

Жуки-чернотелки (Coleoptera: Tenebrionidae) степных ландшафтов заповедников Украины

Darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in the steppe landscapes of nature reserves of Ukrainian steppe zone

В.Н. Хоменко, Л.С. Черней
V.N. Khomenko, L.S. Cherney

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30 ГСП 01601 Украина
Schmalhausen Institute of Zoology of NAS of Ukraine, B. Khmelnytskyi str., 15, Kiev-30 MSP 01601 Ukraine

Ключевые слова: Coleoptera, Tenebrionidae, фауна, экология, зоогеография, Украина, степь.

Key words: Coleoptera, Tenebrionidae, fauna, ecology, zoogeography, Ukraine, steppe.

Резюме. Обобщены данные по жукам-чернотелкам степных участков шести заповедников Украины, где обнаружено 33 вида чернотелок из 22 родов. Проанализировано соотношение видового богатства, зоогеографических и экологических элементов, а также рассмотрено сходство фаун исследованных территорий. Сделано предположение об «эталонном», наиболее типичном для современных степных экосистем Украины, характере комплекса жуков-чернотелок заповедника «Хомутовская Степь».

Abstract. The data on the tenebrionid fauna of steppe localities of six natural reserves of Ukraine are summarized. Totally, 33 darling beetle species from 22 genera of Tenebrionidae were found on these territories. The correlations of the species richness with zoogeographic and ecological elements are analyzed. The differences in the tenebrionid fauna of the studied areas are considered. It is proposed that the ecological complex of darkling beetles of the nature reserve «Khomutovskaya Step» can be considered as «etalon» and most typical for the modern steppe ecosystem of Ukraine.

Введение

На территории Украины жуки-чернотелки представлены 102 видами, из которых 37 – типичные обитатели степных ландшафтов. Последние развиваются в основном в почве и на ее поверхности. Это сухолюбивые фитосапрофаги, которые повреждают в том числе и культурными растения. Массовое размножение почвенных чернотелок может сопровождаться значительным ущербом народному хозяйству.

Благодаря значительному разнообразию видов и экологических предпочтений чернотелки являются удобным модельным объектом для изучения закономерностей формирования, функционирования фаунистических комплексов и антропогенных изменений в степных экосистемах. К сожалению, на юге Украины степные участки сохранились лишь в заповедниках, так как степи распаханы более чем на 80%.

Степные заповедники Украины представляют собой эталонные участки оставшихся нетронутыми целинных степей и составляют характерный зональный

профиль с севера на юг. «Стрельцовская степь» это гигротический вариант настоящих разнотравно-типчаково-ковыльных степей, «Провальская степь» – каменистые (на песчаниках и сланцах) донецкие степи, где отмечено своеобразное сочетание луговых и разнотравно-типчаково-ковыльных степей, «Хомутовская степь» – ксеротический вариант разнотравно-типчаково-ковыльных степей, «Каменные могилы» – каменистые (на гранитах) степи Приазовской возвышенности, «Аскания-Нова» – южные бедноразнотравные типчаково-ковыльные степи, а Черноморский государственный биосферный заповедник (далее – Черноморский заповедник) – песчаные степи и луго-степные участки (вокруг колков и в понижениях рельефа).

Фауна жуков-чернотелок степных заповедников Украины изучена достаточно хорошо, однако некоторые вопросы остаются открытыми – биотопическое распределение степных чернотелок, их видовое богатство в различных типах степей. Первые упоминания о Tenebrionidae исследуемой территории мы находим у Фишера фон Вальдгейма [Fischer von Waldheim, 1823], Крыницкого [Krynicky, 1832], Алларда [Allard, 1880], Зейдлица [Seidlitz, 1893–1898], Рейтера [Reitter, 1901, 1915, 1922a, b], Оглоблина и Колобовой [1927], С.И. Медведева [1928], Бызовой и Гилярова [1956], затем у Г.С. Медведева [1968].

Цель настоящей работы – обобщение данных о зоогеографических особенностях Tenebrionidae, о границах их ареалов и о сходстве фаун различных целинных участков степной зоны Украины. В период исследования проведена инвентаризация фауны целинных степей за последнюю четверть века, предварительные сведения по которой имеются в работах ряда авторов [Зелинская, 1977, 1992; Петрусенко и др., 1980; Хоменко и др., 1988; Набоженко, 1999, 2001, 2004; Ниточко, 2004; Черней, 2005; Черней, Федоренко, 2006].

Материалы и методы

В работе использованы материалы по жукам-чернотелкам, собранные в результате многолетних исследований авторов на территории степной зоны Украины, а также коллекции Зоологического

института РАН (Санкт-Петербург), Зоологического музея МГУ (Москва) и Института зоологии НАН Украины (Киев). Сравнение видового состава жуков-чернотелок проводилось с помощью индекса Жаккара (Q_{xy}) для качественных признаков [Песенко, 1982], расчет оригинальности (t_{xx}) – по таксономическому

анализу [Смирнов, 1969]. Родовое разнообразие (H') рассчитывалось по Шенону, а выровненность (e) – по Пиелу [Емельянов, 1999]. В статье рассматриваются жуки-чернотелки плакорной степи. Типичные представители солонцов и солончаков в статью не включены.

Примечание. ХС – “Хомутовская степь”; КМ – “Каменные

Таблица 1. Видовой состав и родовое разнообразие (H') чернотелок степных участков заповедников степной зоны Украины.

Table 1. The species composition and generic diversity (H') of the darkling beetles of the steppe natural reserves of Ukraine.

