



УДК 595.733

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

ZOOGEOGRAPHICAL ZONING OF THE MEDITERRANEAN AND ADJACENT TERRITORIES

Х.А. Кетенчиев

H.A. Ketenchiev

Кабардино-Балкарский государственный университет,
ул. Чернышевского, 173, Нальчик, Кабардино-Балкария 360004 Россия
Kabardino-Balkarian State University,
Chernyshevsky str., 173, Nalchik, Kabardino-Balkaria 360004 Russia

Резюме. В статье, на основе проведенного анализа состава и распределения одонатофауны, предлагается средиземноморскую зоогеографическую подобласть разделить на 5 провинций: Кавказскую, Южно-Европейскую, Пиренейскую, Азиатскую и Африканскую. Уточнена схема зоогеографического районирования суши на основании распространения стрекоз.

Abstract. Aim. The article considers the zoogeographical zoning of the Mediterranean and adjacent territories with the purpose of specification of the scheme of zoogeographic zoning of land on the basis of the distribution of dragonflies.

Methods. Use common methods of entomological research, mapping and analysis of the fauna.

Results. On the basis of our analysis of the composition and distribution of odonatofauna Mediterranean zoogeographical subregion is offered to divide into 5 provinces: Caucasian, South-European, Pyrenees, Asian and African. Analysis of the existing schemes zoning of land based on the distribution of taxa dragonflies, installed the advantages and disadvantages presented by different authors, the result of which is proposed to change the borders between the Holarctic and Subholarctic areas of the Boreal fauna Kingdom (BFK). It is connected with the fact that the dividing them into subdomains and evaluation role in the establishment of regional odonatofauna not always convincing. In this regard, the article proposed to abolish the Holarctic region sub-region: European and Mongolian-Kazakh, and in Subholarctic - add 1 sub-region of Central Asia. In a new form Subholarctic region becomes clear and logical configuration, but her name becomes inadequate, therefore, we re-name it in Paleosub-tropical.

The scope of the results. In fundamental research on systematics of animals, ecology and biogeography.

Main conclusions. Based on the study of the composition and distribution of taxa of dragonflies in the Mediterranean and adjacent territories proposed the division of the Mediterranean subregion 5 provinces and refined scheme of zoogeographic zoning of land.

Ключевые слова: стрекозы, состав, распределение, Кавказ, Средиземноморье.

Key words: Odonata, composition, distribution, Caucasus, Mediterranean.

Средиземноморье – регион с оригинальной и богатейшей флорой и фауной, представляющий огромный биогеографический интерес и в целом являющийся единой территорией в фауногенетическом отношении, однако в силу различий в орографии, гидрографической сети, особенностей ландшафтов и климата отдельные его части имеют свою специфику. Соответственно, и состав фауны стрекоз разных присредиземноморских территорий имеет свои оригинальные черты. Географическое положение Средиземного моря на стыке Европы, Азии и Африки определяет прежде всего подразделение присредиземноморских территорий на европейскую (Пиренейский полуостров, Герцинская Франция, Апеннинский полуостров, Альпийско-Карпатская страна, Балканский полуостров) азиатскую (Кавказ, Армянское нагорье, Малоазиатское нагорье, Левант, Иранское нагорье) и африканскую (Атласские горы, дельта Нила) части (рис. 1). Такое общегеографическое деление региона удобно и для анализа его одонатофауны.

В результате полевых исследований, анализа литературных источников и коллекционных материалов в составе средиземноморской одонатофауны мы насчитываем 179 видов, относящихся к 54 родам и 10 семействам. Более четверти средиземноморской фауны стрекоз представлено политипическими видами. Эти 40 видов образуют в общей сложности 106 подвидов, зарегистрированных для анализируемой территории.

По видовому богатству перечисленные выше территориальные выделы распределены следующим образом: наиболее богато – 93 вида – Иранское нагорье, на втором месте – 86 видов – Кавказ. Близки к ним по этим показателям Малоазиатское нагорье

(84 вида) и Альпийско-Карпатская горная страна (82 вида). В фаунах Леванта и Франции насчитывается по 78 видов, на Пиренейском полуострове – 71 вид, на Армянском нагорье – 70, в Атласских горах – 66, на Балканском полуострове – 64, на Апеннинском полуострове – 63 и в дельте Нила – 44 вида.

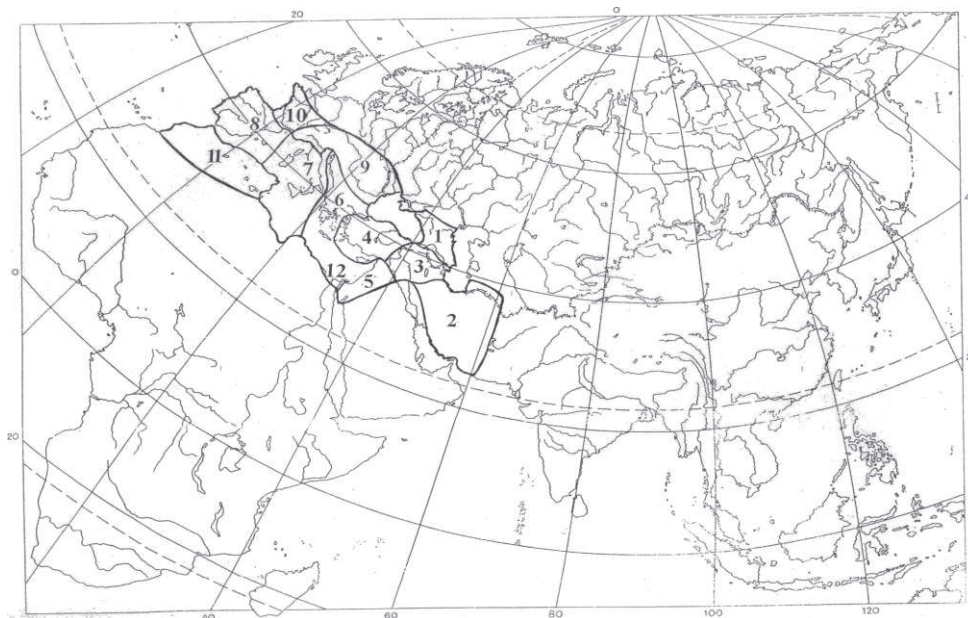


Рис. 1. Положение Средиземноморья в принятых нами границах (Средиземноморская подобласть Палеосубтропической фаунистической области) и деление региона на физико-географические районы: 1 – Кавказ; 2 – Иранское нагорье; 3 – Армянское нагорье; 4 – Малоазиатское нагорье; 5 – Левант; 6 – Балканский полуостров; 7 – Апеннинский полуостров; 8 – Пиренейский полуостров; 9 – Альпийско-Карпатская страна; 10 – Герцинская Франция; 11 – Атласские горы; 12 – дельта Нила

Таким образом, фауна самого богатого региона – Иранского нагорья – насчитывает более чем в два раза больше видов, чем самого бедного – дельты Нила.

Этот чисто количественный анализ показывает максимальное богатство одонатофаун азиатской части Средиземноморья, включая Кавказ.

Богаты видами регионы южной Европы: Альпийско-Карпатская горная страна, Франция, Балканский и Апеннинский полуострова. По обилию видов сопоставима с ними фауна Пиренейского полуострова, заметно обеднена фауна африканского побережья Средиземного моря, особенно в его восточной части, где в дельте Нила известно всего 44 вида стрекоз.

