

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ им. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

На правах рукописи

УДК 595.76(479)

АТАМУРАДОВ Хабибулла Ишчанович

ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА И ФОРМИРОВАНИЯ
КОЛЕОПТЕРОФАУНЫ ЮГО-ЗАПАДА СРЕДНЕЙ АЗИИ

(на примере семейств Carabidae, Elateridae,
Tenebrionidae, Curculionidae)

03.00.09 — Энтомология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

КИЕВ — 1994

7,27



00360391 (М)

Работа выполнена в Баденской
Туркменском обществе охраны природы

Научный консультант: член-корреспондент НАН Украины, доктор биологических наук, профессор В. Г. Долин

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор И. К. Лопатин

доктор биологических наук, профессор Г. С. Медведев

доктор биологических наук, профессор В. М. Бровдий.

Ведущее учреждение: Киевский Университет им. Т. Г. Шевченко.

Защита состоится . 14 . февраля 1994 г. в _____ часов

на заседании Специализированного совета Д 0.16.0.9.01. Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины (252601, Киев-30, ул. Б. Хмельницкого, 15).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института зоологии НАН Украины.

Автореферат разослан 13 . февраля 1994 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета,
кандидат биологических наук

В. В. ЗОЛотов

Актуальность исследования. Жесткокрылые семейств Carabidae, Elateridae, Tenebrionidae и Curculionidae — массовые представители фауны аридной зоны, составляющие важное звено в природном круговороте веществ и энергии, среди них много и вредных, и полезных насекомых. Исследования процессов становления и формирования отдельных фаун являются необходимым этапом в познании природы, а жесткокрылые насекомые, в связи с древностью их происхождения, экологическим разнообразием и широким распространением, могут быть удобным объектом для реконструкции генезиса энтомофауны.

Между тем, энтомофауна Средней Азии в целом, и особенно ее юго-западной части, на территории которой располагается Туркменистан, до сих пор остается слабо изученной. В полной мере это относится и к фауне и экологии жуков, щелкунов и долгоносиков — доминирующих семейств жесткокрылых, являющихся важнейшей составной частью биологического разнообразия региона. Основные закономерности структуры и происхождения наземной фауны Средней Азии были рассмотрены в монографическом исследовании О.Л.Крижановского (1965). Однако, за последние 30 лет накоплено много новых данных по фауне Средней Азии; изданы сводки по саранчовым (Orthoptera), чешуекрылым (Lepidoptera), энциртидам и муравьям (Hymenoptera), в которых на современном научном уровне исследованы и обобщены данные по фауне, биологии, экологии и зоогеографии этих групп насекомых на территории Туркменистана.

Назрела необходимость проведения ревизии колеоптерофауны Туркменистана, чтобы на ее основе составить обзор видов основных семейств жуков — жуков, щелкунов и долгоносиков, провести зоогеографический анализ и реконструировать генезис их фауны на юго-западе Средней Азии, соответствующие современному мировому уровню их изученности.

Необходимость решения указанных научных и практических вопросов и определяет актуальность проведенных исследований.

Цель и задачи исследования. Целью работы является установление основных этапов и особенностей формирования колеоптерофауны юго-запада Средней Азии на основе изучения видового состава, экологических и зоогеографических особенностей жесткокрылых насекомых самых крупных семейств — Carabidae, Elateridae, Tenebrionidae, Curculio-

nidae — и определения путей сохранения биологического разнообразия этого региона.

В процессе работы решались следующие основные задачи:

1. Ревизия видового состава жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Elateridae, Tenebrionidae, Curculionidae) юго-запада Средней Азии и его таксономический анализ.

2. Выявление путей становления и формирования колеоптерофауны исследуемого региона и сопредельных территорий на основе изучения палеогеографической истории формирования рельефа, климата, растительности и животного мира юго-запада Средней Азии.

3. Зоогеографический анализ фаунистических комплексов жесткокрылых.

4. Установление основных экологических группировок жуков.

5. Выяснение и уточнение современных центров многообразия видов жесткокрылых модельных семейств региона и сопредельных территорий с анализом вторичных центров формообразования.

6. Установление основных закономерностей происхождения и этапов формирования колеоптерофауны юго-запада Средней Азии в связи с фаунами других областей Средней, Центральной и Передней Азии, а также Средиземноморья.

7. Разработка мероприятий по сохранению биоразнообразия юго-запада Средней Азии на основе биоконтекстного подхода.

Научная новизна. Работа представляет собой первую сводку по доминирующим семействам жесткокрылых юго-запада Средней Азии, выполненную на основе многолетних исследований и полного регионального анализа их видового состава. Число видов 4 семейств жесткокрылых в фауне юго-запада Средней Азии увеличено до 1367, из них 111 видов указаны для региона впервые, 104 вида исключены из списков фауны, 174 вида приведены как локальные эндемики Туркменистана; 21 вид жуков-щелкунов описан как новые для науки, идентифицированы и описаны ранее неизвестные личинки 15 видов жесткокрылых (1 вид Carabidae, 14 — Elateridae), для 7 видов жесткокрылых установлен статус новых для науки.

В работе впервые:

— произведен зоогеографический анализ фауны с выделением типов ареалов на родовом и видовом уровнях;

— установлены экологические группировки жесткокрылых в ландшафтах юго-запада Средней Азии;

- выявлены или уточнены центры видового многообразия жесткокрылых, в том числе особенности происхождения эндемичных таксонов;
- определены закономерности формирования колеоптерофауны юго-запада Средней Азии и предпринята попытка реконструкции основных этапов ее генезиса в регионе;
- составлены определительные таблицы жуков-щелкунов фауны Туркменистана и их личинок;
- создан Банк данных о жужелицах (430 видов), щелкунах (87 видов), долгоносиках (490 видов) юго-запада Средней Азии с указанием их систематического положения, распределения по ландшафтам и природным районам, экологических группировок, типов ареалов;
- на основе биокompлексного подхода разработаны мероприятия по сохранению биоразнообразия юго-запада Средней Азии.

Теоретическая и практическая ценность. Результаты инвентаризации биологического разнообразия жесткокрылых юго-запада Средней Азии представляют научный интерес. Они могут найти применение при изучении пустынной и горной биоты или региона Средней Азии в целом. Проведенный зоогеографический анализ, реконструкция исторического развития жесткокрылых, результаты изучения биотопического распределения и особенностей формирования эндемичных таксонов аридного региона используются при чтении курсов по зоогеографии, экологии и охране природы в вузах Туркменистана. Практический интерес представляют материалы по биотопической приуроченности комплексов жесткокрылых как научная основа для прогнозирования воздействия антропогенных факторов на экосистемы и предотвращения нежелательных последствий этого воздействия. Предложенные мероприятия по охране редких и исчезающих видов насекомых в комплексе с другими животными и растениями юго-запада Средней Азии могут быть использованы при разработке долгосрочных программ в области охраны природы. Определительные таблицы жуков-щелкунов и их личинок позволят идентифицировать вредные и индифферентные виды фауны Туркменистана.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на Всесоюзном совещании о роли животных в функционировании экосистем (Москва, 1975), Республиканских конференциях молодых ученых Туркменистана (Ашхабад, 1978, 1980), УП, УШ Всесоюзных совещаниях по проблемам почвенной зоологии (Киев, 1981; Ашхабад, 1984), Всесоюзном совещании по современным проблемам географии экосистем (Москва, 1984), IX, X съездах Всесоюзного энтомологического общества (Киев, 1984;

Ленинград, 1989), I, III Всесоюзных карабидологических совещаниях (Махачкала, 1986; Кипшинов, 1990), Всесоюзном совещании по проблемам кадастра и учета животного мира (Уфа, 1989), Всесоюзной конференции по заповедникам СССР (Новгород, 1990), региональном семинаре по сохранению биологического разнообразия в Центрально-Азиатском регионе (Алматы, 1994). Диссертация апробирована на совместном семинаре отделов общей и прикладной энтомологии и систематики энтомофагов и экологических основ биометода Института зоологии НАН Украины (Киев, 1994), а также рекомендована к защите расширенным заседанием лабораторий общей энтомологии, агробиocenозов сельхозкультур, энтомофагов и биоповреждений Института зоологии АН Туркменистана, Туркменского энтомологического общества и Туркменского общества охраны природы (Ашгабат, 1994).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 41 работа, в том числе 1 монография (в соавторстве).

Структура и объем работы. Диссертация включает введение, 6 глав, выводы, список литературы и приложение. Основная часть диссертации состоит из 352 страниц машинописи, включая 16 таблиц и 14 рисунков. Список цитированной литературы содержит 433 работы, в том числе 82 на иностранных языках. В приложении, представленном на 84 страницах, приведены таблицы с Банком данных о жукилицах, щелкунах, долгоносиках юго-запада Средней Азии, составе жесткокрылых в экофаунах исследуемого региона на родовом уровне, индексом общности видового состава модельных групп жесткокрылых, в сравниваемых попарно экофаунах, а также монография: В.Г. Долин, Х.И. Атамуратов "Жуки-щелкуны (Elaterridae) Туркменистана". - Киев: Институт зоологии НАН Украины, 1994. - 177 с., 22,6 печ.л.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА I. КРАТКИЙ ОЧЕРК ИЗУЧЕНИЯ ФАУНЫ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ ЮГО-ЗАПАДА СРЕДНЕЙ АЗИИ

Анализ результатов разносторонних колектологических исследований, история которых насчитывает свыше 180 лет на территории Туркменистана (опубликован в виде отдельной работы (Атамуратов, 1992) и детально изложен в диссертации) и накопившиеся материалы позволяют приступить к изучению проблемы происхождения и эволюции как всей колектофауны региона в целом, так и входящих в ее состав фаунистических комплексов и отдельных экологических групп.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу работы положены сборы и наблюдения 1975–1993 г.г. Маршрутными и стационарными обследованиями были охвачены все основные ландшафты и природные районы Туркменистана, а также прилегающие территории Средней Азии – юго-восточный Узбекистан (Сурхандарьинский госзаповедник, подгорная полупустыня и низкогорья Пура-тау, Китабский перевал, лесные рощи Аккотана, окрестности Бухары и Самарканда) и юго-западный Таджикистан (Зеравшанский хребет). Всего проведено 23 специально снаряженных энтомологических экспедиций.

Стационарные исследования проводились во все сезоны в Бадхизе (1975–1982 г.г.) и Гяурском питомнике (1984–1989 г.г.). Кроме того, использованы энтомологические коллекции Зоологического института РАН, Зоомузея МГУ, Института зоологии НАН Украины, Института зоологии АН Туркменистана и Туркменского сельскохозяйственно-го института.

Для сбора материала применялись общепринятые методы (Гиляров, 1941; Шовен, 1971; Фасулати, 1971; Непесова, Атамурадов, 1988). Всего за время работы разнообразными методами было собрано и обработано более 50 тысяч жуков и около 2000 личинок жуков и щелкунов.

При сравнении видового состава жесткокрылых отдельных районов нами применялись математические модели сходства и взаимоотношений фауны по методикам, приведенным Ю.А.Песенко (1982). Для сравнительного анализа фауны Carabidae исследуемого региона использован Банк данных о жуках юго-востока Средней Азии (Михайлов, 1988), созданный в 1977 г. на ЭВМ БЭСМ-6 на базе пакета прикладных программ ФИЛ, который был перенесен на персональный компьютер УМ РС/XT СУБД в базе 111 в июне 1989 г. и любезно предоставлен нам администратором базы данных и редактором файлов А.Л.Лобановым.

В определении материалов оказали помощь М.Е.Тер-Минасян, О.Л.Крыжановский, Б.А.Коротяев, Б.М.Катаев; правильность определения растений региона проверена Т.Г.Гореловой.

Выражаю глубокую благодарность всем специалистам, коллективу Бадхизского госзаповедника и Туркменского общества охраны природы за помощь и постоянное содействие в выполнении исследований.

ГЛАВА 3. ПРИРОДНЫЕ И КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РЕГИОНА

В главе, основанной на литературных данных, приведено краткое описание рельефа, климата, почв и растительного покрова районов ис-

следования, имеющие важное значение для познания особенностей состава и характера распределения фаунистических комплексов.

ГЛАВА 4. ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ЛАНДШАФТА, КЛИМАТА, ФЛОРЫ И ФАУНЫ КТО-ЗАПАДА СРЕДНЕЙ АЗИИ

Процесс формирования фауны любого региона неразрывно связан с его геологической историей, генезисом растительности и изменениями климатических условий. От полноты представлений о динамике их изменений в конечном итоге зависит решение вопросов становления колеоптерофауны интересующей нас географической области Средней Азии.

К сожалению, по исследуемому региону нет прямых палеозоологических данных, которые свидетельствовали бы о характере и путях формирования колеоптерофауны в разные геологические периоды. Поэтому при реконструкции основных путей ее формирования на юго-западе Средней Азии нами использованы данные палеогеографии (Луппов, 1956; Силицын, 1962), палеоботаники (Криштофович, 1936; Василевская, 1949, 1957; Вахрамеев, 1964), палеоклиматологии (Силицын, 1965-1967, 1980; Ясмаханов, 1978), палеоэкологии (Коровин, 1934), палеонтологии млекопитающих и насекомых (Верещагин, Батиров, 1964; Пономаренко, 1969; Жерихин, 1978; Пономаренко, Жерихин, 1980; Ишунин, Тетухин, 1989), Зоогеографии палеогена Азии (1974), геологии Туркменистана (1957, 1984).

Бслед за О.Л.Крыжановским (1965) в качестве исходного момента мы рассматриваем верхнемеловую эпоху, несмотря на то, что первые примитивные жуки подотряда Archostemata описаны из нижней перми (Пономаренко, 1969), а жуки подотрядов Aderphaga и Polyphaga известны из Средней Азии (Мадиген, Каратау) с позднего триаса и юрского периода (Пономаренко, 1977).