Виды / Species	Украинский степной заповедник / Ukrainian steppe reserve		Луганский заповедник / Luganskiy reserve		Заповедник Аскания- Нова / Askania- Nova reserve	ЧГБЗ ПАСТ	Тип ареала / Type of natural habitat	БП
	ХС	КМ	ПС	СС				
<i>Anatolica abbreviata</i> (Gebler, 1830)	–	–	–	–	–	+	ЕК	ст
<i>A. eremita</i> (Steven, 1829)	–	–	–	–	–	+	ВЕ	пс
<i>Tentyria nomas nomas</i> Pallas, 1781	+	+	–	+	+	–	ЕК	лус
<i>T. nomas taurica</i> (Tauscher, 1812)	–	–	–	–	+	+	ВЕ	ст
<i>Stenosis punctiventris</i> (Eschscholtz, 1831)	–	–	–	–	–	+	С	лус
<i>Dichillus formicophilus</i> Breit, 1914	–	–	–	–	–	+	С	лус
<i>Asida lutosa</i> Solier, 1836	+	+	+	+	+	+	ЮБЕ	лус
<i>Pimelia subglobosa</i> (Pallas, 1781)	+	+	+	–	+	+	ЮБЕ	ст
<i>Gnaptor spinimanus</i> (Pallas, 1781)	+	+	+	+	+	–	ЮБЕ	ст
<i>Prosodes obtusa</i> (Fabricius, 1798)	+	–	–	–	+	+	ВЕ	ст
<i>Blaps tibialis</i> Reiche et Saulcy, 1857	–	+	–	*	+	+	ЮБЕ	ст
<i>B. halophila</i> Fischer-Waldheim, 1822	+	+	+	+	+	+	ЕК	лус
<i>B. lethifera</i> Marsham, 1802	+	+	+	+	+	+	ЕК	лус
<i>Oodescelis polita</i> (Sturm, 1807)	+	+	+	+	+	+	ЕК	ст
<i>O. melas</i> (Fischer-Waldheim, 1823)	–	–	–	–	+	+	ВЕ	ст
<i>Platyscelis hypolitha</i> (Pallas, 1781)	–	–	–	+	–	–	ЕК	ст
<i>Dendarus punctatus</i> (Serville, 1825)	+	+	+	–	–	+	ВС	ст
<i>Pedinus borysthenticus</i> Reichardt, 1936	–	–	–	–	–	+	БМ	пс
<i>P. femoralis</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	+	+	+	ЕС	лус
<i>P. volgensis</i> Mulsant et Rey, 1853	–	–	*	–	+	+	ВЕ	лг
<i>P. cimmerius znoikoi</i> G. Medvedev, 1968	–	–	–	–	–	+	БМ	пс
<i>Gonocephalum pygmaeum</i> (Steven, 1829)	+	+	+	*	–	+	С	пс
<i>G. pusillum</i> (Fabricius, 1791)	–	–	+	–	+	+	ТС	лус
<i>Opatrum sabulosum</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+	+	ЕС	лус
<i>O. triste</i> Steven, 1829	–	–	–	–	*	–	ВЕ	гс
<i>Melanimon tibialis</i> (Fabricius, 1781)	+	+	+	+	+	+	ЕСТ	пс
<i>Leichenium pictum</i> (Fabricius, 1801)	–	–	–	–	–	+	С	пс
<i>Phthora reitteri</i> (Seidlitz, 1894)	–	–	–	–	–	+	ЮБЕ	лг
<i>Crypticus quisquilius</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+	+	+	+	ЕС	пт
<i>Probaticus subrugosus</i> (Duftschmid, 1812)	+	–	–	–	–	–	ЮБЕ	ст
<i>Odocnemis perplexus</i> (Menetries, 1848)	–	+	–	–	+	+	ВЕ	лус
<i>Nalassus brevicollis</i> (Steven in Krynicky, 1832)	–	+	–	–	+	+	ВЕ	пт
<i>N. sareptanus</i> (Allard, 1876)	+	–	+	+	+	–	ЕК	ст
Всего	16	16	15	14	21	27		
Виды-индикаторы	1	0	0	1	1	8		
Родовое разнообразие (H')	3.87	3.7	3.51	3.47	3.69	4.06		
Выровненность (e)	0.99	0.97	0.98	0.97	0.97	0.96		

могилы”; ПС – “Провальская степь”; СС – “Стрельцовская степь”; ЧГБЗ – Черноморский государственный биосферный заповедник; ПЛСТ – песчаная и луговая степь; БП – биотопическая приуроченность: пт – политопный; лус – лугово-степной; ст – степной; гс – горно-степной; лг – лугово-галофильный; пс – псаммофильный. Типы ареалов: С – средиземноморский; ВС – восточно-средиземноморский; БМ – балкано-малоазиатский; ТС – турано-средиземноморский; ВЕ – восточноевропейский; ЮВЕ – юго-восточноевропейский; ЕС – европейско-сибирский; ЕСТ – европейско-сибирско-туранский; ЕК – европейско-казахстанский. + – наличие вида в сборах авторов; * – вид, известный только по литературным данным.

Результаты

Фауна. В степях обследованных заповедников Украины зарегистрировано 33 вида чернотелок из 22 родов, причем 14 родов представлены одним видом (табл. 1). Почти все виды – обитатели почв открытых пространств и характеризуются редукцией крыльев и способностью удерживать в организме связанную воду [Черней, Надворный, 1994]. Лишь *Nalassus brevicollis* (Krupniky, 1832) в степи предпочитает биотопы под древесной и кустарниковой растительностью.

