УДК 595.762.12

АНАЛИЗ ТУРАНСКИХ ВИДОВ В ФАУНЕ ДОЛГОНОСИКОВ ДАГЕСТАНА

ANALYSIS OF TURANIAN SPECIES OF WEEVILS OF DAGESTAN

Г.М. Мухтарова, Г.М. Абдурахманов, М.Ш. Исмаилова, Г.М. Нахибашева
G.M. Mukhtarova, G.M. Abdurakhmanov, M.Sh. Ismailova, G.M. Nahibasheva

Дагестанский государственный университет,
эколого-географический факультет,
ул. Дахадаева, 21, Махачкала 367001 Россия
Dagestan State University, ecological and geographical faculty,
Dakhadaev str., 21, Makhachkala, Republic of Dagestan 367001 Russia

Резюме. Туранский центр – один из важнейших и достаточно древних очагов формирования фауны аридных областей, который оказал заметное влияние на генезис фауны жесткокрылых восточной части Большого Кавказа. В результате проведенных исследований в фауне Дагестана выявлено 45 видов долгоносиков туранского происхождения, установлены особенности их распространения и трофической специализации, определены вероятные пути их проникновения на Кавказ. Хорологический анализ видов и их кормовых растений указывает на то, что миграция жуков и их кормовых растений на Кавказ шла сопряженно.

Abstract. Turan centre is one of the most important and ancient centres of formation of fauna of arid regions, which had a noticeable impact on the genesis of Coleoptera fauna in the Eastern part of the Greater Caucasus. 45 species of weevils of Turan origin were found in Dagestan, regularities of their distribution and trophic specialization were studied, the most likely ways of their penetration to the Caucasus were identified. Chorological analysis of species and their food plants showed that migration of beetles and their food plants in the Caucasus is connected.

Ключевые слова: жуки-долгоносики, туранский комплекс, трофические связи, ареал, Дагестан.

Key words: beetles, weevils, turan complex, trophic connections, distribution area Dagestan.

ВВЕДЕНИЕ

Так как процессы флоро- и фауногенеза протекают под воздействием одних и тех же факторов, огромный интерес представляют хорологические исследования, посвященные фитофагам и их кормовым растениям. Изучение зоогеографической структуры фауны и анализ современных ареалов ее элементов помогают установить исторические связи крупных фаунистических комплексов и пути вероятного расселения видов. Ирано-Туранская область – область биогеографического районирования, которая входит в Древнесредиземноморское подцарство Голарктического царства. Включает в себя территории Туранской низменности, Иранского нагорья, Центральной Азии. Ядром формирования флоры и фауны этой области считается западная часть Иранского нагорья. Биота этой части наиболее богата, тогда как Центральной Азии беднее. Туранский центр – один из важнейших и достаточно древних очагов формирования фауны аридных областей, который оказал заметное влияние на генезис фауны жесткокрылых восточной части Большого Кавказа.

Жуки-долгоносики – многочисленная, морфологически специализированная, широко распространенная группа в отряде жесткокрылых. Они фитофаги на всех стадиях онтогенеза, и как существенные компоненты сообществ вносят весомый вклад в потоки вещества и энергии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу настоящей работы легли наблюдения и материалы, полученные с участием авторов в комплексных экспедициях эколого-географического факультета ДГУ и Института прикладной экологии с 1992 по 2012 год в различные районы Дагестана. При фаунистическом исследовании применялись основные методы полевого изучения беспозвоночных – кошение энтомологическим сачком, отряхивание деревьев и кустов на по-

лотняный полог, почвенные ловушки, светоловушки, сбор из-под укрытий на почве, под корой деревьев, ручной сбор. Помощь в определении кормовых растений долгоносиков оказали д.б.н., профессор З.М. Асадулаев и к.б.н., доцент Р.А. Муртазалиев (ФГБУН Горный ботанический сад ДНЦ РАН).

В результате проведенных исследований, анализа собранного полевого и научно-го материала установлены состав, особенности распределения, распространения и трофической специализации долгоносиков туранского корня и видов, близких к туранскому комплексу в Дагестане (табл. 1).