Самые крупные и принципиальные особенности региональных одонатофаун следующие.

Только для азиатского Средиземноморья известны роды: *Anormogomphus*, *Cephaloaeschna*, *Acisoma*, *Calienemia*, *Agriocnemis*. Видов, свойственных только Восточному Средиземноморью, насчитывается 37.

Только на Пиренейском полуострове встречается 5 видов стрекоз, и преимущественно ему свойственен род *Oxygastra*.

Для Южной Европы без Пиренейского полуострова характерно 13 видов стрекоз и специфический для нее род *Nehalennia*.

Только Кавказу свойственно по крайней мере 4 эндемичных вида и максимально смешанный характер одонатофауны в целом.

Для африканского побережья Средиземноморья специфичны роды *Nesciotemis* и *Pseudagrion*; видов, свойственных только этой территории, насчитывается 9.

Правда, западная часть африканского Средиземноморья (Атласские горы) и его восточная часть (дельта Нила) существенно отличаются друг от друга. В частности, Ат-

Ласские горы через пиренейскую фауну тесно связаны с европейским Средиземноморьем, тогда как дельта Нила испытывает сильное влияние фауны азиатского Средиземноморья, более насыщена элементами эфиопской фауны и очень слабо связана с европейской одонатофауной.

Однако учет таких общих черт, как обеднение африканских территорий евразийскими фаунистическими элементами и заметное присутствие в ней эфиопских, позволяет расценивать Атласские горы и дельту Нила как единую африканскую провинцию Средиземноморской фаунистической подобласти.

С учетом этих региональных особенностей, а также наличия на каждой из перечисленных территорий эндемичных видов и подвидов (а в ряде случаев и родов), можно разделить Средиземноморье на пять зоогеографических провинций: Пиренейскую, Южно-Европейскую, Кавказскую, Азиатскую и Африканскую (рис. 2).



Рис. 2. Зоогеографические провинции Средиземноморской подобласти

Палеосубтропической области Бореального фаунистического Царства (оригинал):

1 – Пиренейская; 2 – Южно-Европейская; 3 – Кавказская; 4 – Азиатская; 5 – Африканская

Для определения зоогеографического статуса Средиземноморья необходимо сделать беглый обзор географии стрекоз в глобальном масштабе. Географическому распространению стрекоз посвящена обширная литература, в которой доказано большое своеобразие географии этого отряда насекомых. Специфику распространения стрекоз объясняют прежде всего их древностью, высокой подвижностью, полифагией и обитанием в интразональных биотопах. Ориентируясь на принятые в одонтологии зоогеографические представления и схемы районирования, мы попытались соотнести с ними данные о распространении стрекоз в Средиземноморье и на сопредельных территориях, что позволило конкретизировать и уточнить некоторые положения «одонатогеографии».

Более или менее общепринятые схемы зоогеографического районирования основаны на распространении позвоночных животных. Общая биогеография суши, интегрирующая данные о распространении наземных позвоночных и растений, сталкивается с серьезными трудностями и противоречиями, связанными со спецификой пространственного распределения представителей этих различных царств живой природы. Однако еще больше несоответствий возникает при попытках «вписать» в эти ортодоксальные схемы те или иные группы беспозвоночных животных, отличающихся огромным разнообразием. Изучение распространения таких групп беспозвоночных, как моллюски (Старобогатов, 1970), пауки (Platnick, 1981), ручейники (Мартынов, 1922), стрекозы (Белышев, Ха-



ритонов, 1981, 1983а), привело к созданию частных зоогеографий, вносящих большой вклад в биогеографию.

Схема географического районирования суши на основании распространения стрекоз была разработана представителями отечественной одонтологической школы в результате многолетнего зоогеографического анализа мировой одонатофауны с привлечением палеогеографических данных (Белышев, 1956, 1957, 1959, 1960, 1961, 1963, 1965, 1969а, б, в; Белышев, Вержутский, 1969; Белышев, Харитонов, 1977а, б, 1978а, б, 1980а, б, 1981, 1982, 1983а, б, в и др.). По мере поступления новых материалов о составе и распространении одонатофауны эта схема в течение последнего десятилетия уточнялась и видоизменялась (Белышев и др., 1989; Харитонов, 1990; Попова, 1999).

Согласно разработкам перечисленных выше авторов вся мировая суша делится на две части самого высокого зоогеографического ранга, которые названы фаунистическими царствами: Бореальным (северным) и Меридиональным (южным). Границы между царствами и их внутреннее деление важны для зоогеографического анализа, поэтому мы дадим предельно краткое их описание, составленное по перечисленным выше публикациям, комментируя их в необходимых случаях.

При продвижении с запада на восток в Новом Свете граница Бореального и Меридионального фаунистических царств в виде широкой переходной полосы проходит через центральную часть полуострова Калифорния, горы Сьерра-Мадре и далее по Мексиканскому заливу через Флоридский пролив. На континенте точное проведение границы осложнено глубокими взаимопроникновениями элементов фаун обоих царств по склонам горных хребтов и морским побережьям меридионального простираения.

На Африканском континенте в состав Бореального фаунистического царства (далее – БФЦ) прежде включалась вся Северная Африка, лежащая к северу от тропика, но после работы Харитонova (1990) в БФЦ оставлены лишь Атласские горы, весь остальной континент и практически весь Аравийский полуостров остаются в пределах Меридионального фаунистического царства.

Более подробных комментариев требует положение границы БФЦ в Азии. От северной оконечности Персидского залива почти до устья Инда она совпадает с границей континента, но в бассейне Инда начинается стремительное выпадение из состава фауны бореальных таксонов. Фауна стрекоз бассейна Инда обеднена и насчитывает лишь около 60 видов, из которых почти половина бореальных. Однако на территорию полуострова Индостан не проникает ни один из типичных бореальных видов. Лишь немногим более десятка очень широко распространенных видов объединяют Индостан с Западной Азией. Из более чем 530 индийских видов лишь 6 проникают западнее бассейна Инда.

Таким образом, через правобережье Инда и далее по Гималаям к истокам реки Хуанхэ проходит демаркационная линия между двумя фаунистическими царствами. Восточнее граница БФЦ примерно проводилась по водоразделам рек Хуанхэ и Янцзы, все более расширяясь по мере приближения к Желтому морю и проходя по его побережью, Корейскому полуострову и острову Хонсю в виде широкой переходной полосы.

Бореальное царство изначально делилось на 2 фаунистические области: более северную Голарктическую и расположенную южнее Субголарктическую. Позже в ряде работ Б.Ф. Белышева американская часть Субголарктики была переименована и выделена в особую Сонорскую область.

Голарктическая область – самая обширная зоогеографическая область мировой суши, занимающая север американского и евразийского континентов. Для нее эндемичны 12 родов стрекоз, большинству из которых свойственны широкие циркумголарктические или трансконтинентальные ареалы. В целом фауна Голарктики однотипна, сравнительно бедна, исторически молода и одновозрастна.