Как видно из таблицы 1, жуки имеют в большинстве своем очаговое распределение. Лишь некоторые виды встречаются во всех исследуемых заповедниках: *Asida lutosa*, *Blaps lethifera*, *B. halophila*, *Oodescelis polita*, *Pedinus femoralis*, *Opatrum sabulosum*, *Melanimon tibialis*, *Crypticus quisquilius*.

Наибольшее богатство видов жуков-чернотелок отмечено на юге Украины в Черноморском заповеднике (27 видов) и в заповеднике “Аскания-Нова” (21 вид). Здесь также обнаружены виды жуков, которые в других степных заповедниках не встречаются: *S. punctiventris*, *D. formicophilus*, *P. borysthenicus*, *P. cimmerius znoikoi*, *Ph. reitteri*. В основном это редкие и малочисленные виды. Наименьшим видовым богатством характеризуются степные участки Луганского природного заповедника: “Стрельцовская степь” и “Провальская степь” (14 и 15 видов соответственно). Отличия можно объяснить тем, что эти участки находятся в северной и восточной частях региона, в то время как чернотелки интенсивно заселяют южные области. Кроме того, биотопы в Черноморском заповеднике и заповеднике

Таблица 2. Соотношение зоогеографических комплексов в фаунистических группировках чернотелок заповедников степной зоны Украины.

Table 2. The ratio of zoogeographic complexes of darkling beetles fauna of steppe nature reserves of Ukraine.

Зоогеографические комплексы / Zoogeographical complexes	Украинский степной заповедник / Ukrainian steppe reserve				Луганский заповедник / Luganskiy reserve				Заповедник Аскания-Нова / Askania-Nova reserve		ЧГБЗ ПЛСТ		Всего / Total	
	XC		KM		ПС		СС		S	%	S	%	S	%
	S	%	S	%	S	%	S	%						
1 группа/1st groupe														
С	1	6.2	1	6.2	1	6.7	1	7.1	–	–	4	14.8	4	12.1
ВС	1	6.2	1	6.2	1	6.7	–	–	–	–	1	3.7	1	3
БМ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	7.4	2	6.1
ТС	–	–	–	–	1	6.7	–	–	1	4.8	1	3.7	1	3
Итого/Sum		12.4		12.4		20.1		7.1		4.8		29.6		24.2
2 группа/2nd groupe														
ВЕ	1	6.3	2	12.5	1	6.7	–	–	7	33.3	7	25.9	8	24.3
ЮВЕ	4	25	4	25	3	20	3	21.4	4	19	4	14.8	6	18.2
ЕС	3	18.8	3	18.8	3	20	3	21.4	3	14.3	3	11.1	3	9.1
ЕСТ	1	6.3	1	6.3	1	6.7	1	7.2	1	4.8	1	3.8	1	3
ЕК	5	31.2	4	25	4	26.5	6	42.9	5	23.8	4	14.8	7	21.2
Итого/Sum		87.6		87.6		79.9		92.9		95.2		70.4		75.8
Всего/Total	16	100	16	100	15	100	14	100	21	100	27	100	33	100

Примечание. S – число видов. Расшифровка сокращений по типам ареалов и названиям заповедных участков дана в таблице 1.

Аскания-Нова гораздо разнообразнее и представлены множеством интразональных участков ландшафта.

Ряд видов (*A. abbreviata*, *A. eremita*, обычные для Черноморского заповедника, *P. subrugosus* – для “Хомутовской степи”) в других заповедниках пока не обнаружен. Из редких для степных участков видов следует отметить *P. hypolitha* – обитателя меловых обнажений из “Стрельцовой степи”. Также можно назвать немногочисленных обитателей засоленных участков степи Черноморского заповедника и заповедника “Аскания-Нова”: *P. volgensis*, *Ph. reitteri*. Локально распространен *B. tibialis*, который зарегистрирован в норах сусликов и байбаков.

Интересны находки из заповедника “Аскания-Нова”. Так, по литературным данным [Медведев, 1928] указывается обнаружение на байбаковицах *O. triste*. Этот вид распространен в основном по южному побережью. В Горном Крыму поднимается выше 300–400 м над уровнем моря. Рейхардт [1936] не исключает возможность завоза данного вида на эту территорию с землей. Савченко [2005] указывает на нахождение *P. borysthenticus* в “Каменных могилах”, “Провальской степи” и “Стрельцовой степи”, что является ошибкой.

Зоогеографические особенности. Обнаруженные на изучаемой территории виды жуков-чернотелок отнесены нами к 9 зоогеографическим комплексам [Семенов-Тянь-Шанский, 1936; Крыжановский, 1965;

Медведев, 1968; Черней, 2005 и др.] (табл. 1).

Указанные зоогеографические комплексы можно подразделить на две группы (табл. 2): средиземноморские и европейские виды. Группы по количеству видов неравные. В группу европейских видов входит больше видов, чем в группу средиземноморских.

Большую долю средиземноморских биогеографических элементов имеют Черноморский заповедник (29.6%) и “Провальская степь” (20.1%). Особенностью средиземноморской группы является наличие эндемиков Крыма и причерноморской степной зоны. Это эндемичные для Украины виды балкано-малоазиатского происхождения *P. borysthenticus* и *P. cimmerius znoikoi*, которые встречаются на исследуемых территориях только в Черноморском заповеднике.