Таблица 1

Эколого-фаунистический обзор туранских видов долгоносиков в фауне Дагестана

№	Вид	Районы Дагестана				Местообитания	Трофические связи	
		Низменность	Предгорья	Внутригорный	Высокогорный		Кормовые растения	Семейства растений
1.	<i>Perapion myochroum</i> Schilsky, 1902	+				Пустыни, полупустыни, сухие степи	На джугуне (<i>Calligonum aphyllum</i>)	Гречишные Polygonaceae
2.	<i>Hemiperapion jacobsoni</i> Wagner, 1910	+				Пустыни, полупустыни, сухие степи	На джугуне (<i>Calligonum aphyllum</i>)	Гречишные Polygonaceae
3.	<i>Pseudaplemonus aeneicollis</i> Gerstaecker, 1854	+		+		Солончаки, степи, полупустыни	На кермеке колосистом (<i>Psylliostachys spicata</i>)	Свинчатковые Кермековые Plumbaginaceae
4.	<i>Allomaliala setulosa</i> (Tournier, 1867)	+				Пойменные ландшафты, степи, полупустыни	На тамарисках	Тамарисковые Tamaricaceae
5.	<i>Corimalia helenae</i> Zherikhin et Korotyaev, 1996	+		+		Пойменные ландшафты, степи, полупустыни	На тамарисках	Тамарисковые Tamaricaceae
6.	<i>Corimalia hyalina</i> Zherichin, 1972	+				Пойменные ландшафты, степи, полупустыни	На тамарисках	Тамарисковые Tamaricaceae
7.	<i>Corimalia fausti</i> Reitter, 1890	+	+	+		Пойменные ландшафты, степи, полупустыни	На тамарисках	Тамарисковые Tamaricaceae
8.	<i>Corimalia pilosella</i> Voss, 1960		+	+		Пойменные ландшафты, степи, полупустыни	На тамарисках	Тамарисковые Tamaricaceae
9.	<i>Titanomaliala komaroffi</i> Faust, 1877	+		+		Пойменные ландшафты, степи, полупустыни	Питается и развивается на тамарисках	Тамарисковые Tamaricaceae
10.	<i>Arthrostenus ignoratus</i> Faust, 1884	+	+			Степи, подстилка		
11.	<i>Geranorhinus virens</i> Faust, 1885	+				Пойменные ландшафты, степи, полупустыни	Олигофаг на тамарисках	Тамарисковые Tamaricaceae
12.	<i>Sibinia subirrorata</i> Faust, 1885	+				Пустыни, полупустыни, сухие степи	На джугуне (<i>Calligonum aphyllum</i>)	Гречишные Polygonaceae
13.	<i>Tychius lautus</i> Gyllenhal, 1836	+	+			В степных местообитаниях	<i>Medicago minima</i>	Бобовые Fabaceae
14.	<i>Tychius rufirostris</i> Schoenherr, 1832	+		+		Степи	На солодке (<i>Glycyrrhiza</i> sp.)	Бобовые Fabaceae
15.	<i>Lepidotychius morawitzii</i> Becker, 1864	+				Пустыни, полупустыни, сухие степи	На верблюжьей колючке (<i>Alhagi pseudalhagi</i>)	Бобовые Fabaceae
16.	<i>Lepidotychius winkleri</i> Franz, 1940	+				Пустыни, полупустыни, сухие степи	Связан с верблюжьей колючкой	Бобовые Fabaceae