Согласно всем публикациям Белышева и его соавторов (Белышев, 1956, 1957, 1959, 1960, 1961, 1963, 1965, 1969а, б, в; Белышев, Вержутский, 1969; Белышев, Харитонов, 1977а, б, 1978а, б, 1980а, б, 1981, 1982, 1983а, б, в; Belyshev, Haritonov, 1978, 1980), область делилась на 5 фаунистических подобластей: Канадскую, Европейскую, Европейско-Сибирскую, Монголо-Казахскую и Сибирскую. Харитонов (1990) показал нецелесо-



образность выделения Монголо-Казахской подобласти и, упразднив ее, провел по этой территории, захватывающей и часть средиземноморского региона, границу между Голарктической и Субголарктической областями, однако без подробной аргументации положения этой принципиально важной границы.

Фауна Канадской подобласти типично голарктическая. Здесь встречаются почти все роды, обычные и в евразийской части области.

Менее четко очерчены подобласти евразийской части области. Здесь явно выделяются два фаунистических комплекса, расположенных на противоположных краях Евразии: европейский – в Западной Европе и сибирский – в Восточной Сибири. Правда, отличия этих комплексов проявляются в основном лишь на видовом уровне. Европейская подобласть занимает значительную часть территории Западной Европы. Восточную границу подобласти проводят на юге по Подольской возвышенности по водоразделу Днестра и Днепра. На равнине граница продолжается в виде широкой переходной полосы от Вислы до Даугавы. К Европейской подобласти относится и южная часть Скандинавского полуострова.

Небольшой, но специфический набор видов сибирского фаунистического комплекса дал возможность очертить Сибирскую подобласть, занимающую почти всю Северную Азию. Западная граница подобласти на значительном протяжении совпадает с Енисеем, но имеет изгиб на запад на севере к устью Оби и на юге в обхват гор Восточного Алтая.

Между Европейской и Сибирской подобластями, имеющими в своей основе автохтонные фаунистические комплексы, остается огромная территория, включающая Восточную Европу, Западную Сибирь, Казахстан и значительную часть Монголии. Вся эта территория имеет один общий признак – почти полное отсутствие автохтонных фаунистических элементов. Фауна ее носит смешанный характер и состоит из видов, проникших в нее из Европейской и Сибирской подобластей, а также расположенной южнее Субголарктической области. Эту территорию прежние авторы выделяли в отдельную Европско-Сибирскую подобласть.

Сонорская область – наиболее самобытная по составу фауны область БФЦ. Она включает 45 родов, из которых 18 – эндемики. Виды 27 родов проникают на территорию Сонорской области из соседнего Меридионального фаунистического царства. Мощное автохтонное ядро наряду с большой примесью как голарктических, так и меридиональных фаунистических элементов придает фауне специфический облик, несмотря на ее историческую и фаунистическую неоднородность.

Богатство и своеобразие сонорской фауны ярко проявляется и в том, что в ней сосредоточено около 2/3 всего количества видов стрекоз БФЦ.

Субголарктическая область, как бы продолжая Сонору в Старом Свете, объединяет южные земли БФЦ, протянувшиеся полосой через север Африки и Евразию от Атлантического до Тихого океана. В ней смешиваются фауны двух царств, но основу составляют широко распространенные бореальные роды и виды (около 70 %).

Эту область традиционно разделяли на две подобласти: Средиземноморскую и Восточно-Азиатскую. Специфичность автохтонных фаунистических комплексов этих подобластей высока, но их объединяют сходный генезис и современная структура. Положение границы подобластей проблематично, потому что она пролегает в фаунистически мало обследованных и, главное, почти лишенных стрекоз высокогорных и пустынных областях Центральной Азии. Предполагается, что на этих почти безводных пространствах, в основном охватывающих Тибет и пустыню Гоби, располагается не просто граница подобластей, а обширный фаунистический разрыв, разделяющий средиземноморскую и восточноазиатскую одонатофауны (Бельшев и др., 1989).

Восточно-Азиатская подобласть включает южную часть бассейна реки Амур, Северо-Восточный Китай, большую часть Корейского полуострова, южные острова Курильской гряды, остров Хоккайдо и северную часть острова Хонсю. Южная часть Корейского полуострова и Японских островов относятся к переходной полосе между двумя фаунистическими царствами.



Средиземноморская подобласть включает северную часть африканского континента, лежащую севернее тропика, полуострова Южной Европы и острова Средиземного моря, переднеазиатские нагорья, значительную часть Средней Азии и западные окраины Центральной Азии.

Для Субголарктики в целом эндемичны 10 родов стрекоз, примерно равномерно распределенные между двумя ее подобластями.

Считается, что общая черта Сонорской и Субголарктической областей – их переходный характер между фаунами двух фаунистических царств, хотя и со значительным преобладанием бореальных элементов. Фауны этих подобластей древние по происхождению, о чем свидетельствует, в частности, обилие монотипических узкоареальных «осколочных» таксонов. В пределах БФЦ насчитывается 25 монотипических родов, из которых 15 сосредоточены в Сонорской области, 9 – в Субголарктической и лишь 1 – в Голарктической области. Таким образом, в БФЦ имеется 3 очага с проявлением монотипичности и родового эндемизма. Самый крупный – сонорский, затем средиземноморский и восточноазиатский. Эти очаги – явные дериваты древней третичной фауны. Фауна же Голарктики относительно молода.

Меридиональное фаунистическое царство разделяется на 4 области: Неотропическую, Эфиопскую, Ориентальную и Австралийскую. Каждая из этих областей имеет глубокую специфику в составе одонатофауны и характеризуется присутствием большого количества эндемичных родов и даже семейств стрекоз.

В основе описанной выше схемы зоогеографического деления суши на основании распространения стрекоз лежит не только анализ современной одонатофауны, но и представления об исторических преобразованиях среды ее обитания.

Формирование ареалов отдельных рецентных таксонов и целых фаун происходило в геологическом масштабе времени на фоне изменений географической обстановки. Изменение соотношения суши и моря, взаимного расположения континентов, перемены климата – все это влияло на распространение стрекоз и наложило глубокий отпечаток на современную его картину. Изучение генезиса фауны опиралось прежде всего на данные палеогеографических и палеоклиматических исследований.

В перечисленных выше работах для объяснения феноменов распространения стрекоз активно привлекалась получившая широкое признание в геологии теория тектоники литосферных плит, ранее называемая теорией Вегенера. Эта теория удовлетворительно объясняет динамику расположения материков, образовавшихся в мезозое в результате распада Пангеи. Для истории фауны важно, что в течение длительного времени Пангея разделялась древним океаном Тетис на две части: северную – Лавразию и южную – Гондвану. В современной фауне стрекоз северной и южной частей бывшей Пангеи имеются глубокие отличия, что побудило Бельшеву и Харитонову (1981) разделить мировую сушу на два фаунистических царства – Бореальное и Меридиональное, близко совпадающие с бывшими суперматериками Лавразией и Гондваной.

Приведенное выше деление на царства и далее на области представляется достаточно обоснованным и объективным. Однако граница между Голарктической и Субголарктической областями БФЦ, деление их на подобласти и оценка роли в становлении региональных одонатофаун не всегда убедительны, что прослеживается и в публикациях авторов этой схемы. На картах зоогеографического районирования суши, опубликованных Бельшевым (1963), Харитоновым (1990) и в их совместных работах (Бельшев, Харитонов, 1977б, 1981; Бельшев и др., 1989) (рис. 3), обнаруживаются существенные различия, особенно в положении границ Субголарктической подобласти.