Исходя из характера ареалов, можно констатировать, что в европейской группе значительная часть видов с широким типом ареалов, доля которых в степных заповедниках уменьшается с севера на юг. Это европейско-сибирские и европейско-казахстанские виды. Много также юговосточно-европейских видов.

Многие виды жуков-чернотелок степной зоны Украины, находящиеся на границах своих ареалов, редки, легко уязвимы и исчезают в первую очередь при антропогенном нарушении экосистем.

Экологические особенности. По биотопической приуроченности жуки-чернотелки подразделены на 6 групп: политопный, лугово-степной,

Таблица 3. Соотношение экологических групп в фаунистических комплексах чернотелок заповедников степной зоны Украины.

Table 3. The ratio of ecological groups in darkling beetles faunistic complexes of steppe nature reserves of Ukraine.

Биотопические группы	Украинский степной заповедник / Ukrainian steppe reserve				Луганский заповедник / Luganskiy reserve				Заповедник Аскания-Нова / Askania-Nova reserve		ЧГБЗ ПЛСТ		Всего / Total	
	ХС		КМ		ПС		СС							
	S	%	S	%	S	%	S	%	S	%	S	%	S	%
Мезофильная и мезоксерофильная группа/Mesophil and meso-xerophil groups														
пт	1	6.3	2	12.5	1	6.7	1	7.1	2	9.5	2	7.4	2	6.1
лус	6	37.5	7	43.7	6	40	6	42.9	8	38.1	9	33.4	10	30.3
лг	–	–	–	–	1	6.7	–	–	1	4.8	2	7.4	2	6.1
Итого/Sum		43.8		56.2		53.4		50		52.4		48.2		42.5
Ксерофильная и гемиксерофильная группа/Xerophil and hemixerophil groups														
ст	7	43.7	5	31.3	5	33.3	5	35.7	8	38.1	8	29.6	12	36.3
гс	–	–	–	–	–	–	–	–	1	4.8	–	–	1	3
пс	2	12.5	2	12.5	2	13.3	2	14.3	1	4.8	6	22.2	6	18.2
Итого/Sum		56.2		43.8		46.6		50		47.6		51.8		57.5
Всего/Total	16	100	16	100	15	100	14	100	21	100	27	100	33	100

Примечание. S – число видов. Расшифровка сокращений по биотопической приуроченности и названиям заповедных участков дана в таблице 1.

лугово-галофильный, степной, горно-степной и псаммофильный (табл. 3). Предпочтение видом того или иного биотопа предполагает соответствующее отношение его к температуре и влаге биотопа. Влажность вместе с температурой являются одним из главных факторов среды, влияющих на распространение насекомых в различных климатических зонах и элементах рельефа [Медведев, 1954, 1957]. По личному опыту и литературным данным, изучение распространения видов по всей территории Украины, согласно правилу зональной смены “стаций” [Бей-Биенко, 1959, 1966], позволяет делать достаточно верные выводы. К лугово-степным видам отнесены жуки, имеющие широкий спектр предпочтений почвенно-растительных условий обитания от настоящих до луговых степей и даже редколесий. Это виды обычно с широкозональным типом распространения. Как видно из таблицы 3, соотношение видов с различными экологическими требованиями на всех заповедных территориях почти одинаково. И лишь в “Каменных могилах” доля лугово-степных и полупустынных видов, в “Хомутовской степи” и “Аскания-Нова” степных видов, а в Черноморском заповеднике псаммофильных видов несколько больше, чем в других заповедниках. Соответственно, это наиболее мезофитные и ксерофитные участки заповедной степи. Степные гемиксерофильные и ксерофильные виды составляют не менее трети фауны, а в сочетании с лугово-степными представителями явно преобладают по числу видов на всех исследованных участках.

Сходство фаун. Как показала оценка сходства (по Жаккару) видового состава жуков-чернотелок (табл. 4), во всех парах сравнений отмечены высокие

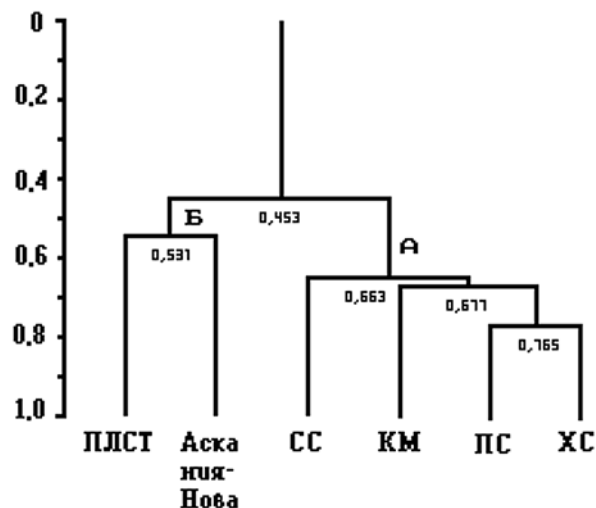


Рис. 1. Дендрограмма сходства (Q_{xy}) степных фаунистических комплексов жуков-чернотелок по данным табл. 4 (метод объединения – UPGMA). Расшифровка сокращений названий заповедных степных участков дана в таблице 1.

Fig. 1. Dendrogram of similarity (Q_{xy}) of darkling beetles steppe faunistic complexes on data of the table 4 (method of amalgamation – UPGMA). The interpreter of abbreviations of names of forbidden steppe localities are in table 1.