17.	<i>Bagous sinuaticollis</i> Faust, 1885	+		+		Степь, пойменные ландшафты	Связан со злаками, вредит рису	Злаки Poaceae
18.	<i>Baris kirschi</i> Desbrochers, 1892	+				На солончаке	Собран с сарсазана (<i>Halocnemum strobilaceum</i> Pall.)	Маревые Chenopodiaceae
19.	<i>Ceutorhynchus biseriatus</i> Faust, 1885	+	+			Степи	На сорных крестоцветных	Крестоцветные Brassicaceae
20.	<i>Ceutorhynchus confusus</i> Schultze, 1903	+				Степи	На многосемяннике лежащем (<i>Hymenolobus procumbens</i> L.)	Крестоцветные Brassicaceae
21.	<i>Platygasteronyx solskyi</i> Faust, 1885	+		+		Пустыни, полупустыни, сухие каменистые осыпи	На бархане Сарыкум – на <i>Ephedra distachya</i> , во внутригорном Даге- стане – на <i>E. proserpa</i>	Эфедровые Ephedraceae
22.	<i>Paroxyonyx lunatus</i> Reitter, 1890	+	+			Полупустыни, сухие каменистые осыпи	На <i>Ephedra</i> sp.	Эфедровые Ephedraceae
23.	<i>Stenoscelis subasperatus</i> Reitter, 1898	+				Пойменные ландшафты	Под корой тополей	Ивовые Salicaceae
24.	<i>Chloeobius immeritus</i> Boheman, 1834	+		+		Пустыни, полупустыни, степь	На солодке и тамариске	Бобовые Fabaceae Тамарисковые Tamaricaceae
25.	<i>Chloeobius steveni</i> Boheman, 1834	+		+		Степи, пойменные ландшафты	На тамариске	Тамарисковые Tamaricaceae
26.	<i>Chlorophanus caudatus</i> Fahraeus, 1840	+	+	+		Пойменные ландшафты	Трофически связан с тамариском, ивами, солодкой, лохом	Тамарисковые Tamaricaceae Бобовые Fabaceae Ивовые Salicaceae Лоховые Elaeagnaceae
27.	<i>Megamecus variegatus</i> Gebler, 1830	+		+		Полупустыни, пустыни	На джугуне, тамариске и других пустынных растениях	Гречишные Polygonaceae Тамарисковые Tamaricaceae
28.	<i>Megamecus urbanus</i> Gyllenhal, 1834	+				Степи, полупустыни, пойменные ландшафты	Питается на джугуне и тамариске	Гречишные Polygonaceae Тамарисковые Tamaricaceae
29.	<i>Megamecus argentatus</i> Gyllenhal, 1840	+	+	+	+	Политопный полизоновый вид	Развивается преимущественно на маревых	Маревые Chenopodiaceae
30.	<i>Phacephorus argyrostomus</i> Gyllenhal, 1840	+		+		Степи, полупустыни	На маревых, в качестве кормовых растений указывается также джугун	Маревые Chenopodiaceae Гречишные Polygonaceae
31.	<i>Phacephorus nebulosus</i> Fahraeus, 1840	+		+		Степи, солончак	Развивается на маревых	Маревые Chenopodiaceae
32.	<i>Adonus asiaticus</i> Schoenherr, 1849	+				Полупустыни, степи		
33.	<i>Coniatus schrencki</i> Gebler, 1841	+		+		Степи, пойменные ландшафты	Развивается на видах рода <i>Tamarix</i>	Тамарисковые Tamaricaceae
34.	<i>Coniatus steveni</i> Capiomont, 1867	+		+		Степи, пойменные ландшафты	Развивается на <i>Tamarix</i>	Тамарисковые Tamaricaceae
35.	<i>Macrotarrhus bartelsi</i> Boheman, 1840		+			Каменистые осыпи склонов	Олигофаги на <i>Atraphaxis</i> , в Дагестане на курчавке (<i>Atraphaxis replicata</i> Lam.)	Гречишные Polygonaceae
36.	<i>Larinus (Larinus)</i> <i>inaequalicollis</i> Capiomont, 1874	+	+	+		Степи, полупустыни	На мордовнике колючем (<i>Echinops pungens</i>)	Сложноцветные Asteraceae