В нижнерусскую и среднерусскую эпохи вся территория Средней Азии и Казахстана представляла собой сушу. Особенно отчетливо проявлялись различия в рельефе между западной и восточной частями Средней Азии и Казахстана. Западная часть, как и ныне, представляла равнину с редкими группами возвышений на месте Балхана, Туаркыра, Мангышлака и Султан-Унздага, а восточная была занята возвышенностями Тяньшаня и Казахстанского денудационного плато.

Однако морские трансгрессии неоднократно полностью или почти полностью перекрывали территорию региона. Последняя крупная трансгрессия моря датируется поздним мелом, когда вся Средняя Азия бы-

ла покрыта морем. В палеогене море затопляло самые низкие участки равнин, располагавшиеся в юго-западном Туркменистане и по окраинам массива Каракумов. Мангышлак, Туаркыр и Балханы представляли собой острова в этом море. В начале эоцена море уже охватывает значительную часть Каракумов и проникает в Кызылкумы. В среднем эоцене морской бассейн еще больше расширился и углубился. В нижнем олигоцене в Среднеазиатском море начинают возникать обширные отмели с группами островов. Перед средним олигоценом происходит энергичная регрессия, приведшая к осушению Каракумов, Кызылкумов, Приаралья и Приташкентского района. До конца олигоцена море удерживалось только в Западном Туркменистане. В связи со становлением Средней Азии как устойчивой суши в начале кайнозоя, подавляющее большинство исследователей генезиса флоры и фауны региона (Коровин, 1934; Вахрамеев, 1964; Крыжановский, 1965, 1990; и др.) считают начальной точкой формирования современной флоры и фауны границу позднего мела и палеогена. На рубеже мела и палеогена граница между биотопами мезофильного и ксерофильного типа проходила по территории Средней Азии, что и определило комплексный характер животного и растительного мира развивавшихся здесь ландшафтов. В главе на основании анализа литературных данных приведен детальный обзор истории развития рельефа, климата, флоры и фауны исследуемого региона, при этом особое внимание уделено факторам, играющим важную роль в формировании коелоптерофауны юго-запада Средней Азии (Atamuradov, 1994).

ГЛАВА 5. ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ

5.1 Аналитический обзор

Жесткокрылые насекомые юго-запада Средней Азии отличаются большим своеобразием вследствие их обитания в зоне контакта различных зоогеографических выделов, соседствующих с Туранской провинцией. Здесь, вдоль южной границы Туркменистана, для фауны характерны преимущественно средиземноморские, переднеазиатские, туранские и афгано-туркестанские горные элементы. В южном Туркменистане встречаются две основные надпровинции огромного биогеографического региона, а именно - Ирано-Туранская и Восточносредиземноморская. Особенности фауны региона являются отражением как современных фито-географических условий, так и кайнозойской геологической ис-

тории с раннего неогена, которая подробно изложена в главе 4 в диссертации.

Относительно возраста Арало-Каспийской низменности и происхождения ее биоты имеются две основные точки зрения. М.А. Мензбир (1914) считал, что пустыни Средней Азии геологически молоды, и их фауна сформировалась после плейстоценовой регрессии Арало-Каспийского бассейна за счет миграции сюда пустынных фаун (из Северной Африки и Передней Азии, а также из Центральной Азии). Его взгляды разделяли Б.К. Штегман (1938), Г.П. Дементьев (1952, 1958), М.В. Культиасов (1946, 1952). Другое мнение о том, что биоты пустынь и гор Средней Азии возникли в результате длительной и, в основном, автохтонной эволюции, высказывалось многими зоологами и ботаниками, в том числе А.П. Семеновым-Тянь-Шанским (1900, 1936), В.Г. Гентнером (1945), О.Л. Крыжановским (1965), И.К. Лопатыным (1977), В.Г. Поповым (1927, 1931), Е.В. Корониним (1934а), М.М. Ильиным (1937, 1946) и Е.М. Лавренко (1962). Это мнение подтверждается рядом палеонтологических данных. Сторонники этой точки зрения не отрицают значение миграций, но указывают при этом на обратное влияние, которое среднеазиатский центр происхождения аридной фауны имел на аридные фауны Азии и Северной Африки. Оценка этих противоположных гипотез возможна лишь на основе регионального анализа разных групп животных. Такие группы должны иметь достаточное количество видов и родов, обитающих в Средней Азии, достаточно широкие экологические требования и не нуждаться в специфических экологических условиях, которые могли бы ограничивать их распространение. Выбранные модельные семейства жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Elateridae, Tenebrionidae, Curculionidae) весьма удобны для такого анализа.

5.2. Особенности состава и экологии жесткокрылых основных семейств

5.2.1. Сем. Carabidae — жужелицы

5.2.1.1 Обзор фауны

Для карабидофауны региона нами установлено 430 видов, которые, согласно системы О.Л. Крыжановского (1983), объединяются в 5 подсемейств, 35 триб и 109 родов. Из состава фауны жужелиц Туркменистана исключено 52 вида, 25 видов приводятся впервые для фауны СНГ, Средней Азии и Туркменистана, 5 видов описаны или описываются как новые для науки — *Tachys* (*Paratachys*) *atamiradovi* Kryzhanovskiy

et Michailov, *Dromius hiemalis* Kryzhanovsky et Michailov, *Bembidion* (*Philochthus*) *tichomirovae* Kryzhanovsky, sp.n., *Trichocellus* (*Trichocellus*) *arnoldii* Kryzhanovsky sp.n., *Apriustus kopetdagensis* Kryzhanovsky, sp.n. Наибольшее число видов относится к подсемейству *Carabinae* (417, или 91% фауны). Подсемейство *Cicindelinae* представлено 21 видом, *Omphroninae* - 2, *Brachininae* - 12, *Rausinae* - 1. Наибольшим числом родов (в порядке убывания) представлены трибы *Harpalini* (21), *Lebiini* (15), *Ditomini* (8), *Zabrinini* (6), *Sphodrini* (5), *Pogonini*, *Callistini* и *Mesoreini* (по 4), *Trechini* (3). Остальные трибы представлены 1-2 родами. Наибольшим видовым разнообразием отличаются роды *Bembidion* (40), *Dyschirius* (23), *Cymindis* (21), *Cicindela* и *Harpalus* (по 20), *Chlaenius* (17), *Orphnus* (12), *Brachinus* и *Tachys* (по 11), *Calosoma* (10), *Scarites* и *Taphoxenus* (по 9). Всего на долю этих 12 родов приходится 219 видов, или 51% жуков региона.

Самобитность карабидофауны региона выражается в значительном количестве эндемичных видов и родов. В Туркменистане 17 родов и 167 видов жуков относятся к эндемикам и субэндемикам Средней Азии, из них 54 вида (12,5% от общего числа видов) - локальные эндемики.

Сравнительный анализ видового состава фауны жуков юго-востока (504 вида, 5 подсемейств, 32 трибы и 100 родов - Михайлов, 1988) и юго-запада Средней Азии показывает, что коэффициент общности сравниваемых фаун составляет 28,1%. Число родов в трибах фаун обеих частей Средней Азии иллюстрирует гистограмма, приведенная на рисунке 1. Общими для обоих регионов являются доминирующие трибы *Harpalini*, *Lebiini* и *Ditomini*. В фауне Туркменистана отсутствуют бореальные таксоны, например, триба *Elaphrini*; напротив, в Таджикистане не встречаются пустынные и саванные трибы тропического происхождения - *Anthiini* и *Dryptini*. Всего в фауне Туркменистана отсутствуют виды жуков из 10 родов, встречающихся в фауне Таджикистана, и, напротив, в фауне Туркменистана распространены жуки из 14 родов, отсутствующие в Таджикистане. Таким образом, принимая во внимание общие доминирующие трибы юго-востока и юго-запада Средней Азии, а также заметные различия в разнообразии родов (подродов) и количестве видов, можно заключить, что сравниваемые фауны первоначально развивались на одной основе, но в дальнейшем пути их развития разошлись.

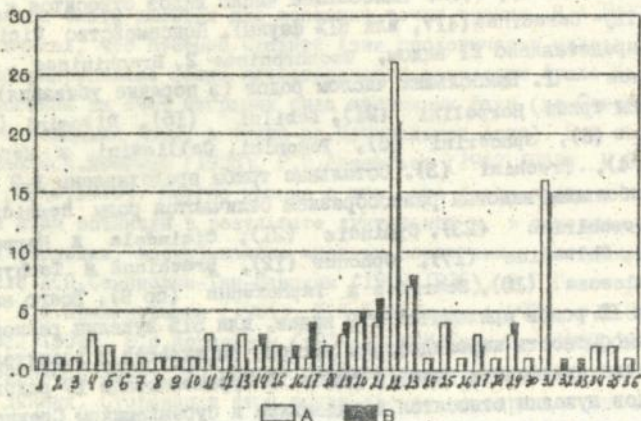


Рис. I. Число родов в трибах жуков фауны юго-востока (А) и юго-запада (В) Средней Азии:

- 1 - Megacerphalini; 2 - Cicindelini; 3 - Omophronini; 4 - Carabini; 5 - Nebrini; 6 - Motophiliini; 7 - Elaphrini; 8 - Siagonini; 9 - Cymbionotini; 10 - Scaritini; 11 - Clevinini; 12 - Broscini; 13 - Apotomini; 14 - Trechini; 15 - Tachyini; 16 - Bembidiini; 17 - Pogonini; 18 - Pterostichini; 19 - Agonini; 20 - Sphodrini; 21 - Zabrinini; 22 - Harpalini; 23 - Ditomini; 24 - Amblystomini; 25 - Callistini; 26 - Oodini; 27 - Licinini; 28 - Panagaeini; 29 - Mascoreini; 30 - Odocanthini; 31 - Lebiini; 32 - Anthiini; 33 - Dryptini; 34 - Zuphiini; 35 - Brachinini; 36 - Paussini.

5.2.1.2. Зоогеографические комплексы

На основе анализа географического распространения 430 видов жулици выделены 20 фаунистических комплексов, которые, в зависимости от широты простираия, объединены в 4 группы (табл. I). Названия регионов Палеарктики приняты преимущественно по В.М. Лавренко (1965) и О.Л. Крыжановскому (1965). При рассмотрении типов ареалов жулици сразу бросается в глаза большое количество видов среднеазиатского фаунистического комплекса, составляющих 43,5% карабидофауны региона. Более 12% из них приходится на долю локальных эндемиков, что убедительно свидетельствует о бурном автохтонном формировании фауны жулици на юго-западе Средней Азии. В диссертации подробно рассматриваются приведенные в таблице фаунистические комплексы и типы ареалов 430 видов.

В целом карабидофауна региона характеризуется тяготением к аридным областям, и как по составу, так и по происхождению она типична для области Древнего Средиземья. Ареалы основного числа видов (371, или 86,5%) не выходят за пределы Древнего Средиземья (группы видов со среднеазиатскими и древнесредиземными типами ареалов). Лишь сравнительно небольшую часть фауны (51 вид, или 11,9%) составляют таксоны с полизональными европейско-сибирскими, западнопалеарктическими, восточнопалеарктическими, редко транспалеарктическими ареалами (*Amara ovata*, *Nagpalus rubripes*), а голарктический ареал имеет только один вид (*Agonum thoeryi*). Подавляющее большинство отнесенных к этой группе видов тяготеет к юго-западным частям Палеарктики ("парапетические" — по Х.М. Хаберману, 1968). Напротив, лишь несколько видов можно считать бореальными, да и то с оговорками (*Pterostichus strenuus*, *Amara familiaris* и др.). Существенной особенностью карабидофауны Туркменистана является наличие в ней таксонов, сближающих ее с тропическими фаунами Африки и Южной Азии. Сюда относятся 5 видов, ареалы которых охватывают обширные территории Палеотропического царства. Показательно и обилие таких преимущественно тропических групп высокого ранга, как трибы *Collisthini* (10 видов) и особенно *Tachyini* (11 видов, т.е. около трети всего числа видов этой трибы в фауне СНГ, а также наличие характерных тропических родов *Egagroma*, *Tetragonoderus*, *Pausanius*.

1. Типы ареалов видов Carabidae юго-запада
Средней Азии

Типы ареалов	Число видов	%
1. Выходящие за пределы Палеарктики	7	1,6
Космополитные	1	0,2
Палеотропические	5	1,2
Голарктические	1	0,2
II. Борейно-палеарктические	51	11,9
Транспалеарктические	24	5,6
Западнпалеарктические	18	4,2
Европейско-сибирские	2	0,5
Восточнопалеарктические	7	1,6
III. Древнесредиземные	184	43,0
Европейско-средиземноморские	25	5,8
Широкосредиземноморские	50	11,6
Восточносредиземноморские	51	11,9
Европейско-кавказские	12	2,8
Скифские (степные)	21	4,9
Передне-среднеазиатские	26	6,0
IV. Среднеазиатские	187	43,5
Горносреднеазиатские	41	9,5
Средне-центральноазиатские	6	1,4
Туранские	32	7,4
Турано-кавказские и турано-закавказские	19	4,4
Ирано-туранские	21	4,9
Ожнотурано -иранские	14	3,3
Локальные эндемики	54	12,6
Всего:	430	100,0

5.2.1.3. Жизненные формы жуков

Для характеристики экологической структуры жуков исследуемого региона проведен анализ жизненных форм по системе, предложенной И.Х.Шаровой (1981) и дополненной В.А.Михайловым (1988). Региональный спектр состоит из 22 групп жизненных форм, объединенных в 3 класса, и включает 395 видов.