Примечание. Расшифровка сокращений названий заповедных участков дана в таблице 1. Достоверность: ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$.

индексы сходства $Q_{xy} > 0.5$, т.е. больше 50% сходства списков локальных фаун. И только в нескольких случаях значение индекса сходства было меньше ($Q_{xy} = 0.32-0.48$), что связано, в основном, со степными участками Черноморского заповедника. Отличия в фауне исследуемых участков – формирование разных комбинаций общих для всех них списков видов. Исключение составляют участки Черноморского заповедника, где встречается 8 уникальных видов (см. выше).

В результате анализа структуры сходства степных участков по составу фауны выявлено 2 кластера на уровне $Q_{xy} = 0.5$ (рис. 1). Наибольшее сходство обнаружено между “Хомутовской степью” и “Провальской степью” ($Q_{xy} = 0.77$). С ними также имеют высокую связь фауны заповедников “Каменные могилы” и “Стрельцовская степь” ($Q_{xy} > 0.66$). Это и есть первая группа объединения (А).

Вторая группа (Б) – степи Черноморского заповедника и заповедника “Аскания-Нова” ($Q_{xy} = 0.53$). Эта группа степных территорий наиболее удалена от первой группы и охватывает почти 94% исследуемой фауны.

Оценка оригинальности локальных фаун (табл. 4) проводилась с помощью таксономического отношения Смирнова [1969]. Здесь оригинальность определяется долей видов, которые отсутствуют или редки в других списках. Наибольшая оригинальность видового состава жуков-чернотелок отмечена в Черноморском заповеднике ($t_{xx} = 2.354$) и заповеднике “Аскания-Нова” ($t_{xx} = 1.189$).

Анализ наибольшего сходства также показал, что локальные фауны заповедников “Каменных могил”, “Провальской степи” и “Стрельцовской степи” в той или иной степени связаны с фауной “Хомутовской степи” (табл. 4; рис. 1). Плакорная степная фауна заповедника “Аскания-Нова” наиболее связана с фауной “Каменных могил”. А фауна интразональных песчаных и лугово-галофильных биотопов Черноморского заповедника оказалась наиболее близкой к таковой заповедника “Аскания-Нова”. Приазовские степи (“Хомутовская степь” и “Каменные могилы”) представляют собой типичную плакорную степную фауну жуков-чернотелок.

Обсуждение

Так как территория степной зоны Украины распахана на 80%, то оставшиеся очаги степной фауны сконцентрированы в основном в заповедниках. Анализ видового состава жуков-чернотелок степных заповедников Украины показал обедненность юго-восточного региона. Это можно объяснить и слабой изученностью (многолетние стационарные исследования там не проводились), и географическим положением, и малой площадью, и историей прошлых геологических эпох. Однако главным фактором все же является антропогенный. Многие виды перешли в разряд редких даже на заповедных территориях.

Для понимания динамики биологических процессов необходимы не спорадические исследования, а непрерывные. Тем более в степных экосистемах, которые выделяются крайним непостоянством видового разнообразия, численности и биомассы

[Мордкович, 1982]. В отдельные годы численность того или иного вида может быть настолько низкой, что во время исследований он может быть не обнаружен.

Современные данные и расчеты показали, что жуки-чернотелки Приазовских степей являются "эталоном" типичной фауны плакорной степи Украины. Наибольшим видовым богатством и разнообразием

отличается песчаная степь вместе с лугостепными участками Черноморского заповедника (27 видов, $H' = 4.06$). Возможно, в плейстоцене [Черней, 2005] именно в таких степных почвенно-растительных условиях происходило формирование фауны жуков-чернотелок.

В настоящее время продолжается разрушение зональных фаунистических комплексов и особенно

Таблица 4. Межфаунистическое сходство (Q_{ij}) и оригинальность (t_{ij}) видового состава чернотелок степных заповедников Украины.

Table 4. Interspecific similarity (Q_{ij}) and originality (t_{ij}) of darkling beetles fauna of steppe natural reserves of Ukraine.

Заповедные участки / Reserve places	Заповедник					ПЛАСТ
	ХС	КМ	ПС	СС	Аскания-Нова / Askania-Nova reserve	
ХС	1.000	0.722**	0.765**	0.706**	0.480	0.355
КМ	0.722**	1.000	0.632**	0.667**	0.583*	0.483
ПС	0.765**	0.632**	1.000	0.611**	0.542*	0.448
СС	0.706**	0.667**	0.611**	1.000	0.500	0.323
Аскания-Нова	0.480	0.583*	0.542*	0.500	1.000	0.534*
ПЛАСТ	0.355	0.483	0.448	0.323	0.534*	1.000
Оригинальность	0.647	0.462	0.520	0.831	1.189	2.354

степных. Оставшиеся степные заповедники не могут в полной мере восстановить бывшее разнообразие фауны, так как площадь их ничтожна по отношению ко всей степной зоне Украины.

