, кошмами, палатками. Они встречаются на тех участках, где могут находить укрытия. Поэтому они чаще приурочены к плотным почвам степей, горных склонов, а также хорошо закрепленным пескам пустыни. На плотных почвах трещины, пустоты встречаются чаще и долго не засыпаются, что создает благоприятные условия для обитания ботриобионтов.

Виды рода *Blaps* имеют на подошвенной стороне лапок короткие шипики, что подчеркивает их приуроченность к плотным почвам (Медведев, 1965). Очень твердый покров, большая субэлитральная полость со сросшимися по шву надкрыльями дают им возможность широко распространяться в степной и пустынной зонах. Однако им присущ примитивный тенебриоидный ротовой аппарат с большими незащищенными участками мембранозных поверхностей. Эта особенность заставляет их быть активными в сумеречные и ночные часы, а днем

скрываются в норах и крупных полостях почвы, где влажность воздуха выше, температура ниже, чем в окружающем ландшафте. В горах виды рода *Blaps*, использующие в качестве укрытий мелкие щели под камнями, имеют соответственно более мелкие размеры и слабее развитую субэлитральную полость (Медведев, 1970).

В условиях Убсунурской котловины у жуков рода *Blaps* личинки младших возрастов (в первый год жизни) растут быстро, и в начале октября довольно крупные личинки залегают на зимовку. Эти личинки продолжают жизнь в течение следующего года почти до глубокой осени. После окукливания молодые имаго остаются зимовать. В среднем личинки *Blaps* живут 12—14 месяцев, продолжительность жизни жуков — 2—3 года.

Под влиянием деятельности человека в Убсунурской котловине появилась особая группа чернотелок — синантропная, к которой относится 5 видов: *Tribolium castaneum* (Herbst, 1797) — булавоусый малый хрущак, *T. confusum* Jacquelin du Val, 1868 — малый мучной хрущак, *T. destructor* Uyttenboogaart, 1934 — малый черный хрущак, *Tenebrio molitor* (Linnaeus, 1758) — большой мучной хрущак, *T. obscurus* Fabricius, 1792 — темный мучной хрущак.

Хрущаки встречаются в зернохранилищах, на мельницах, в помещениях кондитерских фабрик, в продовольственных складах, в жилищах человека, где имеются запасы зерна, муки, круп и других продуктов. Жуки и личинки повреждают, кроме зерна и муки, мучные изделия, бобы, сухие фрукты и овощи, сушеное мясо, коллекции насекомых, гербарии, семена огородно-бахчевых культур, табак и табачные изделия, желуди. Они не только поедают запасы продуктов, но и загрязняют их экскрементами.

Вместе с запасами продовольствия мучные хрущаки быстро расселяются и относятся к числу всесветно распространенных насекомых. Однако биотоп их достаточно узкий и ограничивается местами запасов пищевых продуктов. Приспособившись к такому специфическому источнику пищи, мучные хрущаки утратили в большой степени способность к полету, несмотря на то, что крылья у них хорошо развиты. Среди хрущаков только один вид — *Tenebrio obscurus* — может встречаться в природных условиях, обитая под корой гниющих деревьев, в гнилых пнях, в гнездах птиц, под мхом подстилки леса.

Около 40 % чернотелок имеют ограниченную приуроченность, встречаясь только в каком-либо биотопе. Это *Anatolica paradoxa*, *A. knori*, *A. dashidorzsi*, *Platyope mongolica*, *Microdera jurganovae*, *Eumylada punctifera*, *Paranemia bicolor* и другие. Сюда же относятся и узкоспециализированные хищные лесные виды рода *Corticeus*, полупустынные монгольские виды *Anatolica subtrapezicollis*, *A. undulata*, *Microdera kraatzi*, *Melanesthes medvedevi*, *Monatrum prescottii* и др.