В региональном спектре преобладают зоофаги (72%), затем - миксофитофаги (27,8%), а класс симфилов-мирмекофилов представлен всего одним видом пауссид (0,2%). Экологическая структура населения жуелиц, отраженная в спектрах жизненных форм, показывает, что в отличающихся повышенной аридностью условиях юго-запада Средней Азии среди зоофагов и миксофитофагов доминируют подстилочные формы, ведущие относительно открытый образ жизни и жизненные формы, предпочитающие скрытый образ жизни. Это, по-видимому, связано с тем, что основная масса жуелиц из-за аридного климата обладает весенней активностью, некоторые - весенне-летней или зимне-ранне-весенней. Высокое обилие миксофитофагов, питание и развитие которых связано с травянистой растительностью, несомненно, указывает на господство травянистого покрова в зональных и интразональных ландшафтах. Наконец, по мере поднятия от равнин к предгорьям и горам, постепенно сокращается набор жизненных форм, но доминирующие формы распределяются равномерно.

5.2.1.4. Экологические группировки и биотопическое распределение

По биотопическому преферендуму выделяются следующие экологические группировки жуелиц:

Древесно-кустарниковые виды. Эту группу составляют виды, которые обычны в тропических лесных областях. Зональные древесно-кустарниковые виды в рассматриваемом регионе приурочены, главным образом, к горным ландшафтам, встречаются также в редколесьях Бадхиза и реже в тугаях, где они обычно обитают под корой или в древесине как стоячих, так и лежащих деревьев. Для древесно-кустарниковой фауны характерны 20 видов, в том числе 3 эндемика: *Dromius hiemalis*, *D. murgabicus*, *Mnephrotus jakovlevi*.

Группа эврибионтов, обитающих как под пологом леса, так и на открытых пространствах. Большинство эврибионтных видов имеет почти всесветное распространение. Эту группу составляют 34 мезофильных вида, среди них *Carabus fedtschenkoi kugitangensis*, *Clivina foveol*, *Neuralas circumprinctatus* встречается только на Кугитанге, а остальные виды обитают в разнотипных ландшафтах.

Группа обитателей увлажненных солончаков. Группа близка по количеству видов (37) к предыдущей и состоит из характерных галофильных и гигрофильных видов, приуроченных к увлажненным солончакам. В

этой среде 4 самобитных эндемика: *Cymbionotum transcasicum*, *Tachys centralis*, *T. atamuradovi*, *Daptus komarovi*.

Литоральные виды. В группу входят виды влажных берегов равнинных рек, горных речек и стоячих водоемов, включая песчаные пляжи восточного побережья Каспия (47 видов). Вокруг водоемов Прикаспийской низменности встречается эндемичный *Trichosellus transcasicus*, а по бортам родника Саки на Балхане — *Vembidion fasciatum*.

Предгорные эфемеры. В эту группу выделены немногочисленные мезофильные (17 видов) и ксерофильные (3 вида) жуки, обитающие преимущественно в эфемеровых предгорьях Паропамиза и Туркмено-Хорасанских гор. Среди них 6 эндемичных видов — *Sagabus miles*, *Pogonistes debilis*, *Chilotomus margianus* и др.

Горные открытоживущие виды. Горная фауна обитателей открытых пространств наиболее богата (122 вида) и характеризуется наличием как эндемичных и субэндемичных видов, так и мезоксерофильных видов, имеющих широкое распространение. Из 15 локальных эндемиков этой группы 3 вида приурочены только к Кугитангу — *Neorangus zarudnianus*, *Intermittens*, *Brachyrangus antonovi*, остальные 12 видов характерны для Туркмено-Хорасанских гор.

Пустынные виды. Группа незначительно уступает предыдущей по числу видов (118) и отличается ограниченным распространением на территории Древнего Средиземья от гиперксерофитных пустынь до сухих степей. Настоящая фауна пустынь, в особенности песчаных, очень бедна, но отличается высокоспециализированными эндемичными видами из родов *Eremosiphon*, *Harbolodema*, *Blacus*, *Cymindis*.

В диссертации приводится таблица, характеризующая особенность распределения основных зоогеографических элементов фауны жуков региона по биотопам и типам ареалов. В фауне региона четко выделяются автохтонные эндемичные и субэндемичные виды Среднеазиатского фаунистического комплекса и наложения древней Восточносредиземноморской, Европейской и других миграций.

5.2.2. Семейство Elateridae — щелкуны

5.2.2.1. Обзор фауны

В фауне юго-запада Средней Азии установлено 87 видов, относящихся к 5 подсемействам, 10 трибам, 17 родам. Из них 21 вид описаны как новые для науки: *Iacon kryzhanovskiy* Dolin et Atamuradov, *Zoroehrus kopetdagensis* Dolin et Atamuradov, *Z. turkmenicus* Dolin.

et Atamuradov, *Z. hispidus* Dolin et Atamuradov, *Z. palli* Dolin et Atamuradov, *Cardiophorus kugitangi* Dolin et Atamuradov, *C. balchanensis* Dolin et Atamuradov, *C. kuschkenensis* Dolin et Atamuradov, *C. vespertinus* Dolin et Atamuradov, *C. hiemalis* Dolin et Atamuradov, *C. graciliformis* Dolin et Atamuradov, *C. kopetdagensis* Dolin et Atamuradov, *Melanotus turkmenicus* Dolin et Atamuradov, *M. gladkovi* Dolin et Atamuradov, *M. dolini* Atamuradov, *M. notabilis* Dolin et Atamuradov, *M. parphianus* Dolin et Atamuradov, *M. kopetdagensis* Dolin et Atamuradov, *M. ghilarovi* Dolin et Atamuradov, *M. rustamovi* Dolin et Atamuradov, *M. badchysicus* Dolin et Atamuradov. 47 видов (54% фауны) щелкунов впервые указываются для Туркменистана, 9 видов исключены из элатеридофауны как ошибочно указанные.

Основная масса жуков-щелкунов региона относится к подсемействам *Cardiophorinae* (35 видов) и *Elaterrinae* (30 видов), что составляет 75% фауны. Подсемейство *Megastriinae* представлено 8 видами, *Athoinae* — 3, *Agathyrinae* — 11. Видовое разнообразие характерно для родов *Cardiophorus* (34 вида) и *Melanotus* (18), на долю которых приходится 60% фауны. В остальных родах (*Zorochrus*, *Agriotes* и *Ampedus*) насчитывается 4-8 видов, роды *Aeoloides* и *Drasterius* включают по 3, *Iason* и *Pleonomus* по 2, по 1 виду содержится в остальных 8 родах: *Aeolosomes*, *Cristinea*, *Aeoloderma*, *Selatosomes*, *Neocardiophorus*, *Elatr*, *Neotrichophorus* и *Natamelus*. Для сравнения укажем, что на юго-востоке Средней Азии зарегистрировано 95 видов щелкунов, относящихся к 5 подсемействам, 12 трибам и 21 роду (Латифи, 1993); на территории Монголии распространено 86 видов (Гурьева, 1975). Элатеридофауна Монголии имеет лишь 6 общих родов с фауной Туркменистана и только 9 общих видов, причем род *Cardiophorus* включает 9 видов, *Melanotus* — 2. Приведенные цифры убедительно свидетельствуют о глубоком различии между элатеридофауной Центральной и Средней Азии. Сравнительный анализ видового состава щелкунов фауны юго-востока и юго-запада Средней Азии показывает, что коэффициент общности их фаун составляет 31%. Соотношение родов в трибах сравниваемых фаун обеих частей Средней Азии иллюстрирует гистограмма, приведенная на рисунке 2. Преобладавшее число видов (среди которых большинство эндемичных) в родах *Cardiophorus* и *Melanotus*, как на юго-востоке, так и на юго-западе Средней Азии, косвенно подтверждает вывод Е.Л. Гурьевой (1979) о том, что Средняя Азия является одним из центров автохтонного видообразования в этих родах. Судя по нашим материалам, можно заключить, что видообразова-

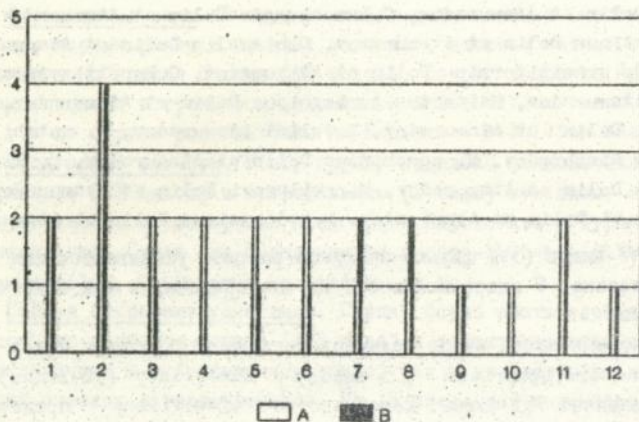


Рис. 2. Число родов в трибах шелкоух юго-востока (А) и юго-запада (В) Средней Азии:

- 1 - Agropyini; 2 - Monocrepedini; 3 - Megastriini; 4 - Athoini; 5 - Ctenicerini; 6 - Pleonomini; 7 - Cardiophorini; 8 - Elaterini; 9 - Ampedini; 10 - Physorhini; 11 - Melanotini; 12 - Pomachiliini.

ние в роде *Cardiophorus* интенсивнее протекало на юго-западе, а в роде *Melanotus* — на юго-востоке Средней Азии.

5.2.2.2. Зоогеографические комплексы

Анализ географического распространения 87 видов жуков-щелкунов позволил выделить 10 разных типов ареалов, объединенных в 2 группы (табл. 2).

2. Типы ареалов видов Elateridae юго-запада Средней Азии

Типы ареалов	Число видов	%
I. Древнесредиземные	8	9,2
Европейско-средиземноморские	3	3,45
Широкосредиземноморские	3	3,45
Передне-среднеазиатские	2	2,3
II. Среднеазиатские	79	90,8
Горносреднеазиатские	5	5,8
Средне-центральноазиатские	2	2,3
Туранские	20	22,9
Турано-кавказские и турано-закавказские	8	9,2
Ирано-туранские	5	5,8
Южнотурано-иранские	2	2,3
Локальные эндемики	37	42,5
Всего:	87	100,0

Как видно из таблицы, в ареалогическом аспекте ядро фауны щелкунов составляют локальные эндемики (37 видов, или 42,5%), а с примыкающими к нему остальными 6 фаунистическими комплексами, общий объем видов среднеазиатского корня составляет 90,8% (79 видов). Приведенные данные наглядно свидетельствуют о бурном автохтонном видообразовании щелкунов на территории Средней Азии, и в частности Туркменистана, и убедительно подтверждают представления ряда зоологов и ботаников (Семенов-Тянь-Шанский, 1936; Гептнер, 1945; Крыжановский, 1965; Лопатин, 1977; Коровин, 1962 и др.) о Средней Азии как центре автохтонного формообразования.

В зоогеографическом аспекте для фауны щелкунов кроме высокого эндемизма характерно преобладание туранских элементов. Основу туранского комплекса составляют представители триб *Cardiophorini*

и *Melanotini* (роды *Cardiophorus*, *Neocardiophorus*, *Melanotus*, *Natomelus*), центры видообразования которых на территории Средней Азии приурочены как к горным системам, так и к пустынным и полупустынным ландшафтам. К древнесредиземному типу ареала относятся 8 термогигрофильных видов (*Aeoloides bicarinatus*, *Drasterius bimaculatus*, *Aeolosomus rossi*, *Aeoloderma crucifer* и др.), которые, за исключением последнего, имеют сплошной ареал, совпадающий с областью Древнего Средиземноморья.

5.2.2.3. Экологические группировки и биотопическое распределение

Выделены следующие экологические группировки жуков-щелкунов:

1. Древесно-кустарниковые виды. Эта группа распадается на две подгруппы.

- а) Дендрофилы, которые населяют древесину разнообразных пород деревьев и развитие которых происходит только в гнилой древесине: *Amredus ferganensis*, *A. fulvus*, *Melanotus avitus*, *M. morbosus*.
- б) Виды, личинки которых развиваются в лесной почве и лесной подстилке (представители родов *Selatomesus*, *Pleonomus*, *Cardiophorus*, *Elater*, *Natomelus*, *Agriotes*.)

2. Группа эврибионтов, обитающих как под пологом древесной растительности, так и на открытых пространствах: 12 видов из 5 родов (*Drasterius*, *Aeolosomus*, *Cardiophorus*, *Melanotus*, *Agriotes*).

3. Группа обитателей увлажненных солончаков: 3 вида, среди них *Agriotes caspicus* служит прекрасным индикатором засоления почв.

4. Литоральные виды (8) включают представителей рода *Zorochrus*.

5. Предгорные виды. Сюда относятся 9 видов, распространенные преимущественно в холмах Бадкхиза и Карабия.

6. Горные открытоживущие виды (21), среди них *Agriotes meticulosus* и *A. brevis* являются серьезными вредителями сельхозкультур.

7. Пустынные виды. Группу составляют 18 ксерофильных видов.

Из всех перечисленных групп наиболее четко выделяются только дендрофильные и литоральные виды, между остальными группами прослеживаются переходы.

В диссертации приведена таблица, отображающая распространение щелкунов по типам ареалов и их биотопической приуроченности, которая позволяет выявить ряд закономерностей. Так, наибольшее видовое

разнообразие щелкунов, как и жужиц, отмечено в поясе гор, где встречается и самое большее число локальных эндемиков. В то же время в зоогеографическом аспекте только горы (преимущественно Копетдаг) населяют европейско-средиземноморские и переднеазиатские виды и лишь два вида (*Drasterius bimaculatus*, *Aeolovotus rossii*) широко распространенные в области Древнего Средиземья, являются эвритопными. Примечательно, что локальные эндемики представлены во всех ландшафтно-зональных подразделениях, что расширяет вывод О.Л.Крыжановского (1965) о том, что в Средней Азии существует "по крайней мере три очага эндемизма: в песчаных пустынях, эфемеровых предгорьях и горах". Локальный эндемизм отмечен не только на видовом уровне, но и на родовом: имеется один монотипический род *Neoscardiophorus*, единственный вид которого *N. fausti* встречается только в пустынной зоне Западного Туркменистана.