37.	<i>Lixus (Paralixus) astrachanicus</i> Faust, 1883	+				Полупустыни		
38.	<i>Lixus (Phillixus) subulatus</i> Faust, 1891	+				Пустыни, полупустыни, солончаки	Развивается на галофильных маревых, на поташнике (<i>Kalidium</i>) и сведе (<i>Suaeda</i>)	Маревые Chenopodiaceae
39.	<i>Chromonotus vittatus</i> Zoubkoff, 1829	+		+		Полупустыни, степи	Трофически связан с маревыми, указан среди вредителей свеклы	Маревые Chenopodiaceae
40.	<i>Conorhynchus nigrivittis</i> Pallas, 1781			+		Степи, полупустыни	На маревых, вредит свекле. В Ботлихской котловине собран на терескене сером (<i>Eurotia ceratoides</i>)	Маревые Chenopodiaceae
41.	<i>Leucomigus candidatus</i> Pallas, 1771	+		+		Степи, полупустыни	На полянках	Сложноцветные Asteraceae
42.	<i>Pachycerus obliquatus</i> Faust, 1883			+		Степи, полупустыни	Развитие связано с растениями из семейст- ва Boraginaceae	Бурачниковые Boraginaceae
43.	<i>Temnorhinus elongatus</i> Gebler, 1845	+				Степи, полупустыни	Связан с растениями из семейства маревые	Маревые Chenopodiaceae
44.	<i>Temnorhinus hololeucus</i> Pallas, 1781	+		+		Степи, полупустыни	Обнаружен на <i>Atriplex</i> <i>tatarica</i> , лебеде, в корнях <i>Salsola</i> sp.	Маревые Chenopodiaceae
45.	<i>Merus (=Mecyslobus)</i> <i>Karelini</i> Boheman, 1844	+		+		Степи, полупустыни	Собран на выюнке	Вьюнковые Convolvulaceae
	Итого	41	11	24	1			

В результате проведенных исследований в фауне Дагестана выявлено 45 видов жуков-долгоносиков туранского происхождения и видов, тяготеющих к туранскому корню. Анализ их распространения в Дагестане показал, что наибольшее число туранских видов сосредоточено в низменном Дагестане – 41 и во внутригорных районах – 24 вида, в предгорных районах встречается 11 видов. В высокогорные районы поднимается только один энврийонтийный политопный полизональный вид – *Megamecus argentatus*, который в пределах ареала нашел благоприятные для своего развития почвенно-климатические условия и необходимую кормовую базу. Многоядность, а также способность успешно развиваться в различных климатических условиях обеспечила ему широкое распространение во всех районах Дагестана. Неравномерный характер распределения туранских видов в Дагестане можно объяснить их экологическими особенностями – приуроченностью к определенным местообитаниям и характером трофической специализации. Анализ и интерпретация данных таблицы 1 показывает, что туранские виды приурочены к пустыням, полупустыням, солончакам, степям, а также аридным и семиаридным внутригорным котловинам.

Виды *Perapion myochroum*, *Hemiperapion jacobsoni*, *Allomalina setulosa*, *Corimalia hyalina*, *Geranorhinus virens*, *Sibinia subirrorata*, *Lepidotychius morawitzi*, *L. winkleri*, *Baris kirsch*, *Ceutorhynchus confusus*, *Stenoscelis subasperatus*, *Megamecus urbanus*, *Adonus asiaticus*, *Lixus astrachanicus*, *L. subulatus* и *Temnorhinus elongatus* обнаружены только в низменном Дагестане.

Виды *Arthrostenus ignoratus*, *Tychius lautus*, *Ceutorhynchus biseriatus*, *Paroxyonyx lunatus* встречаются на низменности и заходят в предгорья, однако среди них нет лесных мезофильных видов, в предгорьях они занимают опоясывающие подножья гор полынные степи, каменистые осыпи и открытые ландшафты предгорных равнин.

Долгоносик *Macrotarrhus bartelsi* обнаружен только в предгорном Дагестане и имеет одно местонахождение на склоне хребта Каратебе.