Располагая материалами по одонатофауне Средиземноморья и некоторых сопредельных территорий, мы решили проанализировать распространение стрекоз в пределах южной полосы БФЦ и сопоставить его с существующими схемами зоогеографического районирования. Даже беглый взгляд на карты ареалов многих видов и родов обнаруживает, что большинство из них укладываются в пределы Сонорской и Субголарктической областей Бореального фаунистического царства, хотя при этом ряд таксонов проникает в южную полосу Голарктической области.



Это проникновение прослеживается почти на всем протяжении границы областей БФЦ. Так, например, только по роду *Sympetrum* в Западной Европе границу «нарушают» 3 вида (*S. fonscolombei*, *S. meridionale*, *S. depressiusculum*), на Кавказе, в Средней Азии и Казахстане – 4 (те же плюс *S. tibiale*), в бассейне Амура – 7 (*S. cordulegaster*, *S. eroticum*, *S. kunkeli*, *S. parvulum*, *S. uniforme*, *S. croceolum*, *S. depressiusculum*). Целый ряд примеров можно привести по другим родам и видам.

Создается впечатление, что значительная часть границы между Голарктической и Субголарктической областями проводится существенно южнее, чем она должна пролежать, и тем самым суживаются реальные пределы Субголарктической области.

Анализ распространения стрекоз на Кавказе приводит к необходимости изменения границы подобластей в этом регионе, о чем уже сообщалось по результатам организованных нами исследований (Порова, 1997; Попова, 1998, 1999). Ранее граница проводилась по южному склону Большого Кавказского хребта, но выявленное нами большое количество южных стрекоз на Северном Кавказе, в том числе *Selysiothemis nigra* Vander Linden, *Crocotthemis erythraea* Brulle, *Sympetrum tibiale* Ris, *S. meridionale* Selys, *S. depressiusculum* Selys, *S. fonscolombei* Selys и многих других, делает целесообразным смещение границы значительно севернее, с включением бассейнов рек Кубань и Кума в Субголарктическую подобласть.

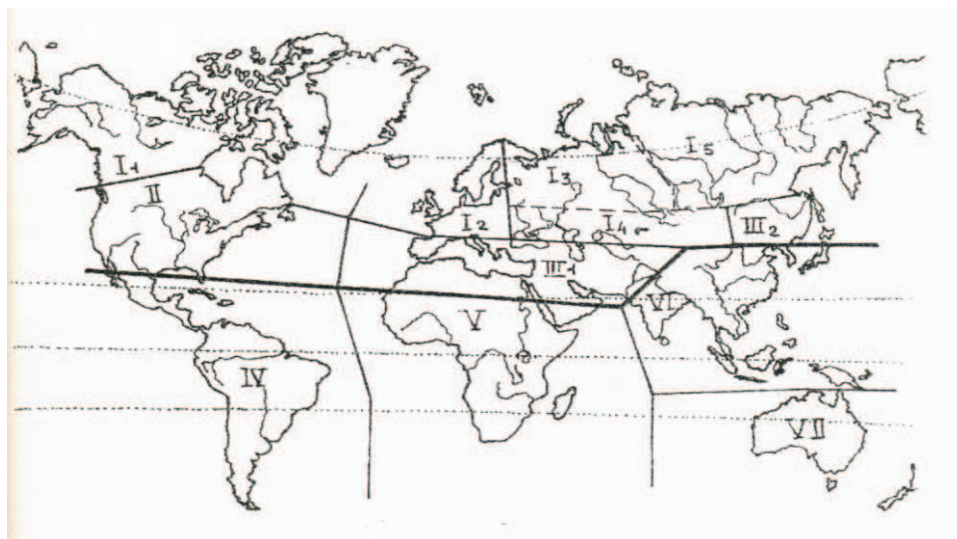


Рис. 3. Схема зоогеографического районирования суши

на основании распространения стрекоз (по Бельшеву, Харитонову, 1981):

Бореальное фаунистическое царство: I – Голарктическая область, подобласти:

1 – Канадская, 2 – Европейская, 3 – Европейско-Сибирская, 4 – Монголо-Казахская;

5 – Сибирская; II – Сонорская область; III – Субголарктическая область, подобласти:

1 – Средиземноморская, 2 – Восточно-Азиатская.

Меридиональное фаунистическое царство: IV – Неотропическая область;

V – Эфиопская область; VI – Ориентальная область; VII – Австралийская область

В Европе граница подобластей проводится таким образом, что к Субголарктической области относятся только полуострова и острова Средиземного моря, тогда как вся континентальная часть материка отнесена к Голарктической области. Однако значительную часть континентальной Европы занимают северные пределы ареалов многих средиземноморских видов. Кажется целесообразным смещение границы к северу и в этом регионе так, чтобы в Субголарктическую область были включены все бассейны рек средиземноморского стока, включая Дунай. В пользу такого решения говорят факты распространения многих видов из целого ряда родов (*Calopteryx*, *Coenagrion*, *Cordulegaster*, *Sympetrum* и др.), а также специфический характер природно-климатических условий не

только полуостровов (Пиренейского, Апеннинского и Балканского), но и всей Южной Европы.

Аналогичная ситуация наблюдается и в азиатской части БФЦ, где целый ряд таксонов, в частности видов рода *Sympetrum*, особенно на Дальнем Востоке (*S. cordulegaster*, *S. frequens*, *S. croceolum*, *S. depressiusculum*, *S. eroticum*, *S. imitans*, *S. uniforme*), «не вписывается» в пределы традиционно обозначенной Субголарктической области.

Обращает на себя внимание и тот факт, что все предыдущие авторы определяли положение границы между областями на основании сопоставления региональных одонатофаун, не равнозначных по объему, степени изученности и занимаемой территории, но не учитывали такой географический фактор, как бассейны рек.

Наш опыт работы со стрекозами показал, что именно речная сеть во многом определяет их распространение. Бассейн любой реки создает сложную гидрологическую систему, в том числе серии пойменных водоемов, являющихся, как правило, излюбленными местообитаниями стрекоз. Бассейн реки создает удобную арену жизни для стрекоз, обеспечивает беспрепятственное перемещение особей в его пределах, кроме больших рек меридионального направления, пересекающих разные природные зоны. Однако для рек широтного направления, как, например, Амур, кажется странным проведение границы между областями таким образом, что одна часть реки оказывается в Голарктической области, а другая – в Субголарктической, как это делается во всех опубликованных ранее работах.

Опираясь на факты распространения стрекоз Средиземноморья и сопредельных территорий, нам кажется целесообразным проведение границы между Голарктической и Субголарктической областями следующим образом (рис. 4).

