



ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

Общие вопросы / General Problems

Оригинальная статья / Original article

УДК: 599.32/33:502.4:574.4

DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-9-31

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ ОРГАНИЗМА К ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ ПРИ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЯХ БИОТ (ПОСТРОЕНИЕ ИСТОРИЧЕСКИХ СХЕМ ФОРМИРОВАНИЯ ФЛОРЫ И ФАУНЫ) ТЕТИЙСКОЙ ПУСТЫННО-СТЕПНОЙ ОБЛАСТИ

^{1,2}Гайирбег М. Абдурахманов*, ³Игорь В. Шохин,
¹Абдулгамид А. Теймуров, ¹Абдурахман Г. Абдурахманов, ¹Алимурад А. Гаджиев,
¹Мадина Г. Даудова, ^{1,2}Мадина З. Магомедова, ¹Юлия Ю. Иванушенко

¹Институт экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета,
Махачкала, Россия, abgairbeg@rambler.ru

²лаборатория экологии животных, Прикаспийский институт биологических ресурсов
Дагестанского научного центра Российской академии наук, Махачкала, Россия

³отдел литологии, зообентоса и палеогеографии, Институт аридных зон Южного научного
центра Российской академии наук, Ростов-на-Дону, Россия

Резюме. Цель. Вопрос о жизненных формах (морфо-экологическая адаптация организма к окружающей среде) является актуальной проблемой экологической морфологии. Различные подходы в изучении жизненных форм жесткокрылых, в том числе сравнительно-морфологические, онтогенетические и эколого-фаунистические, позволили выявить основные направления морфо-экологической эволюции изучаемой фауны, а метод спектров жизненных форм – выявить закономерности их ландшафтно-зонального распределения. **Методы.** Сканирующая электронная микроскопия была выполнена в Институте аридных зон ЮНЦ РАН (Ростов-на-Дону) с помощью микроскопа SEM EVO-40 XVP (LEO 1430VP). **Результаты.** В данной статье впервые жизненная форма будет использована для некоторых реконструкций фаун, возрастом тех или иных экосистем обсуждаемой территории. В настоящей работе морфологические адаптации ног рассматриваются в тесной связи с особенностями образа жизни и условиями внешней среды, преимущественно почвенными. Строение ног чернотелок тесно связано с условиями их жизни и особенностями поведения. Конвергенция в строении ног далеких в филогенетическом отношении видов чернотелок является результатом совпадения в их эволюционном развитии условий жизни и особенностей поведения. Устройство копательного аппарата чернотелок и пластинчатоусых находится в тонком соответствии с определенным типом почвенных условий. Вследствие этого среди рассматриваемых групп жесткокрылых роющие формы являются наиболее надежными индикаторами почвенных условий. Анализ биологического разнообразия прибрежных и островных экосистем Каспийского моря показал несостоятельность существующих мнений об уровне режиме Каспия, возрасте биот островов. **Заключение.** Таким образом, наличие, в каком-либо специфическом районе, древних высокоспециализированных жизненных форм, сообществ, система, с большой определенностью можно говорить и допустить о непрерывности существования этой биоты, в течение всего времени, необходимого на формирования структурных единиц сообщества, отдельных видов, подвидов и более высоких надвидовых таксонов. Анализ жизненных форм отдельных систематических групп, видов, сообществ, современного биологического разнообразия прибрежных и островных экосистем не подтверждает периоды «мощных» трансгрессий, заливавших огромные территории Прикаспия, островов Турана. Они противоречат этим предположениям.

Ключевые слова: биота, палеогеография, Тетийская пустынно-степной области, Кавказ, жизненная форма.

Формат цитирования: Абдурахманов Г.М., Шохин И.В., Теймуров А.А., Абдурахманов А.Г., Гаджиев А.А., Даудова М.Г., Магомедова М.З., Иванушенко Ю.Ю. Использование элементов морфоэкологических адаптаций организма к окружающей среде при палеогеографических реконструкциях биот (построение исторических схем формирования флоры и фауны) Тетийской пустынно-степной области // Юг России: экология, развитие. 2016. Т.12, N2. С. 9-31. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-9-31



THE USE OF THE ELEMENTS OF MORPHOECOLOGICAL ADAPTATIONS OF ORGANISMS TO THE ENVIRONMENT UNDER PALEO GEOGRAPHIC RECONSTRUCTIONS OF BIOTAS OF TETIYSKY DESERT-STEPPE REGION (BUILDING SCHEMES OF HISTORICAL FORMATION OF FLORA AND FAUNA)