Значительное число видов долгоносиков встречается в степях и полупустынях низменного Дагестана и по поймам рек поднимается в аридные котловины внутригорного Дагестана: *Pseudaplemonus aeneicollis*, *Corimalia helenae*, *C. fausti*, *Titanomalina komaroffi*, *Tychius rufirostris*, *Bagous sinuaticollis*, *Platygasteronyx solskyi*, *Chloeobius immeritus*, *Ch. steveni*, *Chlorophanus caudatus*, *Megamecus variegatus*, *Phacephorus argyrostomus*, *Ph. nebulo-*

sus, Coniatus schrencki, C. steveni, Larinus inaequalicollis, Chromonotus vittatus, Leucomigus candidatus, Temnorhinus hololeucus, Merus karelini.

Для Ирано-Туранской области характерен высокий эндемизм родового и видового уровня. Из растений, например, много эндемичных родов в семействе маревых. Типичны для области и другие роды: джугун, тюльпан, кермек, полынь, лук, ирис. Поскольку жуки-долгоносики являются фитофагами в фазе имаго и преимущественно в фазе личинки, большой научный интерес представляет изучение трофических связей туранских видов долгоносиков, установление кормовых растений и их семейств (табл. 2).

Таблица 2

**Количественное распределение туранских видов долгоносиков
Дагестана по семействам кормовых растений**

	Семейства растений	Роды долгоносиков и число видов из этих родов	Всего	
			родов	видов
1.	Ephedraceae	<i>Platygasteronyx</i> (1), <i>Paroxyonyx</i> (1)	2	2
2.	Poaceae	<i>Bagous</i> (1)	1	1
3.	Salicaceae	<i>Stenoscelis</i> (1), <i>Chlorophanus</i> (1)	2	2
4.	Polygonaceae	<i>Perapion</i> (1), <i>Hemiperapion</i> (1), <i>Sibinia</i> (1), <i>Megamecus</i> (2), <i>Macrotarrhus</i> (1)	5	6
5.	Chenopodiaceae	<i>Baris</i> (1), <i>Megamecus</i> (1), <i>Phacephorus</i> (2), <i>Lixus</i> (1), <i>Chromonotus</i> (1), <i>Conorhynchus</i> (1), <i>Temnorhinus</i> (2)	7	9
6.	Brassicaceae	<i>Ceutorhynchus</i> (2)	1	2
7.	Fabaceae	<i>Tychius</i> (2), <i>Lepidotychius</i> (2), <i>Chloebeus</i> (1), <i>Chlorophanus</i> (1)	4	6
8.	Tamaricaceae	<i>Allomalialia</i> (1), <i>Corimalia</i> (4), <i>Titanomalialia</i> (1), <i>Geranorhinus</i> (1), <i>Chloebeus</i> (2), <i>Chlorophanus</i> (1), <i>Megamecus</i> (2), <i>Coniatus</i> (2)	8	14
9.	Elaeagnaceae	<i>Chlorophanus</i> (1)	1	1
10.	Plumbaginaceae	<i>Pseudaplemonus</i> (1)	1	1
11.	Convolvulaceae	<i>Merus</i> (1)	1	1
12.	Boraginaceae	<i>Pachycerus</i> (1)	1	1
13.	Asteraceae	<i>Larinus</i> (1), <i>Leucomigus</i> (1)	2	2

Изучение трофических связей и анализ количественного распределения долгоносиков по семействам кормовых растений показали, что кормовую базу туранских видов долгоносиков в Дагестане составляют 13 семейств растений (табл. 2), причем наибольшее число видов (14) из 8 родов сосредоточено на Тамарисковых (Tamaricaceae) и, в частности, на роде *Tamarix*. Это виды родов *Allomalialia* (1), *Corimalia* (4), *Titanomalialia* (1), *Geranorhinus* (1), *Chloebeus* (2), *Chlorophanus* (1), *Megamecus* (2), *Coniatus* (2).

Растения семейства Тамарисковые (Tamaricaceae) распространены в Евразии и Африке, при этом наибольшее видовое разнообразие достигается в Средиземноморье и в аридных областях Азии. Род *Tamarix* значительно более специализирован и насчитывает более 60 видов, наиболее характерных для Средиземноморской и Ирано-Туранской флористических областей.