5.2.3 Семейство Tenebrionidae - чернотелки

5.2.3.1. Обзор фауны и зоогеографическая характеристика

Чернотелки - наиболее хорошо изученное семейство жуков юго-запада Средней Азии (Непесова, 1980; Медведев, Непесова, 1985) и по последним данным (Медведев, Непесова, 1990; Медведев, 1991), скорректированным нашими материалами, фауна Туркменистана включает 330 видов из 114 родов и 36 триб. Зоогеографический анализ будет более точным, если включить из фауны рассматриваемого региона 5 родов и 10 видов космополитов - синантропных чернотелок (*Tenebrio molitor* L., *T. obscurus* Fabr., *T. angustus* Zouf., *Tribolium confusum* Jacq. du Val., *T. castaneum* Herbst и *Palorus depressus* Woll. и др.) (Крыжановский, Атемуратов, 1994). Даже с этой поправкой фауна чернотелок юго-запада Средней Азии включает 320 видов из 109 родов. Это, в основном, ксерофилы, обитающие во всех аридных и семиаридных биотопах. Любопытно, что дендрофильные чернотелки практически полностью отсутствуют в аридной фауне, только *Bledius agaricola*, *Platydema triste*, *Pentaphyllus chrysomeloides* и, возможно, *Metaclesia viridis* известны из горных лесов и тугаев. Степень родового и особенно видового эндемизма среди чернотелок необыкновенно высока. По меньшей мере 25 родов эндемичны и еще 17 субэндемичны для Ирано-Туранской провинции. Несколько родов известны только из Туркменистана, в основном, высоко специализированные псаммобионты (*Aplozoum*, *Eschatostena*, *Meladiesia*, *Remipedella*, *Anisocadius*) и род *Turkmenohelops*, эндемичный для аридных гор Б.Балхан. Свообразие

фауны чернотелок юго-запада Средней Азии наглядно показывает сравнение ее с фауной хорошо изученной территории Монголии, откуда известно только 50 родов и 164 вида чернотелок (Медведев, 1990) (без синантропов и космополитов – 45 родов и 155 видов). То есть фауна Монголии вдвое беднее фауны Туркменистана, хотя ее территория втрое больше. Эти две фауны имеют лишь 21 общий род и 10 общих видов, что еще раз подтверждает глубокое различие между фаунами Средней и Центральной Азии. В целом, основу фауны чернотелок, как и предыдущих групп жесткокрылых, составляют виды туранской пустынной фауны. Ареалы многих видов чернотелок выходят за пределы Туркменистана на территории Ирана и Афганистана, но у некоторых видов занимают обширные районы области Древнего Средиземья.

5.2.4. Семейство Curculionidae – долгоносики

5.2.4.1. Обзор фауны

По каталогу А.Винклера (Winkler, 1924–1932), фауна долгоносиков Палеарктики насчитывает 8320 видов. В каталоге М.С.Байтенова (1974) для фауны Туркменистана указано 360 видов, из них 43 вида не подтверждено нашими исследованиями. Фауна жуков-долгоносиков юго-запада Средней Азии, по последним данным, скорректированных нашими материалами, включает 490 видов, относящихся к 25 подсемействам и 142 родам. Впервые для фауны региона установлено 39 видов, по материалам автора описан новый вид *Larinus badchysensis* Ter-Minasyan. Основная масса долгоносиков региона относится к подсемейству Cleoninae (126 видов, или 25,7% фауны). Подсемейство Ceutorhynchinae представлено 55 видами, Apioninae – 50, Brachyderinae – 34, Tanymuscinae – 30, Eirirrhinae, Tychiinae – по 29, Baridinae – 24, Otiorhynchinae – 20, Eremninae – 18, Hyperinae – 14, Nephophyinae – 10, Anthonominae, Bagoinae – по 7, Rhynchaeninae – 6, Cossoninae, Micriniinae – по 5, Leptorhynchinae, Rhytirrhynchinae, Callandrinae – по 4 вида. Эти 20 подсемейств и составляют основу фауны долгоносиков юго-запада Средней Азии (481 вид, или 98,1%). Каждое из 5 остальных подсемейств представлено 1–3 видами. Наибольшим числом родов представлены подсемейства Cleoninae (35), Eirirrhinae (16), Ceutorhynchinae (14), Tanymuscinae (12). Суммарно эти 4 подсемейства включают 77 родов, или 54,2% от общего числа родов. Остальные подсемейства включают менее 10 родов.

Ввиду слабой изученности фауны долгоносиков юго-востока Сред-

ней Азии провести анализ сходства ее с фауной нашего региона не представляется возможным. Поэтому мы рассматриваем лишь некоторые элементы фауны, отсутствующие на территории исследуемого региона. Прежде всего обращает на себя внимание полное отсутствие высокогорных родов *Taurostomus* Marsh., *Alatavia* Sch., *Catapionus* Sch., *Omiocratus* Nasr. и др., а также целого подсемейства *Hylobiinae*, представители которых отмечены на Тянь-Шане, Гиссаро-Дарвазе, Памиро-Алае, Гималаях и Тибете. Отсутствуют здесь и представители подсемейств *Zysoiinae*, *Anoplinae* и *Tanytaphyrinae*, свойственные бореальным частям Палеарктики.

Следующая важная особенность фауны долгоносиков региона - обилие эндемиков на родовом и видовом уровнях. Из 490 видов и 142 родов долгоносиков региона эндемичными для Средней Азии являются 244 видов (49,7%) и 29 родов (24%), в том числе 72 вида (14,6%) и 8 родов (5,6%) относятся к локальным эндемикам Туркменистана. На уровне более высокого таксономического ранга только для пустынной зоны характерны подсемейства *Otiiorhynchinae*, *Eremninae* и *Rhynchaeninae*. Псаммобисонтная фауна долгоносиков, как и других групп жесткокрылых, разнородна в пределах пустыни Каракум, и несколько родов формируют аллопатрические викарирующие виды в западной и восточной части Каракумов (табл. 3).

3. Примеры викарирующих видов долгоносиков в Каракумах

Центральные и Восточные Каракумы	Западные и Северные Каракумы
<i>Mesostylus hauseri</i>	<i>M. uzboicus</i>
<i>Parastylus capreolus</i>	<i>P. turchmenus</i>
<i>Euginodectus turkmenicus</i>	<i>E. pavloski</i>
<i>Anthypurus holoxylicola</i>	<i>A. volkovitschi</i>
<i>Baris kryzhanovskii</i>	<i>B. kirschi</i>
<i>Lepidotychius bedeli</i>	<i>L. babaevi</i>
<i>Sibinia zuberi</i>	<i>S. karakumia</i>

Л.В. Арнольди (1960) предложил гипотезу, которая объясняет причину такого распределения видов. Он предположил, что изоляция западных и восточных видов имела место во время плейстоценовой трансгрессии

Арало-Каспия, когда на территории современного Западного Туркменистана существовало несколько пустынных островов. Западные популяции были физически изолированы от восточных, вследствие чего могли сформироваться современные викарирующие виды (или подвиды), например, у видов *Discoptera komarovi* Sem. (Carabidae), *Cardiophorus nanus* Gur. (Elateridae), *Trigonoscelis grandis* Kr. (Tenebrionidae).

5.2.4.2. Зоогеографические комплексы

Анализ географического распространения видов долгоносиков дал основание разбить их на 19 фаунистических комплексов, которые объединены в 4 группы. В работе приведена таблица, иллюстрирующая фаунистические комплексы и типы ареалов 490 видов долгоносиков. Они сходны с фаунистическими комплексами жулици (см. табл. 1), за исключением палеотропических элементов. Как и в предыдущих группах, в семействе Curculionidae наблюдается доминирование среднеазиатского фаунистического комплекса, составляющего 36% видов, или 74,5% фауны, при этом около 15% приходится на долю локальных эндемиков. Высокий видовой и родовой эндемизм долгоносиков свидетельствует о большом своеобразии фауны пустынь и о наличии среднеазиатского пустынного центра формирования. Если рассматривать комплекс локальных эндемиков по вариантам, то, в первую очередь, следует отметить большое количество местных эндемиков в пустыне Каракум (29 видов), затем в холмогорьях Бадхиза и Карабиля (15), в Копетдаге (14), Прикаспийской низменности (7), Больших Балханах (7). Вторую группу по количеству видов (100, или 20,4% фауны) и по значимости составляют долгоносики, ареалы которых не выходят за пределы Древнего Средиземья. Группу долгоносиков, ареалы которых выходят за пределы Палеарктики, мы разделяем, в отличие от жулици, на 2 фаунистических комплекса: голарктический (*Phytonomus variabilis*, *Rhynchaeus alni*, *Gymnetron tetrum*, *Apion malva*) и космополитный (*Calandra picea*, *C. abbreviata*, *Sitophilus (Calandra) oryzae*). Таким образом, помимо высокого эндемизма, характерной особенностью Curculionidae региона является полное отсутствие палеотропического фаунистического комплекса при наличии голарктического и космополитного и сравнительно широко представленного туранского комплекса (164 вида, или 33,5% фауны).

5.2.4.3. Экологические группировки и биотопическое распределение

По биотопическому преферентуму, отношению к засолению и влажности долгоносики региона объединяются в 7 основных экологических групп:

1. Древесно-кустарниковые виды. Эта группа расчленяется на три подгруппы.

- а) Дендрофильные долгоносики – обитатели горных и предгорных лесов и плодовых садов, развивающиеся на генеративных органах древесной растительности и населяющие почву только в определенные периоды онтогенеза. Сюда относится 21 вид, наносящие серьезные повреждения генеративным органам фисташки, грецкого ореха, миндаля, груши, вишни, абрикоса:

Ptochella gudini, *Heresconycterus triplicatus* и др.

- б) Дендрофильные долгоносики – обитатели тугайной и пойменной древесной растительности (16 видов): эндемичный род *Ameosstylus*, виды *Platymesterus marmoratus*, *Megamescus cinctus*, представители подсемейства *Cossolini*. По-видимому, палеогеновые лесные формации прибрежной полосы Тетиса были очагом прародителей группы долгоносиков-трухляков. Подтверждением сказанного может служить плейстоценовый безглазый *Valichnovia kostini*, описанный М.С. Байтеновым (1968) из древесины туранги, произрастающей в тугайных прибрежьях р. Или и обнаруженный во влажной древесине крупного корня усыхающего саксаула в Центральных Каракумах (Каленов, Мамаев, Ягдиев, 1980).

- в) Дендрофильные долгоносики – обитатели пустынной древесной растительности. Подгруппа по числу видов вдвое больше двух остальных (34 вида) и представлена псаммобионтными формами, развивающимися преимущественно на генеративных органах саксаула и песчаной акации.

Прослеживается четкая закономерность в приуроченности дендрофильных долгоносиков к горным и предгорным лесам, тугаям, насаждениям оазисов и к пустынной древесной растительности. Только степным евфратским, *Populus euphratica*, произрастающим в Средней Азии и юго-западом Казахстане, трофически связаны эндемичные роды *Ameosstylus*, *Parastylus* и целый ряд эндемичных видов; в горных лесах к эндемичным растениям (клен туркменский – *Acer turcomanicum*, мин-

даль туркменский - *Amygdalus turcomanica*) Копетдага приурочены эндемичные виды долгоносиков из рода *Bradybatus* . На песчаной акации - *Ammodendron conollyi* , произрастающей только в пустынях Каракум и Кызылкум, развивается эндемичный *Myllocerus binignus*.

2. Пустынные виды. Группа по составу неоднородна, наиболее многочисленна (136 видов) и, в зависимости от приуроченности видов к определенным элементам ландшафта и кустарниково-травянистой растительности, подразделяется на 5 подгрупп. Они выделены по жизненным формам пустынных растений (Никитин, Тельдиханов, 1988):

а) Обитатели кустарниковой растительности. Сюда отнесены долгоносики, развивающиеся на кандыме (*Calligonum* spp.), черкеше (*Salsola richteri* Karel.), эфедре (*Ephedra* spp.). Наблюдается четкая приуроченность эндемичных видов долгоносиков к определенным растениям. Например, с кандымами трофически связаны эндемичные долгоносики *Mythesopsis gracilipes*, *Taenophtalmus bucharius*, *Apion turanicum* ; черкешом - *Hauserella elliptica*, *Rhynchaeus entreczynskii* ; эфедами - *Platygasteronyx akibaensis*, *P. karlini* и др.

б) Обитатели полукустарников. К этой группе отнесены виды, развивающиеся на чогоне (*Aellenia subaphylla*) - *Baris kryzanovskii*, *Alexiola* (*Zaisania*) *romadinae* ; полыни (*Artemisia* spp.) - *Stenophanophorus subfuscus*, *Lixus elegantulus*, *Baris artemisiae* и др.

в) Обитатели полукустарничков. Подгруппа включает долгоносиков, развивающихся на основных субдоминантных полукустарничковых пустынных растениях - *Salsola orientalis* (кевреик), *S. gemmascens* (тетир), *Sarbuscula* (боялыч). Характерные виды этой подгруппы: *Parastylus porosus*, *Bothynoderes karakumicus*, *Lixus karakumicus*, *Parastylus turchmenus*, *Anthypurus volkovitschi* и др.