^{1,2}Gayirbeg M. Abdurakhmanov*, ³Igor V. Shokhin,

¹Abdulgamid A. Teymurov, ¹Abdurakhman G. Abdurakhmanov, ¹Alimurad A. Gadzhiev,

¹Madina G. Daudova, ^{1,2}Madina Z. Magomedova, ¹Yuliya Yu. Ivanushenko

¹Institute for Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University,
Makhachkala, Russia, abgairbeg@rambler.ru

²Laboratory of Animal Ecology, Caspian Institute of Biological Resources,
Dagestan Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

³Department of lithology, zoobenthos and paleogeography,
Institute of Arid Zones, Southern Scientific

Centre of the Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, Russia

Abstract. Aim. The question of life forms (morpho-ecological adaptation of the organism to the environment) is an actual problem of ecological morphology. Different approaches in the study of Coleoptera life forms, including comparative morphological, ontogenetic and ecological faunal approaches, have identified the main trends of the morpho-ecological evolution of the studied fauna, and the spectrum method of life forms helped find out the laws of their landscape-zonal distribution. **Methods.** Electron microscopy scanning was performed at the Institute of Arid Zones of the Southern Scientific Center of RAS (Rostov-on-Don), using a microscope SEM EVO-40 XVP (LEO 1430VP). **Results.** In this article, for the first time, the life form to be used for some reconstructions of the fauna of the age of certain ecosystems of the discussed territory. In this paper, morphological adaptation of the feet is considered closely related to the features of lifestyle and environmental conditions, mainly the soil. The structure of the feet of Tenebrionidae is closely related to their living conditions and patterns of behavior. Convergence in the structure of the feet of phylogenetically distant species is the result of a match in their evolutionary development of the living conditions and behavioral characteristics. The structure of fossorials (digging legs) of Tenebrionidae and Scarabaeidae is in a thin line with a certain type of soil conditions. As a result, among the examined groups of Coleoptera the structure of fossorials is the most reliable indicator of soil conditions. The analysis of the biological diversity of coastal and island ecosystems of the Caspian Sea has shown the failure of the existing reviews for Caspian water level regime and the age of biota of islands. **Conclusion.** Thus, the presence of the ancient highly specialized life forms, communities and systems in any particular area, with great certainty will allow conceding the continuity of the existence of this biota during the time required for the formation of structural units of the community, the individual species, subspecies and supra species taxa. The analysis of the life forms of individual taxonomic groups, species, communities, modern biological diversity of coastal and island ecosystems does not confirm the periods of "strong" transgressions flooding vast areas of the Caspian and the islands of Turan. They contradict these assumptions.

Keywords: biota, paleogeography, Tetiysky desert-steppe region, Caucasus, life form.

Формат цитирования: Abdurakhmanov G.M., Shokhin I.V., Teymurov A.A., Abdurakhmanov A.G., Gadzhiev A.A., Daudova M.G., Magomedova M.Z., Ivanushenko Yu.Yu. The use of the elements of morphoecological adaptations of organisms to the environment under paleogeographic reconstructions of biotas of Tetiysky desert-steppe region (building schemes of historical formation of flora and fauna). *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 2, pp. 9-31. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-9-31

ВВЕДЕНИЕ

Вопросы палеогеографических и фауно-генетических реконструкций наземной биоты аридных областей Палеарктики на примере насекомых рассматривались во многих работах и подытожены в ряде фундаментальных трудов [1-6]. Значительным прогрессом в упомянутых работах является использование широкого набора палеоботанических, палеогеографических ботанико-географических и зоогеографических данных, а у Жерихина обширного палеоэнтомо-

логического материала, для объяснения причин смены фаунистических комплексов.