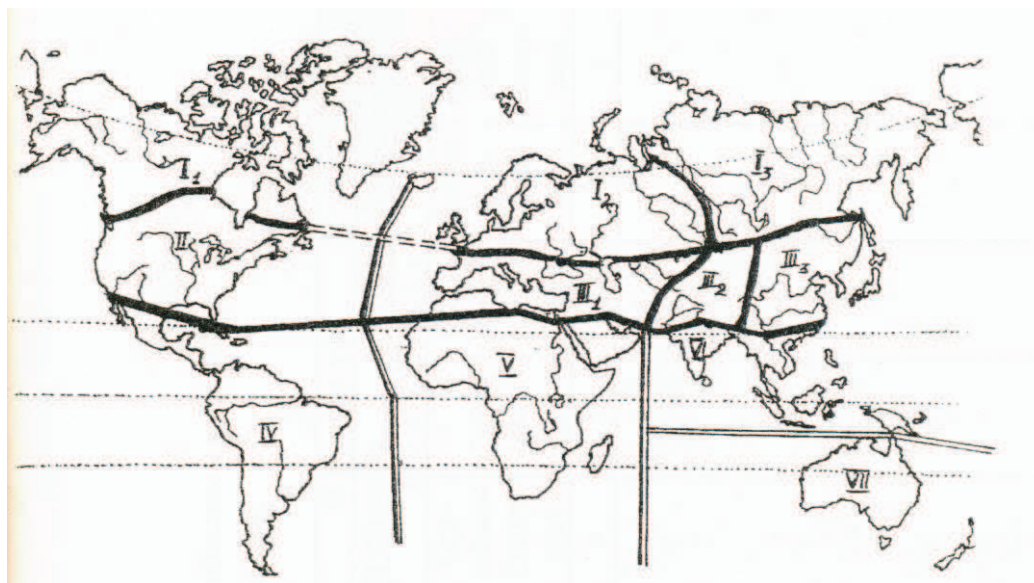


Рис. 4. Схема зоогеографического районирования суши на основании распространения стрекоз (оригинал):

Бореальное фаунистическое царство: I – Голарктическая область, подобласти:

1 – Канадская, 2 – Европейско-Сибирская, 3 – Сибирская;

II – Неосубтропическая область; III – Палеосубтропическая область, подобласти:

1 – Средиземноморская, 2 – Центрально-Азиатская, 3 – Азиатская.

Меридиональное фаунистическое царство: IV – Неотропическая область;

V – Эфиопская область; VI – Ориентальная область; VII – Австралийская область

На западе, как уже говорилось, граница должна пролегать по водоразделу рек средиземноморского и североатлантического стока, при этом к Субголарктике должны отойти и все бассейны рек (Лаура, Гаронна и др.), впадающих в Бискайский залив. От полуострова Бретань по водоразделу Лауры и Сены граница выходит к истоку Дуная и проходит по северным отрогам Альпийско-Карпатской горной страны таким образом, что



данный регион с бассейнами рек Рона, По, Дунай и Днестр входят в состав Субголарктической области; а севернее лежащие земли с бассейнами рек Рейн, Эльба, Одр, Висла остаются в Голарктической области. По водоразделу Днестра и Южного Буга граница выходит к Черному морю, оставляя бассейн Днепра в Голарктике, а Крымский полуостров – в Субголарктике.

Между Азовским и Каспийским морями граница проходит по водоразделу Дона – Маныча и Кубани, при этом Ставропольская возвышенность и бассейн реки Кумы входят в пределы Субголарктической области, а более северные территории бассейнов Дона и Волги – Голарктической.

Восточнее Каспийского моря граница подобластей проводится нами по южной окраине Прикаспийской низменности, северным отрогам плато Устюрт, северному побережью Аральского моря, южным отрогам Казахского мелкосопочника, вдоль северных побережий озер Балхаш и Зайсан, по южным отрогам Алтая и хребта Танну-Ола, южным отрогам Восточного Саяна, Яблоновому хребту и далее на восток по водоразделу Лены и Амура так, что бассейны рек Селенга и Амур (кроме горных верховий Зеи) включаются в Субголарктическую область, а бассейн Лены остается в Голарктической.

С учетом новых материалов требует частичного пересмотра и южная граница Субголарктической области, то есть рубеж Бореального и Меридионального фаунистических царств. При определении этой границы Бельшев и Харитонов (1981) сравнивали одонатофауну Китая с таковой других территорий. Большие качественные и количественные отличия Китая в целом от других, более северных и западных территорий, привели их к заключению, что практически весь Китай, кроме северных районов этой страны, должен входить в состав Меридионального фаунистического царства. Граница между царствами была проведена между островами Хоккайдо и Хонсю, по северу Корейского полуострова и далее на юго-запад в обход пустынь Алашань, Такла-Макан и бассейна Инда, оставляя их в Бореальном царстве.

Однако территория Китая слишком велика и разнородна, что делает сомнительным возможность брать для сравнения всю ее одонатофауну. По распространению стрекоз Южный Китай резко отделяется от остальной территории. Южнее бассейна реки Янцзы целый ряд таксонов, в частности род *Sympetrum*, практически отсутствует, тогда как более северная часть этой страны имеет богатую и самобытную фауну, в которой мы насчитываем 26 видов только рода *Sympetrum*, большая часть которых эндемична и доходит на север до бассейна Амура. Зато Южному Китаю свойственен целый ряд других, характерных для него и Индокитая, таксонов стрекоз. Общеизвестно, что природа этого региона в целом имеет тропический облик и южнее реки Хуанхэ протекает изотерма январских температур в 0°, то есть зима с отрицательными температурами здесь отсутствует.

Исходя из распространения стрекоз изучаемого нами региона, а также многих других биогеографических и климатических данных, анализ которых выходит за рамки задач данной работы, мы считаем, что граница фаунистических царств должна быть проведена существенно южнее.

Все Японские острова, полуостров Корея, бассейны рек Хуанхэ и Янцзы (без верховий правых притоков), Тибет и бассейн Инда должны быть включены в состав Субголарктической области Бореального фаунистического царства. Граница между царствами примерно может быть проведена через пустыню Тар, Гималаи и северные отроги нагорий Наньлин и Уишань в Китае. Тогда основой существования фаун в Меридиональном фаунистическом царстве в его Ориентальной области следует признать бассейны рек Ганг и Меконг, тогда как все остальные крупные речные системы южной половины Азии войдут в Субголарктическую область Бореального царства.

Внесенные нами изменения в положение Субголарктической области существенно меняют ее статус. Если раньше она рассматривалась в качестве «переходной полосы» между двумя царствами, то в предложенном нами виде она представляется «полновесной» зоогеографической областью, игравшей важнейшую роль в фауногенезе Бореального царства в целом. В новых границах область занимает обширные пространства юга ев-



разиатского континента, характеризующегося двумя принципиально важными для стрекоз особенностями: теплым климатом и преобладанием горного рельефа, создающего огромное разнообразие экологических условий.

Расширение пределов области превращает ее в цельный зоогеографический выдел, хорошо увязанный с рельефом и климатом. На всех прежних одонатогеографических схемах эта область распадалась на две фактически изолированных подобласти: Средиземноморскую и Амурскую с прямолинейными и чисто условными границами. Разобщенность подобластей вынуждала относить часть «бесхозной» территории к переходной Монголо-Казахской подобласти Голарктики, тянувшейся странным узким прямоугольником от Черного моря до истоков Амура и северной излучины реки Хуанхэ.

Недостаток материалов у прежних авторов вынуждал их заполнить пустое пространство на карте этой искусственной и гипотетичной подобластью, вклинивающейся между разрозненными частями Субголарктики (см. картосхемы: Бельшев, Харитонов, 1981: 99; Бельшев и др., 1989: 60 и др.).

В новом виде Субголарктическая область приобрела четкую и логичную конфигурацию, но ее название кажется нам неадекватным.

Во-первых, термин «субголарктическая» ставит этот зоогеографический выдел в подчиненное положение по отношению к «голарктической», вызывает представление о первичности второй и вторичности первой. На самом же деле наоборот – Субголарктическая область по ее истории, географическому положению, составу и структуре одонатофауны первична, а Голарктическая представляет собой лишь ее дериват.