В пределах Дагестана встречаются следующие виды рода *Tamarix*: *T. mejeri*, *T. ramosissima*, *T. smyrnensis* и *T. laxa*. Виды *Tamarix ramosissima* и *T. mejeri* освоили широкий набор местообитаний в низменностях и предгорьях Дагестана: осыпи, россыпи, открытые пески, песчаные и каменистые пустыни, солонцы, солончаки, степи. *Tamarix smyrnensis* и *T. laxa* произрастают там же, но преимущественно вдоль рек в тугайных лесах, причем *T. smyrnensis* по поймам рек поднимается во внутригорный Дагестан.

Значительное число видов долгоносиков туранского корня – 9 из 7 родов связано с Маревыми (Chenopodiaceae): *Baris* (1), *Megamecus* (1), *Phacephorus* (2), *Lixus* (1), *Chromonotus* (1), *Conorhynchus* (1), *Temnorhinus* (2).

Растения семейства Маревые (Chenopodiaceae) распространены главным образом на засоленных почвах, в сухих степях и пустынях. В Дагестане долгоносики туранского корня наиболее часто встречаются на следующих растениях семейства Маревые: на со-

лянке (*Salsola*), сарсазане (*Halocnemum*), терескене (*Eurotia*), поташнике (*Kalidium*), сведе (*Suaeda*) и лебеде (*Atriplex*).

Род Солянка (*Salsola*) насчитывает более 40 видов, которые распространены главным образом в сахаро-аравийской и ирано-туранской областях.

Сарсазан – монотипный род кустарничков и полукустарничков семейства Маревые (*Chenopodiaceae*). Единственный вид сарсазан шишковатый (*Halocnemum strobilaceum*) распространен на Кавказе, в Средней и Центральной Азии, Средиземноморье, Южной Европе, Северной и Центральной Африке, по солончакам, морским побережьям. Сарсазан – гипергалофит, способный произрастать в условиях крайнего засоления почв.

С Гречишными (*Polygonaceae*) связано 6 видов туранских долгоносиков: *Perapion myochroum*, *Hemiperapion jacobsoni*, *Sibinia subirrorata*, *Megamecus variegatus*, *M. urbanus*, *Phacephorus argyrostomus*. Предпочтения они дают такому характерному ирано-туранскому виду, как джугун безлистный (*Calligonum aphyllum*), а также курчавке (*Atraphaxis*), произрастающей в степной и пустынной зонах Евразии.

На бобовых растениях (*Fabaceae*) собрано тоже 6 видов долгоносиков: *Tychius* (2), *Lepidotychius* (2), *Chloebius* (1), *Chlorophanus* (1). Здесь в кормовой базе явно преобладает верблюжья колючка (*Alhagi pseudalhagi*), которая распространена преимущественно в пустынях и полупустынях Средней Азии и Казахстана.

Жуки *Tychius rufirostris*, *Chloebius immeritus* связаны с солодкой *Glycyrrhiza* sp., и один вид – *Tychius lautus* – собран на люцерне (*Medicago minima*). Особо хочется отметить место эфедровых *Ephedraceae* в кормовой базе долгоносиков туранского корня, так как с ними связано два узких олигофага – *Platygasteronyx solskyi* и *Paroxyonyx lunatus*. Род *Ephedra* в Дагестане представлен двумя видами: эфедрой рослой (*E. distachya*) и двуколосковой (*E. procera*), которые произрастают в степной и пустынной зонах Казахстана и Средней Азии.

Два вида долгоносиков – *Leucomigus candidatus* и *Larinus inaequalicollis* – питаются на Сложноцветных (*Asteraceae*), в частности на обитателях степей – полыни солянковидной (*Artemisia salsoloides*) и мордовнике (*Echinops* sp.).

Следует отметить в кормовой базе долгоносиков род Кермек (*Psylliostachys*) из семейства Свинчатковые, или Кермековые, на котором питается и развивается ирано-туранский вид *Pseudaplemonus aeneicollis*. Примечательно то, что Кермек это тоже ирано-туранский род, включающий 7–8 видов, распространенных в Средней Азии, на Кавказе, в Афганистане, Иране.