Использование палеонтологических свидетельств [3, 7], несмотря на скудность материала, дает твердое основание для понимания причин эволюции многих групп животных и биомов в целом. Так, Жерихин [3] при обсуждении биоценотического кризиса в среднем мелу писал, что при переходе от когерентной к некогерентной эволюции более правдоподобными выглядят предпо-



ложения о биотической причине кризиса в эволюции насекомых (а именно, воздействия на них изменения растительности в связи с появлением покрытосеменных), нежели гипотезы климатогенных смен. Связано это с тем, что заметные климатические изменения происходили намного чаще, чем серьезные смены биоценологических структур. Несомненно, биоценологический подход имеет под собой серьезную основу, и применим к глобальным эволюционным кризисам. Однако после стабилизации биоценозов и замедления темпов эволюции групп [3] климатогенные факторы являются, возможно, определяющими для объяснения причин формирования и дифференциации фаунистических комплексов на обширных территориях. Тот же Жерихин [7] подчеркивал, что перемещения фаунистических комплексов в кайнозой связаны с крупными геологическими и климатическими изменениями. Кроме того, для некоторых обширных групп насекомых, таких как жуки-чернотелки, недавно было показано, что изменения в растительных сообществах сопровождавшееся радиацией покрытосеменных, не существенно способствовало диверсификации Tenebrionidae, как это наблюдается в других группах животных [8]. Во многих случаях отсутствие палеонтологического материала, часто связанное с тафонимическими причинами, позволяет опираться только на анализ рецентных фаун (как в работах Крыжановского [1], Абдурахманова [5], и многих других) для фауногенетических реконструкций. Однако применение палеогеографических (в первую очередь палеогеографических и палеоботанических) данных позволяет, в некоторой мере, найти опору для таких реконструкций.

Например, почти полное отсутствие, за небольшим исключением, геобионтных мезозойских и кайнозойских тенебрионид в палеонтологической летописи не позволяет проследить эволюцию большинства ксерофильных групп Tenebrionidae. Между тем, структура и механический состав почвы, как показано Медведевым [9], являются одними из важнейших факторов в морфологической дифференциации чернотелок. Это справедливо и для других групп насекомых, не связанных тесно в своей эволюции с изменением растительности. Одним из ярких примеров влияния преимущественно климатогенных факторов на эволюцию является формирование на месте древнего моря Тетис бога-

тейшей псаммофильной палеарктической пустынной фауны жесткокрылых, морфологически специализированных родов и даже триб [1].

Исследование глубины морфологической специализации почвообитающих групп и их адаптаций к обитанию на различных почвенных субстратах может дать дополнительный ключ к пониманию условий формирования пустынной энтомофауны в Тетийской области.

Тетийская пустынно-степная область (пояс) тянется в широтном направлении на протяжении $\approx 9\,000$ км от Марокко и Испании, т.е. от Атлантического океана по Южной Европе и Северной Африке, охватывая здесь Средиземное море и все острова, далее на восток продолжается до Передней и Средней Азии, имея южной границей хребет Западный Гималаи, а затем уходит в Монголию и Северный Китай, не доходя до Тихого океана ≈ 1000 км. В ширину она занимает все пространство между $23-30^\circ$ и $42-45^\circ$. Ранее использовавшееся название Древнее Средиземье [1], так же как и термин «древнесредиземноморский» применительно к распространению таксонов и фаун считаем неудачными и не отражающими историческую составляющую, так как они ассоциируются с современным Средиземноморьем, которое являлось лишь частью суши (или морским дном), омываемой морем Тетис. Например, многие «широкосредиземноморские роды» (в понимании Крыжановского) распространены от Атлантики до Западного Китая и имеют центры разнообразия в Средней Азии и Иране (например, среди чернотелок род *Catomus* Allard, 1976, триба Dissonomini).

В пределах данной области расположены величайшие горные системы: Атлас, Альпы, Эльбурс, Загрос, Главный Кавказских хребет, и Малый Кавказ, (Ирано-Турецкий Кавказ, Большой Кавказ), Тавр, Понтийский хребет, Гималаи, Тянь-Шань, северные склоны Куньлуня, Няншаня и, наконец, южные отроги Алтая и Саян, т.е. от равнин до 8000 м. н. у.м.