Во-вторых, поскольку Голарктическая область охватывает оба земных полушария, постольку такой же распространенной должна быть и как бы сопровождающая ее Субголарктическая, как это и было при изначальном введении этих терминов Б.Ф. Бельшевым. Однако после выделения американской части Субголарктической области в особую Сонорскую область название «субголарктическая» утратило свой смысл.

В-третьих, предлагаемое нами существенное изменение границ прежней Субголарктической области приводит к тому, что две теперь уже разные территории будут фигурировать под одним и тем же названием.

В-четвертых, терминологическое разделение Соноры и Субголарктики приводит к потере того важного смысла, который заключался в стремлении подчеркнуть сходную роль этих двух областей в становлении одонатофауны Бореального фаунистического царства в целом. Эта роль заключалась в том, что на протяжении длительного времени благодаря теплоте (преимущественно субтропическому) климату и сложной орографии, повышающей экологическое разнообразие ландшафтов, данные территории служили зонами формообразовательных и фауногенетических процессов, выполняли функцию рефугиумов во время оледенений и других климатических пертурбаций.

Исходя из этих соображений, мы предлагаем переименовать Сонорскую и Субголарктическую области, названия которых используются авторами школы Б.Ф. Бельшева, в Неосубтропическую и Палеосубтропическую фаунистические области. И по форме, и по содержанию эти термины точнее отражают суть вещей, созвучны как с «бельшевским» названием «Голарктическая» область, так и традиционными терминами «Палеарктика» и «Неарктика».

Определив границы Палеосубтропической (Субголарктической) области и ее значение в распространении стрекоз, можно попытаться использовать данные по географии этого региона для уточнения подразделения юга Евразии на подобласти.

Некоторое смещение к северу границы Палеосубтропической (Субголарктической) области в Европе делает излишним выделение Европейской подобласти в Голарктике. Для нее специфичен лишь один вид стрекоз – *Sympetrum nigrifemur* Selys, но он слабо обособлен от широко распространенного *S. striolatum* Charpentier и встречается лишь на северо-европейских островах. Все остальные виды и роды Европейской подобласти являются общими с Европейско-Сибирской подобластью и имеют средиземноморское (то есть палеосубтропическое) происхождение. Об искусственности Монголо-Казахской подобласти уже говорилось.



Таким образом, количество подобластей Голарктической области правильнее уменьшить до трех: Канадской, Европейско-Сибирской и Сибирской. Специфику Канадской подобласти определяет серия проникающих в нее из Неосубтропической области видов. Европейско-Сибирская и Сибирская подобласти более обеднены. Например, по роду *Sympetrum* первая из них насчитывает семь характерных для нее видов, вторая имеет лишь три вида *Sympetrum*, широко распространенных через всю умеренную Евразию.

Анализ распространения таксонов стрекоз в Средиземноморской подобласти дает возможность пересмотреть районирование и Палеосубтропической области в целом. Как уже говорилось, ранее она делилась на Средиземноморскую и Восточно-Азиатскую подобласти, между которыми предполагался фаунистический разрыв в пустынных и высокогорных районах Центральной Азии (Харитонов, 1990). Однако для этого малоприспособленного для стрекоз пространства выявлены эндемичные для него виды, в частности *Sympetrum haritonovi*, *S. orientale*, *S. commixtum*, *S. tibiale*. Следовательно, высокогорные районы Центральной Азии следует выделить в особую Центрально-Азиатскую подобласть.

Положение границы Палеосубтропической области в районе Кавказа представляет особый интерес. Фауна стрекоз Кавказа в первых десятилетиях XX века была подробно изучена рядом исследователей, прежде всего А.Н. Бартеневым, описавшим одонатофауну этого региона в многочисленных публикациях. Бельшевым и Харитоновым (1983в) по литературным данным был проведен зоогеографический анализ кавказской одонатофауны, показавший ее вполне бореальный облик. В результате очень принципиальная высокоранговая зоогеографическая граница между Голарктической и Субголарктической (теперешней Палеосубтропической) областями Бореального фаунистического царства была проведена по южным склонам Большого Кавказского хребта.

Однако наши исследования за последнее десятилетие показали, что фаунистический облик этой территории во второй половине XX века претерпел большие изменения. Нами выявлен целый комплекс южных видов стрекоз, не отмечавшихся в этом регионе предшествующими авторами. Среди них особенно интересны находки *Anaciaeschna isosceles*, *Hemianax ephippiger*, *Selysiotthemis nigra*, *Lindenia tetraphylla*, *Orthetrum anceps*, *Crocothemis erythraea*, *Sympetrum tibiale*, *Coenagrion scitulum* и некоторых других.

Эти фаунистические изменения нельзя отнести на счет перемены климата, потому что наряду с многочисленными южными элементами, проникшими в регион, в нем остались и все северные виды, указывавшиеся для этих мест ранее. Единственной причиной произошедших изменений мы считаем появление на данной территории множества искусственных водоемов, создавших места, пригодные для обитания стрекоз и позволивших многим видам, заселившим их, существенно изменить границы своих прежних ареалов.

При этом поток мигрантов шел в основном с юга, так как климатические условия Северного Кавказа и Предкавказья для них вполне благоприятны, но существующий прежде острый дефицит мест обитания не позволял им освоить эту территорию. С учетом новых фаунистических материалов зоогеографическая граница между Голарктической и Палеосубтропической областями Бореального фаунистического царства, установленная на основании распространения стрекоз, должна быть смещена к северу.

Проведенный нами анализ состава и распределения одонатофауны в целом подтвердил конструктивность оригинальной схемы зоогеографического районирования суши на основании распространения стрекоз, обоснованной Б.Ф. Бельшевым, согласно которой изученная нами территория с учетом терминологических изменений представляет собой Средиземноморскую подобласть Палеосубтропической области Бореального фаунистического царства.

В то же время наши исследования приводят к необходимости уточнения схемы зоогеографического районирования евразийской части Бореального фаунистического царства. Обоснование новых границ Средиземноморской подобласти требует изменения положения соседних с ней подобластей и корректировки структуры Голарктической области, в результате которой мы предлагаем упразднить Европейскую подобласть и расширить пределы Европейско-Сибирской подобласти.



Анализ ареалов мигрантов с востока вскрывает неполноту классической одонатологической схемы деления Палеосубтропической (Субголарктической) области только на две подобласти: Средиземноморскую и Восточно-Азиатскую, потому что, несмотря на неблагоприятные для стрекоз аридные и высокогорные условия Центральной Азии, этот регион имеет автохтонную фауну стрекоз и должен быть выделен в Центрально-Азиатскую подобласть Субголарктики, для определения точных границ которой необходимы дополнительные исследования.

Основу средиземноморского фаунистического комплекса в целом составляет автохтонное ядро видов, сформировавшееся исторически обусловленным взаимодействием трех основных факторов: благоприятным для стрекоз теплым субтропическим и южно-умеренным климатом; оптимальным режимом влагообеспечения и высокодифференцированным горным рельефом, создающим богатый спектр локальных экологических условий. Приток аллохтонных видов происходил, видимо, главным образом с востока и северо-востока с сопредельных территорий Палеосубтропической области и из Европейско-Сибирской подобласти Голарктической области. Влияние Ориентальной, Эфиопской и Неосубтропической (Сонорской) областей прослеживается незначительно.

