

УДК 595.76 (470.67)

**СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE)
АЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА В ДАГЕСТАНЕ**Ильина Е.В., Дагестанский научный центр РАН, Махачкала, Россия, carabus@list.ru

Альпийский пояс в высокогорьях Дагестана начинается на высоте 2500-2600 м и поднимается до высоты 3600-3700 м, где переходит в нивальный. Уровень нижней его границы зависит от климатических причин. В восточной наименее увлажняемой части Высокогорного района все природные зоны смещены на 100-200 метров к вершинам хребтов, что связано с увеличением к востоку сухости воздуха. Смещена и нижняя граница альпийской зоны. Однако вертикальное простираение зоны на всех участках примерно одинаково. Принято выделять (Гурлев, 1972) нижний альпийский подпояс (альпийские луга и ковры) и верхний (субнивный), который некоторые исследователи считают самостоятельной зоной (Прима, 1976).

Наибольшие высоты находятся в Дагестане не на Водораздельном хребте, а в пределах Бокового хребта. И только как исключение самая высокая вершина Восточного Кавказа — гора Базардюзю (4466 м) находится на водоразделе, в общем не превышающем в пределах Дагестана 3700 м. Боковые хребты, имевшие в прошлом направление, согласно с Водораздельным хребтом, ныне расчленены эрозией четырех Койсу до такой степени, что представляют собою в юго-западной части Дагестана совершенно отдельные высокогорные массивы с общим направлением хребтов, перпендикулярным Большому Кавказу. Массивы эти: Богосский, Нукатль, Шалиб — имеют много отрогов и разветвлений, расчленение которых продолжается деятельностью притоков главных рек. По мнению И.С. Щукина, Н.А. Гвоздецкого и других исследователей, Боковой хребет восточной половины Кавказа является прямым продолжением водораздела западной половины. Свое первоначальное направление Боковой хребет сохранил в юго-восточной части Дагестана (бассейн Самура) в виде массива Дюльтыдаг и Самурского хребта с его параллельными отрогами (рис. 1).

Характерные гляциально-нивные формы рельефа в Дагестане наблюдаются крайне редко, так как современное оледенение незначительно, а древние формы почти не сохранились по причине легкой разрушаемости сланцевых пород, слагающих высокогорья Бокового и Водораздельного хребтов (Гурлев, 1972).

Все современные ледники располагаются на вершинах Бокового хребта. Исключение составляют только ледник Базардюзю (4480 м) и небольшой ледник на горе Гутон (3646 м), входящие в цепь Водораздельного хребта. Площадь всех ледников в Дагестане в 1943 г. равнялась 78 квадратным километрам (Гюль и др., 1959). По сведениям О.М. Знаменской (1936) в середине прошлого века она была почти вдвое больше современной, а площадь крупнейшего скопления ледников на Богосском массиве сократилась за 50 лет с 20 до 14 км², в основном за счет стайвания льда на склонах юго-восточной экспозиции.

Климат нивальной зоны определяет верхнюю границу возможного существования органической жизни. Наиболее активное таяние льда и снега происходит в августе, когда при ясном небе и отсутствии туманов сильно возрастают температуры в дневные часы. Выше 3600-3700 м снега и льды никогда не стаивают, а по мере накопления сползают по склонам гор вниз.

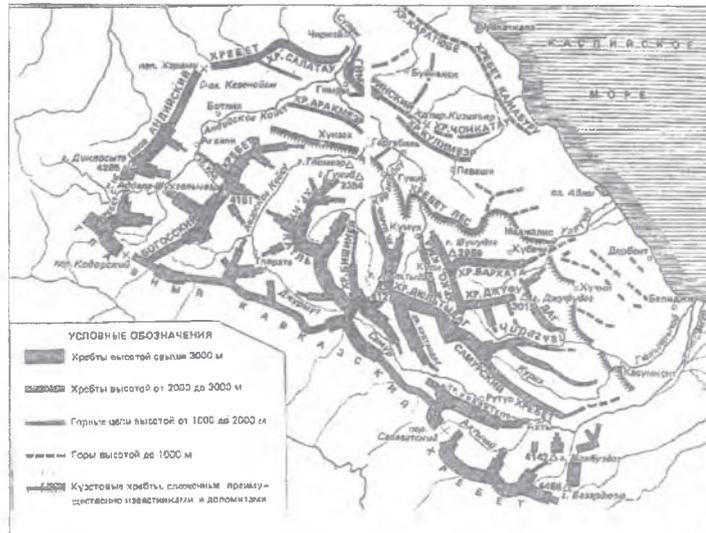


Рис. 1. Орография горного Дагестана (Ахмедханов, 1988)

Альпийский пояс населен бедной, но очень своеобразной фауной. Настоящая работа посвящена комплексам жуужелиц альпийского пояса.