г) Формы, развивающиеся на многолетниках из семейств сложноцветных, маревых, зонтичных, гречишных, бобовых, бурачниковых. В этой подгруппе особый интерес представляют долгоносики, не выходящие за пределы пустынь Средней Азии и Южного Казахстана: *Lixus turanicus*, *Eremochorus venustus*, *Lepidotychius conformis*, *Sibinia sibirorata*.

д) Формы, развивающиеся на однолетниках. Около половины этой подгруппы (16 видов) составляют среднеазиатские эндемики (*Kazakhstania romadinae*, *Salbachia dorsalis*, *Erexochus lehmanni* и др.),

а также локальные эндемики Каракумов (*Piasomias peregrinus*, *Chromotus claudiae*, *Lixus kaplini*, *Tatyania succinea* и др.).

3. Солончаковые виды. Эта подгруппа (69 видов) сходна с предыдущей, между ними прослеживаются переходы. Большинство видов связано с однолетними солянками, однако нередко они могут переходить и на питание плакорными маревыми. Очень характерной является энтомофауна гребенщика (*Tamarix* spp.), насчитывающая 5 родов, связанных только с тамариксами, или также с его ближайшими родственниками. Таковы роды *Micoleonus*, *Coniatus*, *Geranorhinus*, *Coniaticus*, *Corimelia*.

В рассматриваемой фауне 14 видов являются общими для Средней и Центральной Азии; широкосредиземноморский ареал характерен для 13 видов; по 5 видов включают ирано-туранский и турано-закавказский комплексы; европейско-средиземноморский ареал имеет только один вид (*Schelopius planifrons*), разнравившийся на свезде дуголистной (*Suaeda arcuata*). В целом видовой состав *Cursilionidae* отличается обилием специфических видов, что позволяет выделить среднеазиатский и широкосредиземноморский очаги формирования. Поскольку все специфические роды долгоносиков представлены в обоих очагах, можно предположить, что их образование происходило в общем фаунистическом центре.

4. Литоральные виды. Группа включает обитателей водной растительности (*Ephemeropus syriacus*, *Bagous argillaceus*, *B. subcarinatus*, *B. subruber*, *Hydronomus sinuaticollis*), обитателей околководных злаков и осок (*Limnobaris sculpturata*, *Arthostenus ignoratus*, *Lepiolonotaris petax*, *Procas alepensis*) и др. Всего 21 вид.

5. Предгорные виды. Фауна предгорий и низкогорий самобытна и насчитывает 38 видов, из них 16 видов — узкие эндемики, 10 — среднеазиатские эндемики, 5 — ирано-туранские, 3 — передне-среднеазиатские, 2 — турано-закавказские; *Lixus albomarginatus* имеет западно-палеарктический ареал; *Apion malva* характерен для Голарктики. В целом фаунистический спектр этой группы характеризуется своеобразным составом, обилием местных эндемиков и влиянием переднеазиатских элементов, при почти полном отсутствии европейских форм и очень слабой связью с Закавказьем.

6. Горные открытолюбивые виды. В эту группу входят 95 видов, обитающие на открытых склонах и иногда встречающиеся под пологом леса.

7. Зеритопные виды. Здесь объединены ксерофильные и мезофиль-

ные формы, распространенные в самых разнообразных биотопах исследуемого региона.

Группа состоит из 60 видов.

В диссертации приведена таблица, иллюстрирующая закономерности распределения основных зоогеографических элементов фауны долгоносиков региона и их биотопическую приуроченность. При сопоставлении степени приспособленности долгоносиков к определенным биотопам с горизонтальным распространением становится очевидным, что чем более специализированы формы, то есть чем более они адаптированы к строго определенным условиям существования, тем ограниченнее их ареалы, и, наоборот, наиболее лабильные виды, такие как эврибионты, распространены особенно широко.

ГЛАВА 6. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ГЕНЕЗИСА КОЛЕОПТЕРОФАУНЫ ЮГО-ЗАПАДА СРЕДНЕЙ АЗИИ

6.1. Аналитический обзор

Первое исследование происхождения пустынной фауны жесткокрылых Средней Азии опубликовано Н.Н.Кузнецовым (1926). Он сделал попытку выяснить происхождение и эволюцию ксерофильной фауны Туркестана с привлечением насекомых из семейств Tenebrionidae и Formicidae. Л.В.Арнольди (1960) на основе систематико-географического анализа пустынных долгоносиков трибы *Mesostyliini* проследил генезис ее фауны, причем, *Mesostylus usboicus* и *Parastylus spinidens*, описанные автором, пока известны только из Туркменистана. В 1961 г. опубликована монография С.М.Яблокова-Хизоряна (1961), посвященная генезису фауны жесткокрылых Армении. Несмотря на критику ее отдельных положений, изложенную в рецензии Л.В.Арнольди и О.Л.Крыжановского (1963), эта работа является ценнейшим методическим пособием при изучении генезиса энтомофауны. Уяснению состава и происхождения наземной фауны Средней Азии, главным образом, жесткокрылых, посвящена фундаментальная монография О.Л.Крыжановского (1965), в которой убедительно показано, что Средняя Азия является одним из древних очагов формирования энтомофауны в целом.

Фрагменты истории формирования фауны долгоносиков подсемейства Tanusinesae в Казахстане с конца миоцена имеются в работе М.С.Байтенова (1969). Интересные материалы по реконструкции фауны листоедов Средней Азии и Казахстана содержатся в монографии И.К.Допатина (1977). Вопросы истории формирования жулици Таджикистана освещены в работе В.А.Михайлова (1988). Сравнительно недавно опубликована статья О.Л.Крыжановского, М.Г.Непесовой (1990), посвященная генези-

су пустынной фауны чернотелок Туркменистана. Бъяснению вопросов формирования элатеридофауны Туркменистана посвящена работа Х.И.Атамурадова, В.Г.Доллина (1992). Кроме исследований, посвященных формированию фауны жесткокрылых Средней Азии, имеются несколько солидных работ по другим группам насекомых — М.Н.Нарзикулова (1951) — по тлям Средней Азии, М.И.Фальковича (1979) — по чешуекрылым, Ф.Н.Правдина, Л.Л.Мищенко (1980) — по прямокрылым, Г.М.Длусского (1981) — по муравьям, С.Н.Мяцевой (1980) — по энциртидам, Р.В.Андреевой (1993) — по личинкам слепней Палеарктики. Аналитический обзор взглядов ведущих зоологов и ботаников на историю формирования центральноазиатских пустынь с учетом их связей с пустынями Средней Азии и Казахстана сделан А.Ф.Емельяновым (1972).

6.2. Типы ареалов и родственные связи жесткокрылых региона

Поскольку начало формирования современной фауны Средней Азии следует датировать палеогеном, наибольший интерес в генезисе конкретных энтомофаун представляет установление возраста современных родов, в чем определенную помощь может оказать анализ имеющихся описаний ископаемых насекомых палеогена и неогена. Палеогеновые жукелицы известны из балтийского янтара — нижний олигоцен (Bachofen-Echt, 1949), с границы олигоцена и раннего миоцена — из янтареи Мексики и Калифорнии (Darlington, 1950). Описываются виды из современных родов *Nebria*, *Clivina*, *Dyschirius*, *Bembidion*, *Trechus*, *Pterostichus*, *Agonum*, *Calathus*, *Amara*, *Harpalus*, *Chlaenius*, *Lebia*, *Dromius*, *Cymindis*, *Polystichus* и др. В плиоценовых отложениях Колымской низменности С.В.Киселевым (1973) обнаружен тундровый энтомокомплекс, близкий к современному и включающий 32 вида жукелиц из родов *Carabus*, *Nebria*, *Bembidion*, *Calathus*, *Amara*, *Belorus*, *Tarchoxenus*, *Cymindis*. Еще интереснее данные В.И.Назарова (1984) о жукелицах Беларуси, обнаруженные в Гралево на отложениях нижнего плейстоцена, сформировавшихся в конце окского оледенения. Также из балтийского янтара (нижний олигоцен) известны палеогеновые жукелицы (Handlirsch, 1906–1908; Wickam, 1906; Matthews, 1976, 1980; Яблоков-Хизорян, 1961). Указанными авторами описываются виды из современных родов *Cardiophorus*, *Cryptohypnus* (= *Megastrius*), *Athous*. В верхнемиоценовых захоронениях отмечены виды из современных родов *Agropyus*, *Lacon*, *Otenicera*, *Cardiophorus*, *Ampedus*, *Agriotes* (Handlirsch, 1906–1908). Все роды, зафиксированные в ископае-

мом состоянии из палеогена и неогена, за исключением *Glyphonux*, *Agrypnus* и *Steniscera*, представлены в исследуемом регионе.

Известно около 50 описаний жуков-долгоносиков из палеогеновых отложений Европы и Северной Америки (Händlirsch, 1908). Самые первые обнаружения их известны из нижнего мела Забайкалья (Жерихин, 1977), с границы палеоцена-эоцена - из балтийского янтаря (Жерихин, 1977), из плиоцена-плейстоцена Северной Америки (Kissinger, 1977), плиоцена Казахстана (Байтенов, 1968). Наибольшие находки, относящиеся к плейстоцену, известны из Европы (Lomnick, 1894, Smreczynski, 1938), с Апшеронского полуострова (Богачев, 1939), из Сибири (Киселев, 1981), Беларуси (Назаров, 1984). Из Ерсландуза (Южный Туркменистан) описано надкрылье точно не определенного жука, найденного в туркестанском ярусе (верхний эоцен) (Жерихин, 1978). В указанных палеознтомологических работах описываются новый род *Stenonophyes* с видом из современного подсемейства *Nanophyinae* Seidl. и вид древнего рода *Slonik* подсемейства *Slonikinae* Zherihin, обнаруженные в раннемеловой фауне Байсы из Забайкалья (Жерихин, 1977), а также ряд форм из процветающих и поныне на территории Средней Азии родов *Otiiorhynchus*, *Phyllobius*, *Polydrusus*, *Sitona*, *Chlorophanus*, *Hylobius*, *Nurera*, *Scutotherhynchus* и др. Сопоставляя достаточно скудные палеонтологические материалы из палеогена и, особенно, неогена с современными родовыми ареалами, возможно проанализировать историю проникновения в Среднюю Азию и, в частности в Туркменистан, 109 родов жукалиц из 5 подсемейств, 114 родов чернотелок, 17 родов щелкунов из 5 подсемейств и 142 родов долгоносиков из 25 подсемейств, то есть суммарно 382 родов из 4 семейств жесткокрылых насекомых.

По типам рецентных ареалов роды рассматриваемых семейств *Coleoptera* могут быть объединены в следующие основные группы:

1. Космополитные - распространены по всем или почти по всем континентам.

2. Пантропические - встречаются по всему тропическому поясу всех континентов и могут заходить в южные провинции и округа Палеарктики (Голарктики).

3. Палеотропические - населяют тропические области восточного полушария (Эфиопская и Индо-Малайская области - в Азии и Африке), но некоторые элементы могут встречаться на юге Средиземноморья.

4. Голарктические - распространены в Палеарктике и умеренной части Северной Америки (Неарктике).

5. Транспалеарктические – встречаются широко почти по всей Палеарктике.

6. Древнесредиземноморские – распространены по всей территории Древнего Средиземья и охватывают прилегающие к Средиземному морю регионы Африки и Европы, Балканский полуостров, Кавказ, обычно достигают Малой Азии и Ирана, могут доходить до Средней Азии, Афганистана, иногда Западного Китая.

7. Центральназиатские – распространены в Центральназиатской подобласти Сахаро-Гобийской пустынной области, отдельные элементы обитают и в Туранской низменности.

8. Ирано-туранские и ирано-жнотуранские – встречаются, в основном, в Иране и Туранской низменности или в северных районах Ирана, Афганистана и южных частях Турана.

9. Эндемичные и субэндемичные роды Средней Азии и Туркменистана – ограничены в своем распространении, в основном, Средней Азией или отдельными ее регионами, но могут слегка выходить за эти пределы в соседние районы.

В диссертации приводится таблица, в которой определены типы ареалов всех родов четырех модельных семейств жесткокрылых, найденных в Туркменистане, и намечены центры их происхождения.

6.2.1. Космополитная группа. Среди представителей семейства Carabidae, отмеченных в фауне Туркменистана, всесветное или почти всесветное распространение характерно для 23 родов (21% от общего числа родов жуков региона): Cicindela, Omophron, Calosoma, Scarites, Clivina, Apotomus, Perileptus, Tachys, Elaphropus, Bembidion, Pogonus, Agonum, Acupalpus, Chlaenius, Oodes, Diplocheila, Masoreus, Lebia, Dromius, Microlestes, Syntomus, Zuphium, Brachinus.

Из родов семейства Elateridae, отмеченных в регионе, всесветное распространение характерно для родов Drasterius, Zorocheilus, Cardiophorus, Elater, Melanotus, Ampedus (6 родов, или 31%).

Семейство Tenebrionidae включает 9 родов, имеющих всесветное или почти всесветное распространение: Gonocerphalum, Alphidophagus, Pentaphyllus, Gnathocerus, Latheticus, Tribolium, Palorus, Alphitobius, Tenebrio, то есть 7,8% от общего числа родов чернотелок. Лишь 5 родов долгоносиков (3,5%), отмеченных в фауне Туркменистана имеют всесветное распространение: Pachycerus, Coelides, Lixus, Varies, Apion.