В настоящее время важнейшим фактором, влияющим на одонатофауну анализируемого региона, является антропогенное изменение среды обитания, прежде всего водоемов.

Изменение среды имеет две стороны: негативную и позитивную. Негативная сторона заключается в загрязнении и уничтожении водоемов; позитивная – в создании новых водоемов, которые часто оказываются подходящими станциями обитания личинок стрекоз. Выявленная нами быстрая колонизация стрекозами вновь создаваемых искусственных водоемов на Кавказе демонстрирует возможность мгновенных в исторической шкале времени фаунистических подвижек.

Колонизация происходит не только за счет аборигенных видов, но и за счет не свойственных ранее этой территории центральноазиатских видов, что, как было сказано выше, за несколько десятилетий существенно изменило облик северокавказской одонатофауны. Эти обстоятельства, на наш взгляд, требуют осторожного отношения к историческим факторам, действовавшим многие тысячи и даже миллионы лет назад, но влиянию которых на формирование современной фауны нередко придается первостепенное значение.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Белышев Б.Ф. 1956. Основные принципы географического распространения стрекоз в Палеарктике. *Труды Томского государственного университета*. 142: 185–194.
- Белышев Б.Ф. 1957. О пределах Палеарктической области в Восточной Азии на основании распространения стрекоз (Odonata). *В кн.: Тезисы докладов III съезда Всесоюзного энтомологического общества* (Тбилиси, 1957). М. – Л.: Наука: 4–6.
- Белышев Б.Ф. 1959. Палеарктическая область и ее подобласти на основании распространения стрекоз (Odonata). *В кн.: Тезисы докладов IV съезда Всесоюзного энтомологического общества* (Ленинград, 1959). Т. 1. М. – Л.: Наука: 18–20.
- Белышев Б.Ф. 1960. Основные подразделения Палеарктической области на основании распространения стрекоз (Odonata, Insecta). *Известия СО АН СССР*. 10: 94–102.
- Белышев Б.Ф. 1961. Граница палеарктической Азии на основании распространения Odonata. *Annales Zoologici*. Warszawa. 19(12): 437–453.
- Белышев Б.Ф. 1963. Одонатологическая фауна Сибири: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Иркутск. 34 с.
- Белышев Б.Ф. 1965. Голарктическая фауна стрекоз (Odonata, Insecta), ее структура, пределы распространения и вероятные пути формирования. *Известия СО АН СССР. Серия биологическая*. 12(3): 76–83.
- Белышев Б.Ф. 1969а. Фаунистические связи Чилийской зоогеографической провинции Неотропической области мировой суши. *Известия Всесоюзного географического общества*. 101(6): 555–557.
- Белышев Б.Ф. 1969б. Геофизическая теория Вегенера как основа к пониманию современного распространения одонатофауны и ее истории. *Известия Забайкальского филиала географического общества СССР*. 5(2): 28–34.
- Белышев Б.Ф. 1969в. Некоторые закономерности в современном географическом распространении реликтовых подотрядов и семейств стрекоз (Odonata, Insecta) по мировой суши. *Известия СО АН СССР. Серия биологическая*. 15(3): 32–39.



- Белышев Б.Ф., Вержутский Б.Н. 1969. Сравнительная оценка берингийских и атлантических связей фауны Голарктики. *Известия Забайкальского филиала географического общества СССР*. 3(2): 82–93.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1977а. Зоогеографические и морфологические группировки видов стрекоз рода *Sympetrum* Newman (1833) и история их расселения. *Известия СО АН СССР. Серия биологическая*. 1: 49–54.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1977б. К истории бореального вида стрекоз *Nehalimima speciosa* Charp., 1840 и о центре происхождения рода *Nehalimima* Selys, 1850 (Odonata, Coenagrionidae). *Энтомологическое обозрение*. 56(4): 776–780.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1978а. О причинах резкой изоляции фауны стрекоз полуострова Индостан и Юго-Западной Азии. *Зоологический журнал*. 57(1): 140–142.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1978б. О широтных и долготных дизъюнкциях ареалов евразийских стрекоз (Odonata, Insecta) и их происхождении. *Известия СО АН СССР. Серия биологическая*. 1: 114–118.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1980а. О поздних фаунистических связях эфиопской и австралийской областей на примере стрекоз (Odonata). *Энтомологическое обозрение*. 59(1): 89–91.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1980б. Распространение по мировой суше и центры развития семейства *Cordulegastriidae* Calv. (Insecta, Odonata). В кн.: Труды Биологического института. Т. 40. Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука. 76–80.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1981. География стрекоз (Odonata) Бореального фаунистического царства. Новосибирск: Наука. 279 с.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1982. Ареал *Enallagma cyathigerum* Clarp. (Insecta, Odonata) и проблема берингийских фаунистических связей. *Известия СО АН СССР. Серия биологическая*. 3: 84–86.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1983а. География стрекоз (Odonata) Меридионального фаунистического царства. Новосибирск: Наука. 153 с.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1983б. Зоогеографическая структура фауны стрекоз Средиземноморской подобласти Субголарктики. *Вестник зоологии*. 5: 9–15.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю. 1983в. О зоогеографических соотношениях в районе Кавказского хребта. *Известия СО АН СССР. Серия биологическая*. 1: 85–89.
- Белышев Б.Ф., Харитонов А.Ю., Борисов С.Н., Спурис З.Д., Мазохин-Поршняков Г.А., Мокрушов П.А., Павлюк Р.С., Притыкина Л.Н., Рязанова Г.И., Шалопенко Е.С., Писаненко Л.Н., Сухачева Г.А., Харитонов И.Н., Заика В.В., Францевич Л.И. 1989. Фауна и экология стрекоз. Новосибирск: Наука. 207 с.
- Мартынов А.В. 1922. Основные черты географического распространения ручейников (Trichoptera). *Доклады Российской академии наук*: 48–51.
- Попова О.Н. 1998. Изменчивость стрекоз рода *Sympetrum* Newman, 1883 (на примере вида *S. Pedemontanium* All., 1766). В кн.: Биологическое разнообразие животных Сибири: Материалы научной конференции, посвященной 110-летию начала регулярных зоологических исследований и зоологического образования в Сибири (Томск, 28–30 октября 1998 г.). Томск: ТГУ: 85.
- Попова О.Н. 1999. Стрекозы рода *Sympetrum*. Дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 261 с.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука. 372 с.
- Харитонов А.Ю. 1990. Бореальная одонатофауна и экологические факторы географического распространения стрекоз. Дисс. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 531 с.
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1978. The distribution of the cosmopolitan genus *Anax* Leach and its probable origin (Anisoptera: Aeschnidae). *Odonatologica*. 7(2): 115–121.
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1980. On the reasons for a sharp curve in the western boundary of ranges of some eastern dragonfly species in the north of Western Siberia. *Odonatologica*. 9(4): 317–319.
- Platnick N.I. 1981. Spider biogeography: past, present and future. *Revue Arachnologique*. 3(3): 85–96.
- Popova O.N. 1997. Dragonflies of the Caucasus. In: Abstr. papers XIV International Symposium of Odonatology (Maribor, Slovenia, July 12–23, 1997). Maribor: 31.