Большинство видов чернотелок Убсунурской котловины распространены несколько шире, населяя 2 или 3 экологически различных биотопа. Такие псаммофилы, как *Anatolica aucta*, *A. amoena*, *Melanesthes jenseni*, *M. faldermanni*, повсеместно встречаются во всех формациях равнинных и горных степей, предпочитая супесчаные и песчаные почвы. Последние 2 вида в горных степях могут встречаться в норах мелких млекопитающих. *A. knori* и *A. hammarstromi* населяют и равнинные, и горные степи, предпочитая последние. Петрофильный *A. cellicola* широко распространен, населяет песчаные речные дюны и горные степи. Все мезофитные биотопы от дна котловины до лесостепи населяет *Crypticus quisquilius*. Типичный полупустынный монгольский вид *Penthicus gobiensis* широко распространен на солонцах.

Наиболее эвритопными являются *Anatolica strigosa*, *Scytosoma pygmaeum*, *Melaxumia angulosa*, *Scythis sulciceps*, *Platyscelis brevis*, *Penthicus altaicus*. Эти чернотелки, обладая высокой экологической валентностью, встречаются в большом количестве от дна котловины до лесного пояса, предпочитая более сухие степи.

Характер распределения чернотелок довольно четко отражает зональные,

почвенно-фациальные, местные региональные и вертикально-поясные особенности свойств почвы, связанные с механическим составом почвообразующих пород и гидротермическими условиями (Мордкович, 1966, 1973, 1974, 1977; Стебаев, 1968, 1986; Стебаев и др., 1992).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Келейникова С. И. О личиночных типах чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Палеарктики // Энтومол. обозр. 1963. Т. 42, вып. 3. С. 539—549.
- Келейникова С. И. О некоторых экологических особенностях почвенных личинок жуков-чернотелок // Проблемы почвен. зоологии. Материалы Второго Всесоюзн. совещ. М.: Наука, 1966. С. 65—66.
- Кнор И. Б. Фауна и биология чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) лесостепных и степных ландшафтов Западной Сибири // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 1970. 20 с.
- Кнор И. Б. Фауна и биотопическое распределение чернотелок в степных межгорных котловинах Тувы // Пробл. почв. зоол. Матер. IV Всесоюзн. совещ. Баку. Наука, 1972. С. 74.
- Кнор И. Б. Эколого-фаунистический обзор жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) степных и лесостепных ландшафтов Западной Сибири // Фауна Сибири. Новосибирск: Наука, 1973. С. 93—106.
- Кнор И. Б. К биологии чернотелки *Volitophagus reticulatus* L. (Coleoptera, Tenebrionidae) // Вопросы энтомологии Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 86—87.
- Кнор И. Б. Жизненные циклы чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Тувы // Экология. 1975. Вып. 5. С. 83—85.
- Кнор И. Б. Новые для фауны Советского Союза чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) из Тувы // Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып. 10. Новосибирск: Наука, 1976. С. 102—109.
- Кнор И. Б. Морфология личинок ксерофильных видов чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) из Тувы // Таксоны фауны Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 125—136.
- Кнор И. Б. Экологические комплексы ксерофильных чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Тувы // Пробл. почв. зоол. Минск: Наука и техника, 1978. С. 113—114.
- Кнор И. Б. Чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) степных межгорных котловин Тувы // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. Новосибирск, 1978. Вып. 34. С. 74—92.
- Компанцева Т. В. Экологические особенности ксилофильных и мицетофильных жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // Экология и морфология насекомых — обитателей грибных субстратов. М.: Наука, 1987. С. 46—56.
- Медведев Г. С. Типы ротовых аппаратов чернотелок (Tenebrionidae) Туркмении // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 8. С. 1214—1229.
- Медведев Г. С. Типы адаптаций строения ног пустынных чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // Энтومол. обозр. 1965. Т. 44, вып. 4. С. 803—826.
- Медведев Г. С. Семейство Tenebrionidae — Чернотелки // Насекомые и клещи — вредители сельскохозяйственных культур. Л.: Наука, 1974. Т. 2. С. 123—133.
- Медведев Г. С. Определитель жуков-чернотелок Монголии. Л.: Наука, 1990. 254 с.
- Медведев Г. С., Лобанов А. Л. Фаунистический список чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Монгольской Народной Республики с указанием координат местонахождения // Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1990. Вып. 11. С. 139—204.
- Мордкович В. Г. Пространственное размещение герпетобия как составной части почвенно-зоологических комплексов в степях Тувы и южной Хакасии // Пробл. почв. зоологии. М.: Наука, 1966. С. 88—89. (Материалы II Всесоюзн. совещ. по почв. зоол.).
- Мордкович В. Г. Герпетобий котловинных степей юга Сибири (преимущественно на примере жуков-жужелиц и чернотелок) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1970. 20 с.
- Мордкович В. Г. Зоологическая характеристика примитивных почв в осушенных зонах соленых озер юга Сибири // Зоол. журн. 1973. Т. 42. С. 1321—1329.
- Мордкович В. Г. Экологические группы видов и смена местообитаний у чернотелок Тувы // Вопросы энтомологии Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. С. 15—17.
- Мордкович В. Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. 110 с.
- Мордкович В. Г., Волковинцер В. В. Приспособительные типы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) в природном градиенте условий // Вопросы экологии, вып. 11. Новосибирск: Наука, 1973. С. 5—23.
- Мордкович В. Г., Кнор И. Б. Определитель жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) сибирских степей // Членистоногие и гельминты. Новосибирск: Наука, 1990. С. 55—71.
- Оглоблин Д. А., Колобова А. Н. Жуки-чернотелки и их личинки, вредящие полеводству // Тр. Полтавск. с.-х. опытн. станции. 1927. Т. 61. С. 6—59.
- Рейхардт А. Н. Жуки-чернотелки трибы *Opatrini* Палеарктической области. М.; Л.: ЗИН АН СССР, 1936. 224 с.
- Сагды Ч. Т. Фауна жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) биосферного кластерного заповедника «Убсу-Нур» // Деп. в ВИНТИ. 1993, № 1077+В93.