В орографические структуры ландшафтов горных систем пустынно-степной области укладываются факторы ландшафтной дифференциации. Из них особое значение имеют высотно-гипсометрические факторы, которые обуславливают особенности высотной поясности ландшафтов. С ним



связано наличие низкогорных, среднегорных (с нижегорными областями, собственно среднегорными и вышегорными), высокогорных (субальпийских, альпийских, субнивальных) и гляциально-нивальных поясов (нивально-гляциальный (Памир, Большой Кавказ, Эльбурс, горно-луговой и альпийский и субальпийский (Альпы, Кавказ), высокогорный степной, лугово-степной (Тянь-Шань, Гималаи), горно-лесной, хвойно-широколиственный (Альпы, Карпаты, Кавказ), горно-лесной, субтропический (Средиземноморье, переднеазиатское нагорье), горно-лесной хвойный субтропический (Большой водораздельный хребет, горы Ближнего Востока), горно-лесной влажных тропиков и субтропический (Западный Кавказ, Лазистанский хребет, Гималаи), горно-лесной средиземноморский (Балканский полуостров), горно-лесной субтропический ксерофитный (горы Средиземноморья, Юго-западный Тянь-Шань, Иранское нагорье, Большой Водораздельный хребет), горно-степной и сухостепной (Тянь-Шань, Монгольский Алтай), низкогорно-степной субтропический (Копетдаг, Западный Тянь-Шань, Иранское нагорье), нагорно-ксерофитный субтропический и тропический (Иранское нагорье, Ближний Восток, Аравийский полуостров), горно-полупустынный и пустынный субтропический (Иранское нагорье, горы Сахары).

Вопрос о жизненных формах (морфо-экологическая адаптация организма к окружающей среде) является актуальной проблемой экологической морфологии. Среди многочисленных работ, посвященных жизненным формам организмов, и в частности, насекомых, до настоящего времени нет четкого определения критерия для деления тех или иных видов на экологических группировки. В то же время экологические классификации групп имеют значение при биоценологических следованиях, а также при зоогеографическом анализе фаун регионов, фауно-генетических реконструкциях. Понятие об объеме жизненных форм в зависимости от объектов исследования у разных авторов может быть различным, принцип выделения жизненных форм, как экологической категории должен быть единым, четко сформированным и отражать действительное разнообразие экологических группировок. Некоторые авторы выделяют жизненные формы без учета морфологического содержания на ос-

нове экологических принципов, т.е. по их приуроченности к сходной экологической нише. Этот подход к выделению жизненных форм у животных встречает серьезных оппонентов, считающих, что понятие «жизненная форма» не должно утрачивать морфологического содержания [10]. В ряде случаев для решения конкретных экологических задач жизненные формы выделяются по признакам, связанным с выбором какого-то одного фактора среды, а не их комплексом. Так, жизненные формы выделяются по морфоадаптации к обитанию в определенном ярусе для выяснения характера использования среды обитания; по адаптации к типу движения; по специализации типу питания [11]. К.В. Арнольди, анализируя экологические особенности муравьев, считал, что главным критерием является способ питания и характер гнездования. По мнению этого автора, выделяется всего 3 класса жизненных форм: зоофаги, миксофитофаги и симфилы – мирмекофилы. Подобный критерий принят впоследствии многими энтомологами. Изучение жизненных форм жуужелиц началось сравнительно недавно, во многом благодаря работам И.Х. Шаровой [12-15], детально разработавшей иерархическую систему жизненных форм, построенной на принципах морфоэкологического сходства. Различные подходы в изучении жизненных форм жуужелиц, в том числе сравнительно-морфологические, онтогенетические и эколого-фаунистические, позволили выявить основные направления морфо-экологической эволюции жуужелиц, а метод спектров жизненных форм – выяснить закономерности их ландшафтно-зонального распределения.

Как правило, подавляющее большинство подобных работ проводилось на территории европейской части России и частично на Кавказе [4, 16-21].

Экологическая структура населения жесткокрылых, отраженная в спектрах жизненных форм, закономерно меняется по высотным поясам. По мере поднятия заметно изменяется состав доминантных групп, сокращается набор жизненных форм, меняется соотношение зоофагов и миксофитофагов и т.д.

Большой интерес представляет изучение спектров жизненных форм в ландшафтно-стациональных комплексах региона, где дает морфо-экологическую оценку наиболее общих и в то же время характерных место-



обитаний жесткокрылых. Не подвергая сомнению известное определение, что в жизненной форме, как в зеркале, отражаются главные черты местообитания видов, отме-

тим, тем не менее, довольно высокую экологическую пластичность жизненных форм имаго жесткокрылых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сканирующая электронная микроскопия была выполнена К.В. Двадненко и И.В. Шохиним в аналитической лаборатории Института аридных зон ЮНЦ РАН (Ростов-на-

Дону) с помощью микроскопа SEM EVO-40 XVP (LEO 143OVP). Для сканирующей микроскопии использовался материал из коллекций И.В. Шохина и М.В. Набоженко.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В данной статье впервые жизненная форма будет использована для некоторых реконструкций фаун, возрастом тех или иных экосистем обсуждаемой территории.