Литература

- Бей-Биенко Г.Я. 1959. Принцип смены стадий и проблема начальной дивергенции видов // Журнал общей биологии. 20(5): 351–358.
- Бей-Биенко Г.Я. 1966. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журнал общей биологии. 27(1): 5–21.
- Бызова Ю.Б., Гиляров М.С. 1956. Почвообитающие личинки чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) // Зоол. журнал. 35(10): 1493–1509.
- Зелинская Л.М. 1977. К изучению фауны некоторых групп насекомых Черноморского заповедника // Вестник зоологии. 2: 67–75.
- Зелинская Л.М. 1992. Состав и структура комплексов напочвенных беспозвоночных в основных биотопах Ивано-Рыбальчанского участка Черноморского заповедника // Природные комплексы Черноморского государственного биосферного заповедника. Киев: Наукова думка: 91–99.
- Емельянов И.Г. 1999. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. Киев: Международный Соломонов университет. 168 с.
- Крыжановский О.А. 1965. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.–Л.: Наука. 419 с.
- Медведев Г.С. 1968. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae). Подсемейство Opatrinae. Трибы Platynotini, Dendarini, Pedini, Dissonomini, Pachypterini, Opatrini (часть) и Heterotarini // Фауна СССР. Т. 19. Вып. 2. Л.: Наука. 285 с.
- Медведев С.И. 1928. Энтомофауна Асканийской целинной степи // Степной заповедник «Чапли» – Аскания-Нова. М.–Л.: Гос. изд-во. С. 195–209.
- Медведев С.И. 1954. Особенности распространения некоторых экологических форм насекомых в различных ландшафтно-экологических зонах Украины // Зоол. журнал. 33(6): 1245–1263.
- Медведев С.И. 1957. Опыт эколого-зоогеографического районирования Украины на основе изучения энтомофауны // Труды научно-исследовательского института биологии и биологического факультета ХГУ. Харьков. 2: 5–26.
- Мордкович В.Г. 1982. Степные экосистемы. Новосибирск: Наука. 208 с.
- Набоженко М.В. 1999. Ландшафтно-экологическая характеристика и общие закономерности распределения жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) на юге России // Известия Харьковского энтомологического общества. 7(2): 40–54.
- Набоженко М.В. 2001. О системе жуков-чернотелок трибы Helopini и обзор родов Nalassus Mulsant и Odocnemis Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) Европейской части СНГ и Кавказа // Энтомол. обозрение. 80(3): 627–668.
- Набоженко М.В. 2004. Жуки-чернотелки трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) в коллекции Э.Э. Баллиона (Сообщение 1. Подтриба Cyllindronotina) // Известия Музейного Фонда им. А.А. Браунера. 1(3–4): 1–6.
- Ніточко М.І. 2004. Чорнотілки (Coleoptera, Tenebrionidae) як характерний елемент герпетобіотної мезофауни Чорноморського біосферного заповідника // Сучасні проблеми зоологічної науки: Матер. Всеукр. наук. конф. Київ-Канів: КНУ: 132–134.
- Оглоблин Д.А., Колобова А.Н. 1927. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) и их личинки, вредящие полеводству // Труды Подтавской с.-х. опытной станции, энтомологический отдел. 15(61): 1–60.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 384 с.
- Петрусенко С.В., Петрусенко О.А., Михалевич О.А. 1980. Гіротермічні угруповання зоокомпонентів ґрунту та рослинного опаду в степових екосистемах // Вісник Київського університету. Біологія. 22: 90–96.
- Рейхардт А.Н. 1936. Жуки-чернотелки трибы Opatrini Палеарктической области. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 223 с.
- Савченко Е.Ю. 2005. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) заповідних територій юго-востока України // Загальна і прикладна ентомологія в Україні: Тези доп. наук. ентомол. конф. Львів: 188–189.
- Семенов-Тян-Шанский А.П. 1936. Пределы и зоогеографические подразделения палеарктической области для наземных

- сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 15 с.
- Смирнов Е.С. 1969. Таксономический анализ. М.: Изд-во Москов. ун-та. 197 с.
- Хоменко В.Н., Петрусенко А.А., Жежерин И.В. 1988. Состав почвенно-подстилочной мезофауны асканийской целинной степи. Киев. 56 с. (Препр./АН УССР. Ин-т зоологии; 88.3).
- Черней А.С., Надворный Ю.В. 1994. Экологические группы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) степи Украины // Вестн. зоологии. 4–5: 65–72.
- Черней А.С. 2005. Жуки-чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae) // Фауна Украины. Т. 19. Вып. 10. Киев: Наукова Думка. 432 с.
- Черней А.С., Федоренко В.П. 2006. Определитель жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) фауны Украины (имаго, личинки, куколки). Киев: «Колобiг». 248 с.
- Allard E. 1880. Essai de classification des Blapsides de l'ancien monde. 1^{re} partie // Annales de la Société Entomologique de France (5) 10: 269–320.
- Fischer von Waldheim G. 1823. Entomographie de la Russie [Entomographia Imperii Russici]. Vol. II. Mosquae: Augusti Semen typographi Acad. Caes. medico-chir., xx + 264 p., 40 pls.
- Krynicky J. 1832. Enumeratio Coleopterorum Rossiae meridionalis et praecipue in Universitatis in Caesareae Charccoviensis circulo obvenientium, quae annorum 1827–1831 spatio observavit // Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. 5: 62–179.
- Reitter E. 1901. Bestimmungs-Tabelle der Tenebrioniden-Abtheilungen: Tentyrini und Adelostomini aus Europa und den angrenzenden Länder // Verhandlungen des Naturforschendes Vereines in Brünn. (1900–1901). 39: 82–197.
- Reitter E. 1915. Bestimmungs-Tabelle der echten Pimeliiden aus der paläarktischen Fauna // Wiener Entomologische Zeitung. 34: 1–63.
- Reitter E. 1922a. Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. H. 92. Tenebrionidae. 16. Teil: Unterfamilie Helopina, I // Wien. Ent. Zeitung. 39: 1–44.
- Reitter E. 1922b. Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. H. 93. Tenebrionidae. 17. Teil: Unterfamilie Helopina, II // Wien Ent. Zeitung. 39: 113–171.
- Seidlitz G., von. 1893–1898. Tenebrionidae. P. 201–400, March 1893, p. 401–608 May 1894, p. 609–800, September 1896, p. 801–877, September 1898 // Kiesenwetter H., von., Seidlitz G., von.: Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Erste Abteilung Coleoptera. Fünfter Band. Erste Hälfte. Berlin, Nicolaische Verlags-Buchhandlung, xxviii + 877 p.