Наличие в Африке большого числа видов, которые принадлежат к разнообразным группам рода *Calosoma*, а также присутствие в ее северной части современного центра многообразия видовой группы *Caminaria*, в которую входят и африканские *Calosoma* (*Caminaria*) *imbriatum*, *C. (C.) olivieri* и *C. (C.) algiricum*, позволяет предположить, что Африка является местом возникновения рода *Calosoma*. В пользу этого говорят и данные о том, что Западная Азия долгое время была покрыта водами древнего моря Тетис. Поэтому современные центры многообразия рода *Calosoma* в Иране и Средней Азии должны, по-видимому, рассматриваться как вторичные, возникшие уже после регрессии древнего Тетиса. Среди космополитных чернотелок только свободноживущий *Alphitobius bifasciatus*, недавно обнаруженный в Копетдаге (Медведев, 1990), несомненно, имеет африканское происхождение, его расселение происходило, вероятно, аналогично роду *Calosoma*.

Отсутствие родов жуков-щелкунов *Drasterius* и *Zoroachrus* в Австралии, рода *Melanotus* в Южной Америке, а также родов жукилиц *Diplocheila* и *Brachinus* в Австралии и Южной Америке в известной степени может быть объяснимо с позиции "мобилистической биогеографии", поскольку именно в мезозое сформировалось ядро основных подсемейств жукилиц и щелкунов (Крыжановский, 1965; Долин и др., 1980; Агаев, 1990) и только поэтапное возникновение изоляции между континентами может лечь в основу объяснения отсутствия некоторых родов, получивших толчок к формированию в мезозое, на окраинных материках Южной Америки и Австралии, несколько ранее отделившихся от Гондваны в мезозое.

Появление представителей рода *Melanotus* в Средней Азии, вероятно, можно датировать плейстоценом, скорее всего, в ачатамле, когда окончательно сформировались лиственные леса Средней Азии. По-видимому, представители древних родов *Melanotus*, *Cardiophorus*, *Amphedus* и *Zoroachrus* имели несколько периодов экспансии в Среднюю Азию, чем и объясняется обилие рецентных видов в перечисленных родах. По своему происхождению большинство родов жуков космополитной группы связано с тропическими и субтропическими условиями перичного формирования рецентных подсемейств в верхней яре (Крыжановский, 1965; Медведев, 1968; Долин, 1980).

6.2.2. Пантропическая группа. К этой группе относятся 6 родов: семейство *Sarabidae* представлено родами *Megacephala*, *Tetragonoderus*, *Tenebrionidae* - *Leichenum*, *Blateridae* - *Iscon*, *Neotrichophorus*,

Curculionidae - *Myllocerus*. Яркая жужелица *M. (Grammignatha) euphratica* приурочена в регионе к увлажненным солончакам и явно имеет средиземноморское происхождение; по-видимому, вид проник в Среднюю Азию в конце миоцена по берегам остаточных лагун древнего Тетиса. Род *Tetragonoderus* насчитывает 40 видов, распространенных в Индо-Малайской и Эфиопской областях, с преобладанием в Африке, что позволяет предположить его эфиопское происхождение. В Средней Азии вдоль берегов рек с тугайными оазисами обитает единственный галофильный вид этого рода - *T. intermedius*, широко распространенный в Средиземноморье и явно обладающий тропическими связями. Поскольку в палеогене континентальная часть Средней Азии и прилегающих к ней районов представляла тропическую саванну с галерейными лесами и отдельными оазисами в долинах рек, нет оснований исключить возможность проникновения этого вида на территорию Туркменистана через Средиземноморье-Малую Азию-Иран. Сказанное в равной мере, по-видимому, относится и к чернотелке *Leichenus canaliculatus*, которая в своем развитии связана с тугайными зарослями вдоль берегов пустынных рек Средней Азии. Вероятно, одними из древних могут считаться также *Iason foveolatus* и *I. kryzhanovskii*, имеющие автохтонное происхождение и являющиеся эоцен-олигоценными реликтами горных хребтов Средней Азии (Памиро-Алай, Паропамиз), когда Средняя Азия еще была островной территорией. Род *Myllocerus* весьма многочислен в тропиках Старого Света с преобладанием в Индо-Малайской области. Проникновение рода в Переднюю Азию и формирование на территории двух местных видов (*M. benignus*, *M. rufitarsis*), скорее всего, датируется средним олигоценом, во время очередной регрессии, освободившей Каракумы.

6.2.3. Палеотропическая группа. Среди жужелиц к этой группе относятся 12 родов (II, 9%): *Siagona*, *Cymbionotum*, *Neoblemus*, *Egaderoma*, *Amblystomus*, *Bromis*, *Philorhinus*, *Cymindocidea*, *Anthia*, *Drypta*, *Mastax* и *Paussus*. Жуки-щелкуны в этой группе отсутствуют. Семейство *Tenebrionidae* представлено 8 родами (7,1%): *Cyphostethus*, *Zophosis*, *Adeasia*, *Onemeplatia*, *Tagenostola*, *Adavius*, *Scleron*, *Cosburius*. Долгоносики представлены 9 родами (6,2%): *Myllocerinus*, *Platymycterus*, *Tanymecus*, *Esamus*, *Xanthochelus*, *Anthonomus*, *Smicronyx*, *Alcides*, *Cionus*. Представители палеотропических жесткокрылых начали появляться в Туркменистане, вероятно, в среднем палеогене, когда в Туркменской провинции была распространена Полтавская флора

с ксерофильным редколесьем. По-видимому, с формированием ксерофильной флоры мигрировали сюда большинство вышеуказанных групп жесткокрылых через Средиземноморье-Малую Азию-Иран в миоцене или плейстоцене, когда Средняя Азия имела сухопутную связь с Малой Азией и Ираном и некоторые жуки, подобно растениям, сформировали здесь эндемичные виды (*Cymbionotum transcaspicum*, *Neoblemus glazunovi*, *Platymycterus turkestanicus*, *Tanymericus*, *Obsoletus* и др.). Наряду с типичными автохтонами мы имеем в фауне региона элементы пришлые, которые мигрировали в Среднюю Азию в палеогене, о чем свидетельствует наличие родственных видов в других регионах (Эфиопия).

6.2.4. Голарктическая группа включает 20 родов *Carabidae* (18%), 9 родов *Curculionidae* (6,3%) и по 3 рода в семействах *Tenebrionidae* (2,6%) и *Blateridae* (17%). Для Голарктики в целом характерен ряд групп, которые либо отсутствуют в других регионах, либо заходят в горные области тропиков, где обычно сосредоточены центры происхождения многих видов. Большинство палеарктических родов на 2 подцентра, или части: Западносредиземноморский и Западноазиатский. Последний охватывает Переднюю и Среднюю Азию, Кавказ, юг Восточной Европы и дальнейшему раздроблению не поддается. Исходно этот центр включал полосу саванн Европы и Средней Азии, и формирование родов шло за счет проникших сюда не позднее плиоцена. В Непарктике эта группа представлена всего одним видом, что является, на наш взгляд, свидетельством их сравнительно недавнего проникновения.

6.2.5. Транспалеарктическая группа. Суммарно эта группа включает 23 рода, из них к семейству *Carabidae* относятся 7 родов, или 6%, *Tenebrionidae* - 1 род *Melanion* (0,8%), *Curculionidae* - 15 родов (13%). Роды *Blateridae* в данной группе не представлены.

6.2.6. Древнесредиземноморская группа. К этой группе из жуков принадлежат 28 родов (25%), щелкуны представлены 3 родами (18%) (*Aeoloides*, *Aeoloderma*, *Aeolosomus*), чернотелки - 29 (25%), долгоносики - 48 родами (более 33%). Генезис этой группы фауны протекал за счет двух очагов - туранского и восточносредиземноморского, причем, роль первого из них была преобладающей. Роды из подсемейства *Agrurinae* (*Aeoloides*, *Aeoloderma*, *Aeolosomus*) стали заселять Среднюю Азию в миоцене, ко времени возникновения сухопутной связи Малой Азии с Ираном, Кавказом и Средней Азией, с потоком мезо-ксерофильной флоры. В этот период проникли сюда, по-видимому, и многие

представители трибы Cleonini.

6.2.7. Центральнoазиатская группа. Эту группу составляет только представители семейств Tenebrionidae (8 родов, или 7%) и Curculionidae (7 родов, или 4,9%), свойственные преимущественно пустынным и полупустынным ландшафтам. Carabidae и Blateridae здесь не представлены. Среди входящих в эту группу родов можно наметить три основных фаунистических элемента. Первый из них характерен преимущественно для северных пустынь с плотными почвами, он состоит из представителей родов, общих с пустынями и полупустынями Казахстана и Центральной Азии и, вероятно, связанных с ними по происхождению, формировались в неогене. Представители родов Colpocelis, Blaps, Sternoplex, Xylinochorus, Derracanthus и др. Второй фаунистический элемент свойствен, в основном, южным пустыням и включает в рассматриваемой фауне единственного представителя рода Stephanocleonus, сформировавшегося, по-видимому, в Центральной Азии (Монголия) также в неогене. Наконец, третий фаунистический элемент, характерный для всех типов пустынь, состоит из родов Platygasteronux, Euxyonux и Lepidonotaris, развивающихся исключительно на эфедре. Учитывая древность, обособленное систематическое положение и своеобразие облика эфедры, можно допустить, что и фауна долгоносиков на ней сформировалась в эоцене-конце олигоцена, то есть в период возникновения эфедры пустынь Средней и Центральной Азии (Криштофович, 1955) в турано-гобийском очаге, поскольку "Аравийская аридная территория до вступления в сухопутный контакт с Евразией в конце миоцена находилась в тропическом климате, а остальные аридные очаги с эоцена - в субтропическом, при постоянном сохранении друг с другом сухопутного, а также, по-видимому, и полупустынного ландшафтного контакта" (Емельянов, 1972).

6.2.8. Ирано-туранская и ирано-южнотуранская группа. Группа включает всего 18 родов, в том числе Carabidae - 2 рода (1,8%) - Bediulus и Phanerodonta; Tenebrionidae - 5 родов (4,4%), Curculionidae - 11 родов, или 7,7%. Фауна этой группы формировалась на территории Туркменистана с начала плейстоцена жесткокрылыми из Центрально-иранской биогеографической провинции. Это подтверждается и распространением в Иранской и Туркменской частях побережья Каспийского моря родов Bediulus и Georginus, на что впервые обратили внимание А.П.Семенов-Тянь-Шанский и Ф.К.Дукьянович (1926).

6.2.9. Группа эндемичных и субэндемичных родов. Она представлена 69 эндемичными и 37 субэндемичными родами, среди них доминиру-

ют эндемичные роды Tenebrionidae (29) и Curculionidae (29), затем, по степени убывания, Carabidae (9) и Elateridae (2). Аналогичная закономерность наблюдается и среди субэндемичных родов. Субэндемичные роды для Ирано-Туранской надпровинции преобладают в семействе Tenebrionidae (17) и Curculionidae (12), отсутствуют в семействе Elateridae и насчитывают 8 родов Carabidae. Суммарно эта группа включает 106 родов, на долю которой приходится более 27,7% известных родов.

Среди жуков этой категории, как и в Центральноазиатской группе, выделяются три фаунистических элемента. Первый из них характерен для северных пустынь с плотными почвами и пустынных предгорий и включает 9 родов, в том числе из семейства Carabidae - 5 родов, Tenebrionidae - 3, Curculionidae - 2.

Род *Machosetia*, трофически связанный с *Ferula*, по-видимому, является плиоценовым реликтом, поскольку, согласно Р.В.Камелину (1989), зонтичные рода *Ferula* "следует считать плиоценовым реликтом опустыненных фриганоидных саванн - анцестральных ценозов для теплоумеренных пустынь южного Турана". Род *Arthrodesis*, вероятно, можно рассматривать как результат автохтонного процесса формообразования, шедшего в саванноподобных ландшафтах Средней Азии еще в начале неогена. С большой долей вероятности можно предполагать и автохтонное происхождение других родов этого фаунистического элемента.

Второй фаунистический элемент свойствен, в основном, песчаным пустыням и включает 33 рода. Не позднее плиоцена на территории Средней Азии началось развитие песчаных пустынь, включающих множество характерных родов жесткокрылых - *Discoptera*, *Ammodont*, *Dengitha*, *Brachyscelus* и др. Современное распространение и экологические особенности их дают право считать именно Среднюю Азию областью формирования псаммофильных родов, хотя их конкретные связи с обитателями других географических регионов и ландшафтов не всегда могут быть прослежены с достаточной определенностью.

Иные закономерности характерны для генезиса фауны горных и предгорных районов Туркменистана, образующих третий фаунистический элемент. Плейстоценом, вероятно, датируется возникновение множества узколокализованных эндемиков в таких характерных для Средней Азии горных и предгорных родах, как *Mochirus*, *Sarenochirus*, *Gnathosia*, *Leptodes*, *Stalagmoptera*, *Melanotus*, *Turanocryptus*, *Tscherepanovia*.

Род *Cardioderus*, по-видимому, расселился в сармате и оформился в плиocene, когда на месте отсутствовавшего моря простирались обширные лагуны. Род *Reophagus* биологически связан с ревнем (*Rheum*), который сформировался в раннем плейстоцене "по всему фронту аридной зоны Древнего Средиземья" (Агаханянц, 1981). Вероятно, с кормовым растением связано возникновение в пустынном очаге Средней Азии и ревневого долгоносика *Reophagus dentimanus*. К песчаным пустыням приурочено 15 родов. Род *Eugeniodesus*, по-видимому, возник в пустынях Центральной Азии и расселился в Среднюю Азию вместе с ксерофитными кустарничками рода *Salicola* в плиocene.