- Стебаев И. В. Смена стадий и верность им насекомых в горно-аридных районах в связи с зоологической индикацией почв (*Orthoptera*, *Tenebrionidae*, *Collembola* и *Formicidae*) Тувы // Тезисы докл. XIII Международн. энтомол. конгр., М.: Наука, 1968. С. 182—184.
- Стебаев И. В. Экология каштановых почв и их зоологических комплексов в северо-восточной части Убсунурской котловины Тувы // Информ. пробл. изучения биосферы. Эксперимент «Убсу-Нур». Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1986. С. 16—49.
- Стебаев И. В., Сагды Ч. Т., Курбатская С. С., Пивоварова Ж. Ф. Останец Ончалаан как натурная модель развития биогеоценозов стоковых серий ландшафтов Убсунурской котловины. Кызыл: Тувин. кн. изд.-во, 1992. 184 с.
- Цэндсүрэн А. Систематический перечень основных видов чернотелок и их распространение в пределах МНР // Ученые записки Монгольского гос. ун.-та. Улан-Батор. 1966. Т. 9, № 2(18). С. 93—101.
- Цэндсүрэн А. Жуки-чернотелки (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*) фауны Монгольской Народной Республики // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1973. 43 с.
- Цэндсүрэн А. Жуки-чернотелки подсем. *Opatrinae* (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*) фауны Монгольской Народной Республики // Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1974. Вып. 2. С. 156—171.
- Цэндсүрэн А. Жуки-чернотелки подсем. *Blaptinae* и *Platyscelinae* (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*) фауны Монгольской Народной Республики // Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1975. Вып. 3. С. 173—176.
- Яновский В. М. Энтомофаги вредителей леса в Монголии // Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1977. Вып. 5. С. 60—82.

Тувинский государственный университет,  
Кызыл.

Поступила 17 II 1994.