Итак, общепризнанным считается, древнесредиземноморская биота имеет неогеновый возраст, т.е. должна быть датирована концом миоцена и плиоценом. Мы смогли составить ясную картину, как географически и экологически выглядят неогеновые роды (*Astragalus*, *Silena*, *Salvia*).

Отметим, очень часто многими исследователями не учитывается момент в датировках: Тетийский пустынно-степной район (суши вышедшие из под вод океана Тетис), но и те, которые были сушами и до неогена (палеоген) т.е. речь идет о побережье - прибрежные экосистемы, а если учесть что в палеогеновом Тетисе были и острова которые были и оставались сушей (меловой период), то мы имеем прибрежные и островные экосистемы с палеогеновым составом фауны. «Живых ископаемых» нет, но отрицать отмеченное выше, что океан имел берег и некоторые острова невозможно.

«...Четвертичный период в свете биогеографических данных» выдвигает гипотезу «о геогидрократических колебаниях уровня мирового океана», вызвавших крупнейшие трансгрессии и регрессии ≈ 150 -180м. над современным уровнем океана). Это означает, что вся фауна (псаммофильная, пустынная и высокоспециализированная) жесткокрылых (особенно малоподвижные формы) неспособных переселяться на новые территории должна была погибнуть. Но она жива [22-30]!!!

Жива и жизнь на островах Каспийского моря со своим набором биоты. Интересные, подтверждающие сказанное сведения мы находим в работе Л.В. Арнольди [31], где речь идет о долгоносиках трибы *Mesostylini*

Средней Азии (4 рода: *Mesostylis*, *Parastylis*, *Amesostylus*, *Kasakhstania*, 11 видов) (рис. 1).

В известном обзоре по чернотелкам Средней Азии работ Г.С. Медведев [9], отмечает, что типичными обитателями барханных песков являются *Habrobates vernalis* Sem., *Diesia sefirana* Rtt., *Sternodes caspicus* Pall.

Большинство пустынных чернотелок, особенно бескрылых, в течение всей жизни тесно связано с почвой. Почвенные условия определяют многие черты наружного строения чернотелок и прежде всего ног. В настоящей работе морфологические адаптации ног рассматриваются в тесной связи с особенностями образа жизни и условиями внешней среды, преимущественно почвенными.

Строение ног чернотелок тесно связано с условиями их жизни и особенностями поведения. Почвенные условия являются наиболее важным фактором, влияющим на строение ног. Из особенностей поведения в строении ног чаще всего находит отражение способность к быстрому бегу, закапыванию, лазанию по древесной и кустарниковой растительности. Конвергенция в строении ног далеких в филогенетическом отношении видов чернотелок является результатом совпадения в их эволюционном развитии условий жизни и особенностей поведения.

Устройство копательного аппарата чернотелок и пластинчатоусых находится в тонком соответствии с определенным типом почвенных условий. Вследствие этого среди рассматриваемых групп жесткокрылых роющие формы являются наиболее надежными индикаторами почвенных условий.

Связь морфологии и образа жизни не раз отмечалась ранее, в том числе в связи с обитанием в песчаной среде [32-35].