Туранский комплекс в фауне долгоносиков Дагестана образует 45 видов, что составляет 6,3 % от общего числа видов (Исмаилова и др., 2007).

Процессы флоро- и фауногенеза на определенных территориях протекают под воздействием одних и тех же экологических факторов. Иными словами, на определенных территориях в сообществах протекают своеобразные, свойственные им и характеризующие их процессы. Контрастность смен условий на Кавказе не была резко выражена на протяжении последних геологических эпох. Тем не менее многократно повторявшиеся смены трансгрессии и регрессии Каспийского моря вызвали смену растительного мира и животного населения. Общим следствием проявления этой тенденции явилось постепенное обеднение третичного лесного энтомокомплекса и замещение его элементами фауны аридных областей Туранской, Средиземноморской и Переднеазиатской провинций.

На формирование современных ландшафтов Евразии большое влияние оказали процессы, происходившие в период миоцена – плейстоцена (рис. 1, 2), и тогда же появилось большинство современных видов насекомых (Шаров, 1968; Пономаренко, 1980). Вероятно, современные ареалы видов долгоносиков указывают миоцен-плейстоценовый этап эволюции. Анализ ареалов надвидовых таксонов, время становления которых было в палеогене и неогене (Пономаренко, 1980; Ponomarenko, 1995), позволяет уточнить территорию их формирования и особенности орогенеза, а также наметить пути и сроки проникновения в регионы (Абдурахманов, 1983).

Допускается, что заселение равнинных районов представителями фауны туранского комплекса могло происходить в несколько этапов, начиная еще со среднего плио-

цена. Массовое проникновение пустынных группировок и частичное вытеснение средиземноморцев из северо-западных равнинных районов региона происходит в плейстоцене. Этому способствовал, по-видимому, сдвиг к югу ландшафтных зон.

Рис. 1. Середина позднего миоцена и Каспий (по: Popov et al., 2004)

Рис. 2. Позднейший миоцен и Каспий (по: Popov et al., 2004)

Туранская фауна в широком понимании представляет один из важнейших и достаточно древних (Крыжановский, 1959, 1965) очагов формирования фауны аридных областей, имела и имеет довольно ощутимое влияние на формирование фауны жесткокрылых восточной части Большого Кавказа, особенно его северо-восточных равнинных районов. Эта фауна имела двойное влияние. Наиболее древнее восходит к неогеновому периоду, когда комплекс видов, прямо не связанных с песками, а свойственных плотным почвам, мог проникнуть через Ирано-Среднеазиатские низкогорные системы с юго-востока Кавказа. Сказанное подтверждается и рядом фаунистических аналогий, говорящих об участии чисто кавказских, средиземноморских элементов в фауне горных систем этого региона.

Истинно псаммофильная туранская фауна проникла на Кавказ значительно позже, в период регрессии Каспийского моря к середине плиоцена (балаханский век), когда значительная часть суши Дагестана была связана с территориями Казахстана, по мере освобождения северной части территории обоих регионов от моря. Как было отмечено, Каспий в этот период сильно сокращается в размерах, и Балаханское озеро заполняло только лишь впадину Южного Каспия. При этом решающее значение имел именно этот северный путь, чем и объясняется наличие в регионе 45 характерных туранских видов.