Альпийская фауна жуужелиц может быть разделена на два компонента: зональный и азональный. Первый характерен для плакорных слабонаклонных участков рельефа с атмосферным увлажнением; второй - для более резких форм (формирование которых связано с перераспределением атмосферной влаги на поверхности земли). Для каждого из них характерен свой набор жизненных форм.

Зональная фауна. Собственно зональное "лицо" местности выражают плакорные группировки растительности, почв и животного населения, соответствующие более или менее горизонтальным или слабонаклонным водораздельным участкам, на которых гидротермический режим адекватен климатическим условиям данной зоны (Чернов, 1975). При выделении основных группировок зональной фауны жуужелиц мы берем за основу различные местообитания. При этом использовалась классификация жизненных форм жуужелиц, предложенная И.Х. Шаровой (1981).

На плакоре встречаются: 1) эпигеобионты - летающие виды рода *Cicindela* (*C. desertorum*, *C. monticola*) и крупные ходящие из рода *Carabus* (*C. (Pachycarabus) staehtlii*, *C. (Lamprostus) chaudiereiellus Deuve*); 2) стратобионты - настоящие с абакоидным телом и бегательными ногами (*Amara municipalis*, *A. morio*, *A. bifrons* и *Calathus melanocephalus*) и зарывающиеся, с выпуклым цилиндрическим телом и сильными ногами (*Zabrus morio*, *Pterostichus fomicatus*, *P.goriensis telavense*, *Harpalus alpivagus*, *H. cisteloides schouberti*).

Азональная фауна. Азональные группировки характерны для таких форм рельефа, как поймы рек и ручьев, эродированные склоны, овраги, ложины, а также понижения, занятые болотцами и снежниками, имеющие иной режим увлажнения по сравнению с плакором. Группировки растений и животных, населяющие такие участки, резко отличаются от плакорных группировок.

Конечно, разделение фауны на зональную и азональную в некоторой степени условно и не всегда резко выражено. Например, в верхней части альпийского пояса

азональные черты доминируют и в определенном смысле становятся зональными, что затрудняет анализ населения жужелиц в этом отношении. Тем не менее, только понятие аazonальности позволяет адекватно отразить экологические особенности многих видов.

И.А. Белоусов (Белоусов, 1988) выделяет в аazonальной фауне жужелиц альпийского пояса Кавказа 4 основные экологические группы жужелиц: реофилы (условно называемые так по аналогии с водными организмами) - обитатели литорали рек и ручьев; (условные также) стагнофилы, населяющие берега стоячих вод и заболоченные участки; субнивалы, живущие по краям фирновых снегов, и петробиионты, связанные с каменными осыпями. Эта схема взята за основу при выделении основных экологических групп в аazonальной фауне альпийского пояса горного Дагестана.

1. Обитатели берегов быстротекущих вод (реофилы). Большинство реофилов альпийского пояса представлено обитателями галечников по берегам рек и ручьев: мелкими жужелицами рода *Bembidion* (из подродов *Ocydromus*: *B. saxatile*, *B. sevanense asiorum* и *Bembidionetolitzkya*: *B. cyaneum*, *B. relictum*, *B. kartalinicum*); жужелицами средних размеров из родов *Nebria* (*N. nigerrima*, *N. verticalis*). Обитая в узкой полосе смачиваемого водой каменистого субстрата, жужелицы находятся в очень контрастных условиях существования (холодная вода, инсоляция, высокая влажность). Приспособление к подобным условиям отразилось на облике жужелиц. Тело у них уплощено. Мелкие виды очень активны, металлически окрашены, способны к полету - эти черты характерны для бегающих эпигеобиионтов. Виды *Nebria* - среднего размера, напротив, темноокрашены, с длинными конечностями и мягкими покровами, чем сходны с подстилочными формами, ведут более скрытый образ жизни внутри субстрата.

2. Обитатели берегов стоячих вод, заболоченных плакорных участков (стагнофилы). Увлажненные и заболоченные стации в альпийском поясе чаще всего можно встретить на выровненных элементах рельефа (плато, пологих склонах, террасах). Для них характерны виды родов *Notiophylus* (*N. aquaticus*, *N. aestuans*), *Nebria* (*N. shlegelmilchi*), *Bembidion* (*B. rugiceps*), *Agonum* (*A. rugicolle*, *A. sahlbergi*). Характерные черты: все они (кроме *N. shlegelmilchi*) - хищники, активные днем, металлически окрашенные, с крупными глазами, цилиндрическим телом и бегательными ногами (эпигеобиионты бегающие по И.Х. Шаровой). Как правило, это мелкие виды, отчасти с этим связана их привязанность к влажным местам (маленькое тело сильнее испаряет влагу, поэтому жизнь на поверхности возможна только во влажных местах). Ведя активный образ жизни на поверхности, они подвержены инсоляции (металлическая окраска) и вынуждены использовать полет, либо искать убежища в подстилке. *N. shlegelmilchi* по образу жизни представляет переход между стагнофилами и плакорными стратобиионтами.