Ареалогический анализ 382 родов жесткокрылых под углом зрения дробного деления их на зоогеографические комплексы юго-запада Средней Азии позволяет подчеркнуть некоторые общие, наиболее характерные закономерности, и способствует пониманию особенностей состава и генезиса динной группы в регионе. В первую очередь обращает на себя внимание разнородность этой фауны, в формировании которой принимают участие разные группы: космополитная - 11,2% от общего родового состава колеоптерофауны, пантропическая - 1,5%, палеотропическая - 7,6%, голарктическая - 9,1%, древнесредиземноморская - 28,3%, центральноазиатская - 3,9%, ирано-туранская и ирано-жнотуранская - 4,7%, эндемичная и субэндемичная группы - 27,7%. Как явствует из приведенных данных, основу колеоптерофауны региона составляют древнесредиземноморские роды (28,3%) и группа эндемичных и субэндемичных родов (27,7%), а последняя, вместе с ирано-туранскими и ирано-жнотуранскими родами, близкими по происхождению к субэндемикам, составляет 32,4%. Приведенные данные убедительно свидетельствуют о том, что колеоптерофауна юго-запада Средней Азии формировалась преимущественно на всем протяжении Древнего Средиземноморья, при этом максимум морфогенетического разнообразия приходился на Среднюю Азию, в том числе и на территорию Туркменистана.

6.4. Основные этапы формирования колеоптерофауны

Истоки формирования колеоптерофауны юго-запада Средней Азии, как и фауны этого региона в целом, следует проследивать с конца мела-начала палеогена, с периода становления территории Средней Азии как константы суши.

I. Первый, начальный этап формообразования современной колеоптерофауны происходил на основе древней, раздельчатой верхнемеловой

морем, когда-то общей Евразийской фауны. По-видимому, самыми древними элементами фауны Туркменистана являются представители палеотропического корня из подсемейств *Carabinae*, *Agropyrinae*, *Otiorynchina*, имеющие автохтонное происхождение (*Trichocellus hauseri*, *Lascon fumebris*, виды рода *Tanymecus* и др.), или свойственные преимущественно Сахаро-Гобийской пустынной подобласти (*Ascalpus laviceps*, *Drasterius bimaculatus*, *Scleropatrum turanicum*, *Chlarophanus immeritus* и др.), которые, вероятно, являются либо верхнемеловыми, либо эоцен-олигоценными реликтами.

2. Второй этап формирования фауны наступил в позднем олигоцене, когда регрессия освободила Каракумы и почти всю территорию Туркменистана, кроме Западного Копетдага. В этот период, в условиях тропической саванны и аридной области, на основе пантропических и палеотропических родов, вероятно, начинается формирование автохтонных элементов. К этому времени следует, по-видимому, отнести формирование родов *Stenolepta*, *Ammozoum*, *Neocardiphorus*, *Hauserella* и др. Проникновение первых средиземноморских элементов на территорию Туркменистана также предположительно можно датировать эоцен-олигоценом, когда уже функционировала Кавказская суша, а "среднеазиатская палеогеновая провинция была частью одной более или менее однородной экологической области, которая простиралась в юго-западном направлении через Переднюю Азию до Испании и на юго-восток до Передней Индии" (Коровин, 1934а).

3. Третий этап — миоцен, характеризуется рядом трансгрессий и регрессий, орогенетическими поднятиями и постепенно нараставшей аридизацией климата. Длительная изоляция островных территорий (Большой Балхан, Мангышлак, Устюрт, Западный Копетдаг) в период трансгрессий способствовала формированию ряда эндемичных форм, многие из которых, по-видимому, дошли до нашего времени (*Harpalus sublaevigatus*, *Cardiphorus balchanensis*, *Turkmenochelops balchanensis*, *Turanocryptus belovi*) и др.

4. Четвертый этап формирования коелоптерофауны начинается в конце миоцена — начале плиоцена (кймерий), когда вследствие иссушения и обмеления Каспия, превратившегося в два озера, возникает прямая сухопутная связь, через "мост" соединяющая Кавказ и Среднюю Азию севернее линии Апшерон-Красноводское плато. Создается условия для встречного движения форм фауны и флоры и взаимного обмена элементами. К этому периоду приурочено формирование родов *Neorangus*,

Xanthomelina, эндемичных видов из переднеазиатских родов *Dendacus* и *Probatiscus*, *Pseudoisomerus* и др., материалом для которых послужили мигранты Переднеазиатского и Кавказского происхождения.

5. Пятый этап формирования колеоптерофауны связан с миграциями в регион (в плиоцене) через Малую Азию, имевшую постоянную связь с Аравийской сучей и Африкой, средиземноморских и североафриканских видов по южному берегу Каспия в период начинающейся активизации орогенетического процесса формирования Эльбурса. К этим видам следует отнести, в первую очередь, *Harpalodema eremicola*, *Egadroma marginale*, *Cardiophorus syriacus*, *C. basistratus*, виды родов *Thriptera*, *Pimelia*, *Isocleonus*, *Mesaspis* и др. Преодолеть пустынные пространства на севере и востоке для перехода в мезофитные биотопы предгорий и гор восточных районов Туркменистана и Средней Азии эти формы просто не смогли бы.

6. Шестой – бурный этап автохтонного видообразования приурочен к плейстоцену–голоцену, периоду относительно частых смен плювиальных и ксеротермических эпох, вызванных периодическими оледенениями севера Евразии. Именно плейстоценом, очевидно, можно датировать возникновение множества таких узколокализированных эндемиков, как *Taphoxenus gracillimus*, *Curtonotus medvedevi*, *Melanotus kopetdagensis*, *Cardiophorus kugitangi*, представителей родов *Gnathosia*, *Penthicus*, *Larinus badkhyensis*, *Centorthynchus margaritae*, *Bradylatus (Nothops) turkmenicus* и др.

7. Последний, завершающий этап формирования современной фауны продолжается в рецентное время и характеризуется заметным обеднением фаунистических комплексов вследствие влияния на них интенсивной хозяйственной деятельности человека (химизация сельского хозяйства, мелиорация и сброс дренажных вод, распашка новых земель, вырубка тугайных лесов, перерыв скота, экологический кризис в зоне Приаралья). Это вызывает насущную необходимость организации работ по кадастру животного мира в целом, выявления редких и исчезающих видов, разработке мероприятий по сохранению их биоразнообразия.

6.4. Научные основы сохранения биоразнообразия юго-запада Средней Азии

Разработка природоохранных мероприятий в исследуемом регионе приобретает особую актуальность в связи с нарастающим антропогенным прессом. При этом с особой остротой встает вопрос о путях и формах сохранения биологического разнообразия на заповедных и неза-

поведных территориях.

В диссертации охарактеризована географическая сеть всех заповедников Туркменистана; их современная площадь, приведены сведения о растительном и животном мире эталонных территорий и выявлены виды жесткокрылых насекомых, подлежащих включению во второй том Красной книги Туркменистана. Разработаны мероприятия, необходимые для территориальной оптимизации всех заповедников региона, гарантов сохранения биологического разнообразия юго-запада Средней Азии.

ВЫВОДЫ

1. В результате фаунистического исследования жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Elateridae, Tenebrionidae, Curculionidae) юго-запада Средней Азии к настоящему времени выявлено 1367 видов 382 родов, из которых 111 видов указываются для региона впервые, 104 вида исключены из списков фауны. 21 вид жуков-щелкунов описаны как новые для науки, идентифицированы и описаны ранее неизвестные личинки 15 видов жесткокрылых, для 7 видов жесткокрылых установлен статус новых для науки. Семейство Carabidae представлено 109 родами и 430 видами, Elateridae - 17 родами и 87 видами, Tenebrionidae - 114 родами и 360 видами, Curculionidae 142 родами и 490 видами.

2. Анализ географического распространения большинства видов позволил выделить 20 фаунистических комплексов для Carabidae, 10 - для Elateridae, 19 - для Curculionidae. Основу колеоптерофауны всех рассматриваемых семейств юго-запада Средней Азии составляют группы видов с дрейнесредиземными и среднеазиатскими типами ареалов, включая значительное число эндемичных и субэндемичных видов и родов. Ареалы представителей Elateridae не выходят за пределы Палеарктики.

3. Космополитные и самые древние корни происхождения установлены для 43 родов жесткокрылых (11,2%). Тропические имеют 35 родов (9,2%), Голарктические и Транспалеарктические - 35 (9,2%) и 23 родов (1,6%) соответственно, Древне-Средиземноморские - 108 родов (28,2%), Эндемичные и субэндемичные роды составляют 32,5% фауны, или 124 рода, Центральноазиатские - 15 родов (3,9%).

4. Территория юго-запада Средней Азии является очагом возник-

новения 27 родов жесткокрылых: Carabidae - Brachypangus, Discop-
tera, Elateridae - Neocardiophorus, Natomelus, Tenebrionidae -
Ammozoum, Leptosphaena, Dengitha, Eschatostena, Reitterella,
Sternodes, Argyrophana, Meladiesia, Remipedella, Aphaleria, Wei-
sea, Asiocedius, Turkmenohelops, Curculionidae - Mesostylus, Pa-
rastylus, Amsostylus, Xerodexia (Hemidexia), Hauserella, Conia-
trichus, Tatyenia, Bariscelis, Turanocryptus, Tscherepanovia.

5. Сравнительно высокая степень видового (174 вида, или 13%) и родового (34 рода, или 9%) эндемизма колеоптерофауны юго-запада Средней Азии позволяет считать Среднюю Азию древним центром происхождения аридной, особенно псаммофильной, фауны. Она оказала влияние на фауну пустынь Центральной и Передней Азии, а также Северной Африки.

6. В дополнение к исследованиям О.Л.Крыжановского (1965) выявлено, что на территории Средней Азии существует пять очагов эндемизма: в песчаных пустынях, увлажненных солончаках, интразональных биотопах, эфемерных предгорьях и горах.

7. Фауна гор Западного Копетдага и Больших Балхан сравнительно молода, и многочисленнее здесь эндемики имеют преимущественно видовой ранг, за исключением эндемичных родов Turkmenohelops, Turanocryptus, Tscherepanovia.

Наличие общих видов жесткокрылых в Западном Копетдаге и на Б.Балхане позволяет говорить о древней связи этих массивов с миоценом, что подтверждает вывод М.С.Гилярова (1979): биогеографически самая западная граница горных систем Средней Азии не Копетдаг, как это обычно принимается, и не Малый Балхан, как считал Л.С.Берг (1952), а Большой Балхан. Это - переходная фауна между Средней и Передней Азией.

8. Экологический анализ жесткокрылых позволил выделить:

8.1. Для жуелиц - 22 группы жизненных форм. Преобладают зоофаги (72%), миксофитофаги составляют 27,8%, класс симфилов-мирмекофилов представлен 1 видом (0,2%).

Сопоставление спектров жизненных форм в различных ландшафтах свидетельствует о длительном влиянии аридного климата на развитие жуелиц юго-запада Средней Азии. Это выражается в сохранении доминирующих форм по мере поднятия от равнин к горам, и объясняется адаптацией к ксерофильным условиям продвинутых форм, характерных для аридных равнин и гор. В экологическом отношении при различном

диапазоне адаптации среди выделенных групп жуков доминируют представители горной и пустынной фауны, преимущественно ксерофильные виды.

Сравнительный анализ карабидофауны Таджикистана и Туркменистана (коэффициент общности их фаун составляет 28,1%) свидетельствует о том, что первоначально они развивались на общей основе, но в дальнейшем пути их развития разошлись.

8.2. Для щелкунов – 7 экологических групп, которые включают 2 подгруппы. Основу фауны составляют открытоживущие пустынные и горные виды. Среди них отмечено самое большое число локальных эндемиков, преимущественно в родах *Cardiophorus* и *Melanotus*. Наличие значительного числа видов среднеазиатского корня в горах и пустынных районах региона свидетельствует о большой роли в формировании их фауны автохтонного видо- и формообразовательного процесса. Сравнительный анализ элатеридофауны Таджикистана и Туркменистана (коэффициент общности их фаун составляет 31%) позволяет заключить, что видообразование в роде *Cardiophorus* интенсивнее протекало на юго-западе, а в роде *Melanotus* – на юго-востоке Средней Азии.

8.3. Для долгоносиков – 7 экологических групп, включающих 8 подгрупп. Основу фауны составляют пустынные ксерофильные виды, обитающие во всех аридных и семиаридных биотопах и развивающиеся преимущественно на генеративных органах древесно-кустарниковой и травянистой растительности. Псаммобийная фауна долгоносиков, как и других групп жесткокрылых, неоднородна, характеризуется четкой приуроченностью эндемичных видов к определенному типу растительности. Несколько родов формируют аллопатрические видообразующие виды в западной и восточной частях Каракумов.

9. Выявлены или уточнены центры многообразия 382 родов и 1367 видов жуков в пределах их ареалов, а также пути проникновения их на территорию региона.

10. На основании анализа состава зоогеографических комплексов, центров происхождения и экологических фаун модельных семейств жесткокрылых Среднеазиатского региона можно представить следующую этапность формирования колеоптерофауны Средней Азии:

10.1. Первый этап формирования современной колеоптерофауны происходил в конце мела-начале палеогена на основе древней, разветвленной верхнемеловым морем, когда-то общей Евразийской фауны.

По-видимому, самыми древними элементами фауны региона являются представители палеотропического корня, имеющие автохтонное происхождение, или свойственные преимущественно Сахаро-Гобийской пустынной подобласти.

10.2. Второй этап формирования колесптерофауны региона датируется поздним олигоценом, когда регрессия освободила Каракумы и почти всю территорию Туркменистана, кроме Западного Копетдага. В этот период, на основе пантропических и палеотропических родов, вероятно, начиналось формирование автохтонных элементов. Проникновение первых средиземноморских элементов на территорию Туркменистана также предположительно можно датировать эоценом-олигоценом, когда уже функционировала Кавказская суша и Среднеазиатская палеогеновая провинция.