REFERENCES

- Belyshev B.F. 1956. Basic principles of geographical distribution of Odonata in the Palearctic region. *Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. 142: 185–194 (in Russian).
- Belyshev B.F. 1957. About within the Palearctic realm in East Asia on the basis of the distribution of dragonflies (Odonata). In: Tezisy dokladov III s"ezda Vsesoyuznogo entomologicheskogo obshchestva [Abstracts of the III Congress of the All-Union Entomological Society (Tbilisi, USSR, 1957)]. Moscow – Leningrad: Nauka: 4–6 (in Russian).
- Belyshev B.F. 1959. The Palearctic region and its subregions on the basis of the distribution of dragonflies (Odonata). In: Tezisy dokladov IV s"ezda Vsesoyuznogo entomologicheskogo obshchestva [Abstracts of the IV Congress of the All-Union Entomological Society (Leningrad, USSR, 1959)]. Vol. 1. Moscow – Leningrad: Nauka: 18–20 (in Russian).
- Belyshev B.F. 1960. Main divisions of the Palearctic region on the basis of the distribution of dragonflies (Odonata, Insecta). *Izvestiya SO AN SSSR*. 10: 94–102 (in Russian).
- Belyshev B.F. 1961. Border of Palearctic Asia on the basis of the distribution of Odonata. *Annales Zoologici*. Warszawa. 19(12): 437–453 (in Russian).
- Belyshev B.F. 1963. Odonatologicheskaya fauna Sibiri [Odonatofauna of Siberia: ScD Abstract]. Irkutsk. 34 p. (in Russian).



- Belyshev B.F. 1965. Golarctic fauna of dragonflies (Odonata, Insecta), its structure, outreach and probable ways of formation.
- Belyshev B.F. 1969a. Faunal links Chilean zoogeographic province of Neotropical dry land of the world. *Izvestiya Vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva*. 101(6): 555–557 (in Russian).
- Belyshev B.F. 1969b. Geophysical theory Wegener as a basis for understanding modern distribution odonotofauna and its history. *Izvestiya Zabaykal'skogo filiala geograficheskogo obshchestva SSSR*. 5(2): 28–34 (in Russian).
- Belyshev B.F. 1969c. Some regularities in the modern geographical distribution of relict suborders and families of dragonflies (Odonata, Insecta) in world land. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologicheskaya*. 15(3): 32–39 (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1977a. Zoogeographical and morphological grouping of species of dragonflies kind S. Newman (1833) and the history of their settlement. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologicheskaya*. 1: 49–54 (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1977b. The history of boreal species of dragonflies *Nehaleimia speciosa* Charp., 1840 and about the centre of origin of the genus *Nehaleimia* Selys, 1850 (Odonata, Coenagrionidae). *Entomologicheskoe obozrenie*. 56(4): 776–780 (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1978. The distribution of the cosmopolitan genus *Anax* Leach and its probable origin (Anisoptera: Aeschnidae). *Odonatologica*. 7(2): 115–121.
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1978a. About the reasons of sharp isolation of Odonata fauna of the Indian subcontinent and South-West Asia. *Zoologicheskii zhurnal*. 57(1): 140–142 (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1978b. About latitudinal and longitudinal disjunctions habitats of Eurasian dragonflies (Odonata, Insecta) and their origin. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologicheskaya*. 1: 114–118 (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1980. On the reasons for a sharp curve in the western boundary of ranges of some eastern dragonfly species in the north of Western Siberia. *Odonatologica*. 9(4): 317–319.
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1980a. Late faunal links Ethiopian and Australian regions by the example of dragonflies (Odonata). *Entomologicheskoe obozrenie*. 59(1): 89–91 (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1980b. Distribution of the world's land and development centres, family Cordulegastriidae Calv. (Insecta, Odonata). In: *Trudy Biologicheskogo Instituta SO AN SSSR [Proceedings of the Biological Institute, West-Siberian Branch of the Academy of Sciences of the USSR]*. Vol. 40. Novosibirsk: Nauka: 76–80 (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1981. Geografiya strekoz (Odonata) Borealnogo faunisticheskogo tsarstva [Geography of dragonflies (Odonata) of Boreal faunal Kingdom]. Novosibirsk: Nauka. 279 p. (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1982. The range of *Enallagma cyathigerum* Clarp. (Insecta, Odonata) and problems of faunal links. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologicheskaya*. 3: 84–86 (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1983a. Geografiya strekoz (Odonata) Meridionalnogo faunisticheskogo tsarstva [Geography of dragonflies (Odonata) of Boreal faunal Kingdom]. Novosibirsk: Nauka. 153 p. (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1983b. Zoogeographical structure of fauna of dragonflies of Mediterranean subregion of Subholarctic. *Vestnik zoologii*. 5: 9–15 (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu. 1983c. About zoogeographic ratios in the area of the Caucasus ridge. *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologicheskaya*. 1: 85–89 (in Russian).
- Belyshev B.F., Haritonov A.Yu., Borisov S.N., Spuris Z.D., Mazokhin-Porshnyakov G.A., Mokrushov P.A., Pavlyuk R.S., Pritykina L.N., Ryazanova G.I., Shalopenok E.S., Pisanenko L.N., Sukhacheva G.A., Kharitonova I.N., Zaika V.V., Frantsevich L.I. 1989. Fauna i ekologiya strekoz [Fauna and ecology of dragonflies]. Novosibirsk: Nauka. 207 p. (in Russian).
- Belyshev B.F., Verzhutskiy B.N. 1969. Comparative evaluation of the Bering sea and Atlantic relations of the Holarctic fauna. *Izvestiya Zabaykal'skogo filiala Geograficheskogo obshchestva SSSR*. 3(2): 82–93 (in Russian).
- Haritonov A.Yu. 1990. Borealnaya odonatofauna i ekologicheskie faktoryi geograficheskogo rasprostraneniya strekoz [Boreal odonatofauna and environmental factors of geographical distribution of Odonata: ScD Thesis]. Novosibirsk. 531 p. (in Russian).
- Martynov A.V. 1922. The main features of the geographical distribution of caddisflies (Trichoptera). *Doklady Rossiyskoy akademii nauk*: 48–51 (in Russian).
- Platnick N.I. 1981. Spider biogeography: past, present and future. *Revue Arachnologique*. 3(3): 85–96.
- Popova O.N. 1997. Dragonflies of the Caucasus. In: *Abstr. papers XIV International Symposium of Odonatology* (Maribor, Slovenia, July 12–23, 1997). Maribor: 31.
- Popova O.N. 1998. Variability of dragonflies of the genus *Sympetrum* Newman, 1883 (on the example of the species *S. pedemontani* All., 1766). In: *Biologicheskoe raznoobrazie zhivotnykh Sibiri: materialy nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 110-letiyu nachala regularnykh zoologicheskikh issledovaniy i zoologicheskogo obrazovaniya v Sibiri* [Biodiversity of animals of Siberia: Proceedings of the scientific conference dedicated to the 110th anniversary of the start of regular zoological researches and education in Siberia (Tomsk, 28–30 October 1998). Tomsk: Tomsk State University Publ.: 85 (in Russian).
- Popova O.N. 1999. Strekozy roda *Sympetrum* [Dragonflies of the genus *Sympetrum*: PhD Thesis]. Novosibirsk. 261 p. (in Russian).
- Starobogatov Ya.I. 1970. Fauna molluskov i zoogeograficheskoe rayonirovaniye kontinentalnykh vodoymov zemnogo shara [Fauna of molluscs and zoogeographical zoning of the continental waterbodies of the Earth]. Leningrad: Nauka. 372 p. (in Russian).