3. Обитатели участков вблизи тающих снежников - аднивальные виды. В этой группе можно выделить две четко различающиеся подгруппы. Во-первых, это очень близкие к стагнофилам обитатели увлажненных участков, образующихся вокруг тающих снежников на выровненных формах рельефа, приуроченных к верхним поясам гор. Наиболее обычен и многочислен *Bembidion rugiceps*, реже встречаются *B. caucasicum*, *B. abchasicum* и *B. armeniacum*; здесь же можно встретить *Agonum rugicolle* и *Amara municipalis*. Для них характерны общие с предыдущими внешние признаки мелких эпигеобиионтов - это крылатые хищники, активные днем, пигментированные, с выпуклыми глазами и бегательными ногами.

Во-вторых, аднивальный образ жизни ведут и другие виды, такие как представители рода *Deltomerus*, *Nebria tenella saridaghensis*, многие высокогорные *Trechus* (*T. komarovi*, *T. thaleri*, *T. nivicola*, *T. abdurakhmanovi*, *T. kataevi kataevi*, *T. k. nukatli*, *T. lutschniki*, *T. schakhensis*), *Amara subdepressa* и другие, не относящиеся к стагнофильному комплексу. Это гигропетрофилы, близкие к реофилам по предпочтению

отмытого медленно текущими талыми водами каменистого субстрата; они внешне отличаются - уплощенные, депигментированные, бескрылые, с округлыми плечами, удлинненными конечностями и частично редуцированными глазами - особенности, связанные со скрытым в субстрате образом жизни.

4. Обитатели каменных осыпей (петробиионты). Представители этой группы, как правило, мезофилы либо гигрофилы. В альпийском поясе это среднего размера и крупные жужелицы из родов *Carabus* (*C. macropus*, *C. planipennis*, *C. fausti*, *C. (Cechenochilus) boeberi aequaliceps* и *C. (C.) boeberi schakhensis*), *Pterostichus* (*P. ordinatus kacheticus*, *P. nivicola*, *P. (Ortoplatysma) daghestanicum*), *Nebria* (*N. motschulskyi*). Все они представлены характерными жизненными формами с уплощенным телом, длинными конечностями, темной окраской. К этой группе очень близки вышеупомянутые гигропетрофилы, их можно считать наиболее специализированными обитателями увлажненных каменных осыпей.

РАЗЛИЧИЕ АЛЬПИЙСКИХ КОМПЛЕКСОВ ЖУЖЕЛИЦ ЗАПАДНОЙ И ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ДАГЕСТАНА

Мы видели, что разные виды размещаются по различным типам ландшафтов в соответствии со своими экологическими требованиями. В то же время можно наблюдать случаи, когда граница распространения вида не совпадает с границей ландшафта. Так, некоторые виды, обитающие в западной части Дагестана, не распространяются в восточный Дагестан, хотя подходящие для них биотопы есть и на востоке, а другие альпийские виды можно встретить во всех высокогорных районах.

Мы можем наблюдать два варианта расселения видов: когда один вид заменяется другим видом или подвидом, или когда вид имеет границу ареала внутри Дагестана, дальше которой он не распространяется. Приведем примеры для альпийских видов в Дагестане.

1. *Carabus planipennis* - *C. fausti*. Первый вид распространен в западной части горного Дагестана и восточнее Рутула замещается на второй.

2. *C. planipennis* - *C. planipennis abdurakhmanovi*. Последний замещает номинативный подвид на передовых хребтах - Снеговом, Андийском, Салатау.

3. *C. boeberi aequaliceps* - *C. boeberi schakhensis*. На большей части территории Дагестана обитает *C. b. aequaliceps*. Замещение происходит на крайнем востоке Главного хребта (гора Шахдаг - Ярыдаг), где живет *C. b. schakhensis*.

4. *C. chaudirotellus*. Вид обнаруживает большой разрыв в распространении: центральный Богос и гора Шалбуздаг в юго-восточном Дагестане.

5. Виды рода *Trechus* наиболее склонны к образованию локальных эндемичных таксонов, и картина замещения отражает пути их распространения в регионе.