10.3. Третий этап — миоцен, связан с рядом трансгрессий и регрессий моря и орогенетическими поднятиями. Эндемичные виды формируются на изолированных островах (Большой Балхан, Западный Копетдаг, Устюрт, Мангышлак).

10.4. Четвертый этап формирования колесптерофауны связан с взаимным обменом элементов Среднеазиатского, Малоазиатского и Кавказского происхождения и обусловлен возникновением прямой сухопутной связи по линии Красноводское плато—Ашшерон в конце миоцена—начале плиоцена (киммерий).

10.5. Пятый этап формирования колесптерофауны приурочен к плиоцену и связан с миграциями в регион через Малую Азию, имевшую постоянную связь с Аравийской сушей и Африкой, средиземноморских и североафриканских видов по южному берегу Каспия в период активизации орогенетического процесса формирования Эльбурса.

10.6. Шестой — бурный этап автохтонного видообразования приурочен к плейстоцену—голоцену и происходил под влиянием смен плейвальных и ксеротермических эпох, вызванных периодическими оледенениями севера Евразии.

10.7. Завершающий этап формирования современной фауны продолжается в рецентное время и характеризуется заметным обеднением биоразнообразия вследствие влияния на природные комплексы интенсивной хозяйственной деятельности человека.

II. Создан Банк данных о *Carabidae*, *Elateridae*, *Curculionidae* юго-запада Средней Азии с указанием их систематического положения, распределения по ландшафтам, экологических группировок, типов ареалов.

12. Обоснованы мероприятия по охране редких и исчезающих ви-

дов растений, животных и в целом охраняемых природных комплексов.

Выявлены виды жесткокрылых насекомых, подлежащих включению во второй том Красной книги Туркменистана, и предложены необходимые меры для территориальной оптимизации всех заповедников Туркменистана, гарантов сохранения биологического разнообразия Средней Азии.

13. Составлены оригинальные определительные таблицы жуков-щелкунов и их личинок – потенциальных вредителей сельскохозяйственных культур.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Кузнецов В.И., Атамурадов Х.И., Фет В.А. Локальные светолоушки для выяснения микробиотопического размещения беспозвоночных. //Роль животных в функционировании экосистем.-М.: Изд-во АН СССР, 1975, с. 212-213.

2. Атамурадов Х.И. К фауне жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) Бадхиза.//Тез.докл.Республ.научн.-теорет.конф. молодых ученых Туркменистана.-Ашхабад, 1978, с. 115.

3. Атамурадов Х.И. Материалы к изучению жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Бадхиза.//Тез.докл. У Республ.научн.-практ.конф. молодых ученых Туркменистана.-Ашхабад, 1980, с. 140.

4. Атамурадов Х.И. Новые и малоизвестные для фауны Бадхиза жуки-щелкуны (Coleoptera, Elateridae).//Вестн. зоологии.- 1980.- № 6.- с. 25-29.

5. Долин В.Г., Атамурадов Х.И. Два новых вида жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) из Бадхиза //Вестн. зоологии. - 1980.- № 2. - с. 81-84.

6. Атамурадов Х.И. Распределение кужелиц на типичных сероземах фиштанников Бадхиза//Проб. почвенной зоологии. - Тез.докл. УП Всесоюзн.совещ.-Киев.- 1981. с. 18-19.

7. Атамурадов Х.И. Эколого-фаунистическая характеристика чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Бадхиза //Изв. АН ТССР. Сер. биол.наук.- 1981. - № 6. - с. 53-61.

8. Атамурадов Х.И., Печень В.И. О листогрызущих жуках-долгоносиках (Coleoptera, Curculionidae) фиштанников Бадхиза //Изв. АН ТССР. Сер. биол.наук. - 1981.- № 6. - с. 126-128.

9. Атамурадов Х.И. Жесткокрылые насекомые (Coleoptera) почвенных пещер и герпетобия Бадхиза //Автореф. дисс..... канд.биол. наук. - Киев, 1981. - 22 с.

10. Атамурадов Х.И. Клубеньковые долгоносики рода *Sitona* Germ. фауны Бадхиза и их хозяйственное значение //Изв. АН ТССР. Сер. биол.наук. - 1984. - № 2. - с. 77-80.

11. Атамурадов Х.И. Животное население почв аридных экосистем Южной Туркмении. //Пробл. почвенной зоологии. - Тез.докл. УШ Всесоюзн.совещ. - Кн. I. - Ашхабад. - 1984. - с. 17-18.

12. Атамурадов Х.И. Ландшафтное размещение и структура комплексов почвенной мезофауны в субтропических экосистемах Южной Туркмении (Бадхиз). //Совр. пробл. географии экосистем. - Тез.докл. Всесоюзн.совещ. - М. - 1984. - с. 244-245.

13. Атамурадов Х.И. Заповедники Туркменской ССР. Бадхизский. //Стационарные исследования геосистем. - М. - 1984. - с. 167-168.

14. Атамурадов Х.И. Предварительные данные по видовому составу жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Туркмении. //IX съезд ВЭО. Ч. I. - Киев. - 1984. - с. 33.

15. Долин В.Г., Атамурадов Х.И. Новые виды жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) из Юго-Восточного Туркменистана. //Изв. АН ТССР. Сер. биол.наук. - 1986. - № 2. - с. 69-71.

16. Атамурадов Х.И., Крыжановский О.Л. Материалы по фауне и экологии жукелиц Бадхиза //Изв. АН ТССР. Сер. биол.наук. - 1987. - № 5. - с. 23-26.

17. Долин В.Г., Атамурадов Х.И. Новые виды жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) из Копетдага. //Изв. АН ТССР. Сер. биол.наук. - 1987. - № 4. - с. 74-77.

18. Рустамов А.К., Атамурадов Х.И. Чудесный уголок нашей Родины. //Охота и охотничье хозяйство. - 1987 - № II. - с. 18-20.

19. Атамурадов Х.И. Жуки-щелкуны и меры борьбы //Агропром. комплекс Туркменистана. - Ашхабад. - 1988. - № 8. - с. 35.

20. Атамурадов Х.И. Эндемичные и малоизученные беспозвоночные животных Бадхиза. //Редкие и малоизученные животные Туркменистана. - Ашхабад:Илим. - 1988. - с. 161-176.

21. Крыжановский О.Л., Атамурадов Х.И. Состав фауны жукелиц (Coleoptera, Carabidae) Западного Копетдага и ее зоогеографические особенности. //Матер. научн. конф. 13-16 октября 1988 - Махачкала. - 1988. - с. 45-47.

22. Нелесова М.Г., Атамурадов Х.И. Учебно-полевая практика по зоологии беспозвоночных для студентов I и II курсов. //Ашхабад: Мин-во высш. и средн. спец. обр. Туркм. ССР. - 1988. - 50 с.

23. Атамурадов Х.И. Состав фауны Гяурского питомника и ее особенности. //Тез.докл.Всесоюзн.совещ. по пробл. кадастра и учета животного мира. - Уфа. - 1989. - с. 7-9.

24. Атамурадов Х.И., Непесова М.Г., Курбаннепесова Г.М. К видовому составу жуков-долгоносиков Туркмении. // Эколого-фаунистич. изуч. животн. мира Туркменистана. - Ашхабад. - 1989. - с. 4-20.

25. Крыжановский О.Л., Атамурадов Х.И. Обзор фауны жукелиц (Coleoptera, Carabidae) Западного Копетдага и ее зоогеографические особенности. Сообщ. I. //Изв. АН ТССР. Сер. биол.наук. - 1989. - № I. - с. 8-17.

26. Крыжановский О.Л., Атамурадов Х.И. Обзор фауны жукелиц (Coleoptera, Carabidae) Западного Копетдага и ее зоогеографические особенности. Сообщ. 2. //Там же. - 1989. - № 6. - с. 24-35.

27. Долин В.Г., Атамурадов Х.И. Новые виды жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae) из Туркмении. //Там же. - 1989. - № 4. - с. 33-41.

28. Атамурадов Х.И. Новый вид жука-шелкуна (Coleoptera, Elateridae) из Кугитанга. //Вестн. зоологии. - 1990. - № 3. - с.82-84.

29. Атамурадов Х.И. Видовой состав редких и малоизученных жесткокрылых насекомых (Coleoptera: Carabidae, Elateridae, Tenebrionidae, Curculionidae) заповедников Туркменистана. //Тез.докл. Всесоюзн.конф. "Заповедники СССР - их настоящее и будущее". Ч.III. - Новгород. - 1990. - с. 15-17.

30. Атамурадов Х.И. Видовой состав жуков-долгоносиков фауны Туркменистана. // Охрана природы Туркменистана. - Вып. 7. - Ашхабад: ТуркменНИТИ. - 1990. - с. 127-183.

31. Атамурадов Х.И. Определитель жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae) Туркменистана. // Там же. - с. 183-206.

32. Атамурадов Х.И. Фаунистический анализ жукелиц Туркменистана. //Фауна и экология жукелиц. -Тез.докл. III Всесоюзн. карабидологич.совещ. - Казанев. - 1990. - с. 76.

33. Атамурадов Х.И. Эндемичные долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) фауны Туркмении и вероятные пути их происхождения. //Успехи энтомол. в СССР: Жесткокрыл. насекомые. - Матер. X съезда ВЭО. - Л. - 1990. с. II-12.

34. Атамурадов Х.И. История изучения фауны жесткокрылых насекомых (Coleoptera: Carabidae, Elateridae, Tenebrionidae, Curculio-

nidae) Юго-Запада Средней Азии.//Изв. АН СССР. Сер. биол.наук.- 1991 - № 5. - с. 16-24.

35. Атамурадов Х.И. Экологическая характеристика и распределение почвообитающих жесткокрылых в основных типах фишашников Бадхиза.//Природа Бадхиза. - Ашхабад: Туркменистан. - 1992. - с. III-I46.

36. Атамурадов Х.И. Описание личинок жуков-щелкунов подсем. Cardiophorinae (Coleoptera, Elateridae) из Средней Азии.//Энтомол. обзор. - 1992. - Т. 71. - Вып. 4. - с. 789-792.

37. Атамурадов Х.И., Долин В.Г. Основные этапы формирования элатеридофауны (Coleoptera) Туркменистана.//Экология и распределение насекомых Туркменистана. - Ашхабад: Илим. - 1992. - с. 7-15.

38. Макаров К.В., Атамурадов Х.И. Биология и преимагинальные стадии *Carabus (Mimoscarabus) roseni* (Coleoptera, Carabidae). //Вестн. зоологии. - 1994. - № 3. - с. 57-65.

39. Долин В.Г., Атамурадов Х.И. Жуки-щелкуны (Elateridae) Туркменистана.//Киев: Институт зоологии НАН Украины. - 1994. - 177с.

40. Kryzhanovsky O.L. and Atamuradov Kh.I. Zoogeography of Coleoptera in Turkmenistan.// Biogeography and Ecology of Turkmenistan. - 1994. - Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, Netherlands. - p.403-418.

41. Atamuradov Kh.I. Paleogeography of Turkmenistan.// Biogeography and Ecology of Turkmenistan. - 1994. - Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, Netherlands. - p. 49-64.

Atamuradov

Анотація

Атамуратов Хабібулла Ішчанович -

Особливості складу та формування колеоптерофауни Південного Заходу Середньої Азії /на прикладі родин Carabidae, Elateridae, Tenebrionidae, Curculionidae/.

Вперше узагальнені результати багаторічного вивчення твердокрилих родин Carabidae, Elateridae, Tenebrionidae та Curculionidae Середньої Азії та зокрема проведено таксономічну ревізію вказаних родин Південного Заходу Середньої Азії. В фауні регіону встановлено 1367 видів з модельних родин, з яких 111 видів зареєстровано тут вперше, 102 види виключено з фауністичних списків, 21 вид жуків-коваликів описані як нові, та описані раніш невідомі личинки 15 видів коваликів та турунів.

На базі наслідків зоогеографічного аналізу, вивчення екологічних угруповань твердокрилих модельних родин обґрунтована гіпотеза походження та етапного фауногенезу колеоптерофауни регіону з врахуванням даних про розвиток рельєфу, клімату та рослинності регіону в палеогеографічному аспекті. Розроблені та опубліковані таблиці для визначення жуків-коваликів та їх личинок фауни Туркменістану. Створено банк даних фауни жуколиць /430 видів/, коваликів /87/, слоників /490 видів/, виявлено рідкісні та зникаючі види та розроблено обґрунтування заходів, необхідних для їх збереження.

The Abstract.

Habibulla Atamuradov.

The peculiarities of structure and formation of coleopterofauna of South-Western Middle Asia /by the examples of families of Carabidae, Elateridae, Tenebrionidae, Curculionidae/.

The faunistic structure of hard winged families Carabidae, Elateridae, Curculionidae of South-Western Middle Asia was investigated for the first time and their taxonomic inspection was carried out. In the fauna of region 1347 species and 382 genuses were fixed, among them 111 species were Marked for the first time, 102 species were struck off the faunistic lists, 21 species Elateridae were described as new for science, and also formerly unknown larvae of 15 species of hard winged were described.

In the virtue of zoogeographic and ecologic analysis was suggested the hypothesis of the origin and main stages of formation of coleoptero-fauna of the region with calculation of facts in the history of development of relief, climate and vegetation in paleogeographic aspect. The definite tables of imago and larvae of Elateridae from.

Turcmenistan were made up. The Bank of facts about Carabidae (430 species), Elateridae (87 species), Curculionidae (490 species) was founded, rare and disappearing species of hard-winged were ascertained and carried out necessary measures for their preservation.

Заказ № 1/06 № А-01073 Тираж 100

Индивидуальное предприятие «ГАРЛАВАЧ»
744012 г. Ашгабат, ул. Советских пограничников, 92а.

AB 31.783

AB 31.783