References

- Allard E. 1880. Essai de classification des Blapsides de l'ancien monde. Iepartie. *Annales de la Societe Entomologique de France*. 5(10): 269–320.
- Bey-Bienko G.Ya. 1959. The principle of succession of habitats and problem of initial divergence of species. *Zhurnal obshchey biologii*. 20(5): 351–358 (in Russian).
- Bey-Bienko G.Ya. Changing of habitats by terrestrial organisms as biological principle. *Zhurnal obshchey biologii*. 27(1): 5–21 (in Russian).
- Byzova Yu.B., Gilyarov M.S. 1956. Terricolous larvae of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae). *Zoologicheskii zhurnal*. 35(10): 1493–1509 (in Russian).
- Cherney L.S. 2005. Fauna Ukrainy. Tom 19. Zhuki. Vyp. 10. Zhuki-chernotelki (Coleoptera, Tenebrionidae) [Fauna of Ukraine. Vol. 19. Beetles. Iss. 10. Darkling-beetles (Coleoptera, Tenebrionidae)]. Kiev: Naukova Dumka. 431 p. (in Russian).
- Cherney L.S., Fedorenko V.P. 2006. Opredelitel' zhukov-chernotelok (Coleoptera, Tenebrionidae) fauny Ukrainy (imago, lichinki, kukolki) [Key of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of fauna of Ukraine (imago, larvae, pupae)]. Kiev: Kolobig. 248 p. (in Russian).
- Cherney L.S., Nadvornyy Yu.V. 1994. Ecological groups of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of steppe of Ukraine. *Vestnik zoology*. 4–5: 65–72 (in Russian).
- Emelyanov I.G. 1999. Raznoobrazie i ego rol' v funktsional'noy ustoychivosti i evolyutsii ekosistem [Diversity and its role in functional stability and evolution of ecosystems]. Kiev: The International Solomon University. 168 p. (in Russian).
- Fischer von Waldheim G. 1823. Entomographie de la Russie [Entomographia Imperii Russici]. Vol. II. Mosquae: Augusti Semen typographi Acad. Caes. medico-chir., xx + 264 p., 40 pls.
- Khomenko V.H., Petpusenko A.A., Zhezhepin I.V. 1988. Sostav pochvenno-podstilochnoy mezofauny askaniyskoy tselinnoy stepi [The composition of the soil and litter macrofauna virgin steppe of Askania. (Preprint, Academy of Sciences of Ukrainian SSR, Institute of zoology; 88.3). Kiev. 56 p. (in Russian)].
- Krynicky J. 1832. Enumeratio Coleopterorum Rossiae meridionalis et praecipue in Universitatis in Caesareae Charccoviensis circulo obvenientium, quae annorum 1827–1831 spatio observavit. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. 5: 62–179.
- Kryzhanovskiy O.L. 1965. Sostav i proiskhozhdenie nazemnoy fauny Sredney Azii [Composition and origin of terrestrial fauna of Central Asia]. Moscow – Leningrad: Nauka. 419 p. (in Russian).
- Medvedev G.S. 1968. Fauna SSSR. Zhestkokrylye. T. 19. Vyp. 2. Zhuki-chernotelki (Tenebrionidae). Podsemeystvo Opatrinae. Tribi Platynotini, Dendarini, Pedinini, Dissonomini, Pachypterini, Opatrini (chast') i Heterotarsini [Fauna of the USSR. Beetles. Vol. 19. Iss. 2. Darkling beetles (Tenebrionidae). Subfamily Opatrinae. Tribes Platynotini, Dendarini, Pedinini, Dissonomini, Pachypterini, Opatrini (part) and Heterotarsini]. Leningrad: Nauka. 285 p. (in Russian).
- Medvedev S.I. 1928. Entomofauna of virgin steppe of Askania. In: Stepnoy zapovednik "Chapli" – Askaniya-Nova [Steppe Reserve "Chapli" – Askania Nova]. Leningrad: State Publishing House: 195–209 (in Russian).
- Medvedev S.I. 1954. Features of distribution of some ecological forms of insects in different landscape-ecological zones of Ukraine. *Zoologicheskii zhurnal*. 33(6): 1245–1263 (in Russian).
- Medvedev S.I. 1957. Experience of ecogeographical zoning of Ukraine on the basis of studying of entomofauna. *Trudy nauchno-issledovatel'skogo instituta biologii i biologicheskogo fakul'teta KhGU*. 2: 5–26 (in Russian).
- Mordkovich V.G. 1982. Stepnye ekosistemy [Steppe ecosystems]. Novosibirsk: Nauka. 208 p. (in Russian).
- Nabozhenko M.V. 1999. Landscape-ecological characteristics and common regularities of the darkling-beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) fauna distribution in Southern Russia. *Izvestia Kharkovskogo entomologicheskogo obshchestva*. 7: 40–54 (in Russian).
- Nabozhenko M.V. 2001. On the classification of the tenebrionid tribe Helopini, with a review of genera *Nalassus* Mulsant and *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) of the European part of the CIS and the Caucasus. *Entomologicheskoe Obozrenie*. 80: 627–668 (in Russian; English translation: *Entomological Review*. 81: 909–942).