Изучение экологических связей и трофической специализации туранских видов жуков указывает на то, что в Дагестане они преимущественно занимают пустыни, полупустыни и засушливые степи низменного Дагестана и аридные котловины внутригорного Дагестана, а их кормовыми растениями являются ксерофильные галофиты, широко распространенные в ирано-туранских, сахаро-аравийских пустынях и полупустынях, а также степные виды. Можно предположить, что их миграция на Кавказ шла сопряжено, и ксерофильные растительные комплексы, выполняющие коллекторную роль, обеспечивали миграцию туранских видов долгоносиков на территорию Кавказа и Дагестана.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Абдурахманов Г.М. 1983. О связях фаун жесткокрылых (Coleoptera) аридных районов Восточной части Большого Кавказа и Средней Азии. *Энтомологическое обозрение*. 62(3): 481–497.
- Исмаилова М.Ш., Коротяев Б.А., Абдурахманов Г.М., Мухтарова Г.М. 2007. Жуки-долгоносики (Coleoptera: Apionidae, Nanophyidae, Brachyceridae, Dryophthoridae, Eirrhinidae, Curculionidae) Северо-Восточного Кавказа (фауна, экология, зоогеография). Махачкала: Юпитер. 300 с.
- Крыжановский О.Л. 1959. Опыт зоогеографической характеристики фауны жесткокрылых пустынь Туркменистана. *Труды Института зоологии и паразитологии АН Туркменской ССР*. 4: 5–19.
- Крыжановский О.Л. 1965. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. Л.: Наука. 420 с.
- Пономаренко А.Г. 1980. Надотряд Adephaga. Историческое развитие класса насекомых. *Труды Палеонтологического института АН СССР*. 175: 75–84.
- Шаров А.Г. 1968. Филогения ортоптероидных насекомых. *Труды Палеонтологического института АН СССР*. 118: 1–216.
- Ponomarenko A.G. 1995. The geological history of beetles. In: *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson* (J. Pakaluk, S.A. Slipiński eds.). Warszawa: Mus. Inst. Zool. PAN: 155–171.
- Popov S.V., Rozanov A.Y., Rögl F., Steininger F.F., Shcherba I.G., Kovac M. 2004. Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys. 10 maps. Late Eocene to Pliocene. *Courer Forschungsinstitut Senckenberg*. 250: 1–46.

REFERENCES

- Abdurakhmanov G.M. 1983. About the relations of the fauna of beetles (Coleoptera) of arid regions in the Eastern part of the Greater Caucasus and Central Asia. *Entomologicheskoe obozrenie*. 62(3): 481–497 (in Russian).
- Ismailova M.Sh., Korotyaev B.A., Abdurakhmanov G.M., Mukhtarova G.M. 2007. Zhuki-dolgonosiki (Coleoptera: Apionidae, Nanophyidae, Brachyceridae, Dryophthoridae, Eirrhinidae, Curculionidae) Severo-Vostochnogo Kavkaza (fauna, ekologiya, zoogeografiya) [The weevils (Coleoptera: Apionidae, Nanophyidae, Brachyceridae, Dryophthoridae, Eirrhinidae, Curculionidae) of the North-East Caucasus (fauna, ecology, zoogeography)]. Makhachkala: Yupiter. 300 p. (in Russian).
- Kryzhanovskiy O.L. 1959. Experience of zoogeographic characteristics of Coleoptera fauna in the deserts of Turkmenistan. *Trudy Instituta zoologii i parazitologii AN Turkmenskoy SSR*. 4: 5–19 (in Russian).
- Kryzhanovskiy O.L. 1965. Sostav i proiskhozhdenie nazemnoy fauny Sredney Azii [Composition and origin of terrestrial fauna of Middle Asia]. Leningrad: Nauka. 420 p. (in Russian).
- Ponomarenko A.G. 1980. Superorder Adephaga. The historical development of the class Insecta. *Trudy Paleontologicheskogo instituta AN SSSR*. 175: 75–84 (in Russian).
- Ponomarenko A.G. 1995. The geological history of beetles. In: *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson* (J. Pakaluk, S.A. Slipiński eds.). Warszawa: Mus. Inst. Zool. PAN: 155–171.
- Popov S.V., Rozanov A.Y., Rögl F., Steininger F.F., Shcherba I.G., Kovac M. 2004. Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys. 10 maps. Late Eocene to Pliocene. *Courer Forschungsinstitut Senckenberg*. 250: 1–46.
- Sharov A.G. 1968. Phylogeny of orthopteroid insects. *Trudy Paleontologicheskogo instituta AN SSSR*. 118: 1–216 (in Russian).