Виды группы *maculicomis* - одна из наиболее древних ветвей рода в регионе, - распространяясь с запада на восток по Главному хребту, образовали следующие эндемичные виды: *T. komarovi* (Снеговой хребет), *T. maculicomis*, *T. nivicola* и *T. qaragelicus* (Главный хребет до Гутона), *T.sp1.* (Богосский хребет), *T. thalleri* (Шалбуздаг).

Виды группы *caucasicus* - также относительно древняя ветвь, оставившая в регионе обособленный вид *T. abdurakhmanovi* (Нукатль).

Наиболее мощная и относительно молодая ветвь представлена группой *fuscus*, проникшей с южного макросклона на северный, образующую на пути своего распространения в Дагестане ряд локальных эндемиков: *T. fuscus* (Снеговой хребет), *T.sp.4* (Андийский хребет), *T. kataevi* (Богос) и *T. kataevi nukatli* (Нукатль), *T.sp.3* (Джунфудаг), *T.sp.5* (Шунудаг), *T.sp.6* (верховья Самура), *T.sp.7* (северный склон Шалбуздага), *T. lutshniki* (Шалбуздаг, Алахундаг), *T. schakhensis* (Шахдаг) и *T. bogatshevi* (Бабадаг) (*T.sp.4,5,6,7* - по сообщению И.А. Белоусова).

6. Широко распространенный *B. saxatile* образует на территории Дагестана два подвида: *B.s. caesareum* (внутренний Дагестан) и *B.s. kuraschicum* (юго-восточные высокогорья).

7. В роде *Deltomerus*, также склонном образовывать локальные эндемичные таксоны, имеется ряд замещений, отражающих распространение видов с запада на восток. Группа *bogatshevi* - самая древняя ветвь среди дагестанских представителей рода, дала один вид на Богосе (*D. bogossicus*) и один вид с тремя подвидами в высокогорьях юго-восточного Дагестана (*D. bogatshevi*). Группа *fulvipes* - более молодая, представлена *D. tschetschenicus* (Снеговой хребет) и *D. kataevi* (Богос). Один вид из группы *intermedius* (*D. intermedius*) ограничен Снеговым хребтом.

8. Для рода *Pterostichus* известен ряд замещений. *P. ordinatus kacheticus*, обитающий на Боковом и Главном хребтах, к востоку замещается на *P. nivicola*; на Богосе, Нукатле, Бишинее они живут симпатрично. На передовых хребтах обитает *P. avaricus*.

9. *P. goriensis telavense* - *P. chydaeus tschetschenicus*: первый населяет западную часть Главного хребта в Дагестане и Богос, второй - передовые хребты до Сулака.

10. *Agonum sahlbergi* - найден только в юго-восточных высокогорьях (Шалбуздаг, Алахундаг).

Приведенные примеры говорят о том, что замещение таксонов, как правило, не связано с какими-либо географическими барьерами или со сменой ландшафта.

Замещающие таксоны, как правило, либо региональные локальные эндемики, сосредоточенные на востоке и юго-востоке Дагестана, либо виды, связанные родственными связями или происходящие из восточного Закавказья или даже запада Средней Азии. Из схемы выпадают лишь *Pterostichus nivicola* и *Agonum sahlbergi*, имеющие родственников на Тянь-Шане.

Современная картина распределения видов связана с историей формирования фауны отдельных территорий. Виды, слагающие фауну Дагестана, имеют разную историю происхождения и распространения. На формирование фауны горного Дагестана оказали влияние история развития рельефа, изменения климата, оледенения. Большую роль сыграли и автохтонные процессы, а также миграции из соседних регионов и вертикальных поясов. Таким образом, ареал вида является результатом совместного действия климатических, исторических, факторов, а также обусловлен биологическими особенностями вида, например, его стено- или эврибионтностью, способностью к расселению и т.п.

ЛИТЕРАТУРА

- Ахмедханов К.Э. Горный Дагестан. Очерки природы. Махачкала. Географическое общество РД, 1988. 198 с.
- Белоусов И.А. Структура комплексов жужелиц альпийской зоны Кавказа // Биологические ресурсы высокогорий. Мат. научной конф. Махачкала, 1988. С. 16-18.
- Гурлев И.А. Природные зоны Дагестана. Махачкала: Дагучпедгиз, 1972. 210 с.
- Гюль К.К., Власова С.В., Кисин И., Тертеров А.А. Физическая география ДАССР. Махачкала, 1959. 249 с.
- Знаменская О.Л. Оледенение Богосского хребта // Тр. 2-го Международного полярного года. 1936. Вып. 5. Кавказ.
- Прима В.М. Некоторые вопросы флорогенеза верхнеальпийской флоры восточного Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1976. С. 131-159.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222с.
- Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц. М.: Наука, 1981. 360 с.