- Nabozhenko M.V. 2004. Darkling-beetles of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) in the collection of E.E. Ballion (Part 1. Subtribe Cylindronotina). *Izvestiya Muzeinogo Fonda im. A.A. Brauner*. 1(3–4): 1–6 (in Russian).
- Nitochko M.I. 2004. Darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) as a characteristic element of herpetobiont mesofauna of Black Sea Biosphere Reserve. In: Suchasni problemy zoologichnoi nauky: Vseukrai'ns'ka naukova konferenciya "Naukovi chytannja, prysvjachenii 170-richchju zasnuvannja kafedry zoologii" ta 100-richchju z dnja narodzhennja profesora O.B. Kistjakivskogo" [Modern problems of zoology: Ukrainian scientific conference "Scientific Readings dedicated to the 170th anniversary of the Department of Zoology and the 100th anniversary of the birth of Professor A.B. Kistjakivsky" (Kiev – Kanev, Ukraine, 16–18 September 2004)]. Kiev: Publishing center "Kiev University": 132–134 (in Ukrainian).
- Ogloblin D.A., Kolobova A.N. 1927. Darkling beetles (Tenebrionidae) and their larvae, harmful to agriculture. *Trudy Poltavskoy selskochozjaistvennoy opytnoj stantsii*. 61: 1–60 (in Russian).
- Pesenko Yu.A. 1982. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies]. Moscow: Nauka. 384 p. (in Russian).
- Petrusenko C.V., Petrusenko O.A., Myhalevych O.A. 1980. Hygrothermal groups of zoological components soil and plant litter in steppe ecosystems. *Visnyk Kyi'vs'kogo universytetu. Biologija*. 22: 90–96 (in Ukrainian).
- Reichardt A.N. 1936. Zhuki-chernotelki tribi Opatrini Palearkticheskoy oblasti [Darkling beetles of the tribe Opatrini of Palaearctic Region]. Moscow – Leningrad: Academy of Sciences of the USSR Publ. 223 p. (in Russian).
- Reitter E. 1901. Bestimmungs-Tabelle der Tenebrioniden-Abtheilungen: Tentyrini und Adelostomini aus Europa und den angrenzenden Landern. *Verhandlungen des Naturforschendes Vereines in Brünn*. 1900–1901. 39: 82–197.
- Reitter E. 1915. Bestimmungs-Tabelle der echten Pimeliiden aus der paläarktischen Fauna. *Wiener Entomologische Zeitung*. 34: 1–63.
- Reitter E. 1922a. Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. H. 92. Tenebrionidae. 16. Teil: Unterfamilie Helopina, I. *Wiener Entomologische Zeitung*. 39: 1–44.
- Reitter E. 1922b. Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren. H. 93. Tenebrionidae. 17. Teil: Unterfamilie Helopina, II. *Wiener Entomologische Zeitung*. 39: 113–171.
- Savchenko E.Yu. 2005. Darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of protected areas of South-Eastern Ukraine. In: Zagal'na i prykladna entomologija v Ukrai'ni: Tezy naukovoi konferencii, prysvjachenoi pam'jati chlena-korespondenta NAN Ukrai'ny, doktora biologichnyh nauk, profesora Volodymyra Gdal'jevycha Dolina [General and applied entomology in Ukraine: Abstracts of scientific conference dedicated to the memory of corresponding member of NAS of Ukraine, Doctor of Biological Sciences, Professor Vladimir Gdalevich Valley (Lvov, Ukraine, 15–19 August 2005)]. Lvov: 188–189 (in Ukrainian).
- Seidlitz G., von. 1893–1898. Tenebrionidae. P. 201–400, March 1893, p. 401–608 May 1894, p. 609–800, September 1896, p. 801–877, September 1898. In: Kiesenwetter H., von., Seidlitz G., von. *Naturgeschichte der Insecten Deutschlands*. Erste Abteilung Coleoptera. Funfter Band. Erste Hälfte. Berlin, Nicolaische Verlags-Buchhandlung, xxviii + 877 p.
- Semenov-Tjan-Shansky A.P. 1936. Predely i zoogeograficheskie podrazdeleniya palearkticheskoy oblasti dlya nazemnykh sukhopotnykh zhivotnykh na osnovanii geograficheskogo raspredeleniya zhestkokrylykh nasekomykh [Limits and zoogeographical division of the Palaearctic Region for terrestrial land animals on the basis of geographical distribution of Coleoptera]. Moscow – Leningrad: Academy of Sciences of the USSR Publ. 15 p. (in Russian).
- Smirnov E.S. 1969. Taksonomicheskii analiz [Taxonomic analysis]. Moscow: Moscow State University Publ. 197 p. (in Russian).
- Zelinskaya L.M. 1977. To the knowledge of fauna of some insect groups of Black Sea Reserve. *Vestnik zoologii*. 2: 67–75 (in Russian).
- Zelinskaya L.M. 1992. Composition and structures of complexes of soil invertebrates from main habitats of Ivano-Rybalchanskiy area of Black Sea Reserve. In: Prirodnye komplekсы Chernomorskogo gosudarstvennogo biosfernogo zapovednika [Natural complexes of Black State Biosphere Reserve]. Kiev: Naukova dumka: 91–99 (in Russian).