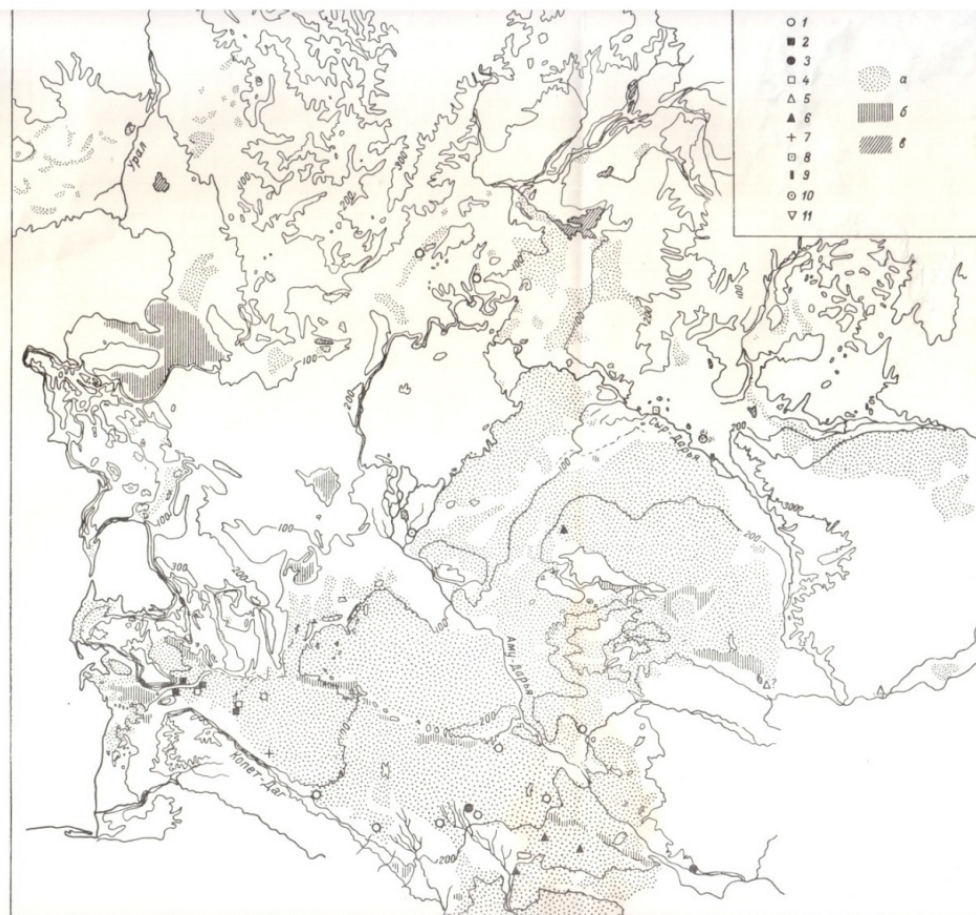


Рис.1. Карта современного рельефа Туранской низменности и распространение видов Mesostylini (Coleoptera, Curculionidae) [31]

1 - *Mesostylus hauseri*; 2 - *Mesostylus uzboicus*; 3 - *Parastylus truchmenus*; 4 - *Parastylus angulatus*; 5 - *Parastylus porosus*; 6 - *Parastylus argentatus*; 7 - *Parastylus spinidens*; 8 - *Amesotylus schelli*; 9 - *Amesotylus syrdariensis*; 10 - *Amesotylus amu-dariensis*; 11 - *Kasakhstania romadinae*: а - пески; б - солончаки, в - временные соленые озера.

Fig.1. Map of the modern relief of Turan lowland and distribution of Mesostylini species (Coleoptera, Curculionidae) [31]

1 - *Mesostylus hauseri*; 2 - *Mesostylus uzboicus*; 3 - *Parastylus truchmenus*; 4 - *Parastylus angulatus*; 5 - *Parastylus porosus*; 6 - *Parastylus argentatus*; 7 - *Parastylus spinidens*; 8 - *Amesotylus schelli*; 9 - *Amesotylus syrdariensis*; 10 - *Amesotylus amu-dariensis*; 11 - *Kasakhstania romadinae*: а - sands; б - salt marshes; в - temporary salt lakes.

По сравнению с плотными почвами закапывание на сыпучих песках требует меньшей затраты энергии на преодоление механического сцепления частиц субстрата, однако здесь резко возрастает доля энергии, расходуемой на отбрасывание песка из хода. Необходимо отметить, что после дождей поверхностный слой подвижных песков временно уплотняется. Такое состояние барханных песков, особенно если оно наступает весной и сопровождается понижением температуры воздуха и почвы, часто вызывает гибель тех особей, которые оказались на по-

верхности песка вследствие выдувания или других причин. В частности, это касается таких хрупких чернотелок, как *Diaphanidus ferrugineus* Fisher von Waldheim, 1821; *Meladiesia miritarsis* Reitter, 1909; *Pimelia capito* Krynicki, 1832; *Platyesia sericata* Zubkov, 1833; *Platyope leucogramma* Pallas, 1773; *Sternoplax deplanata* Krynicki, 1832; *Trigonoscelis muricata* Pallas, 1781; *Blaps parvicollis* Zubkov, 1829; *Trachyscelis aphodioides* Latreille, 1809 и пластинчатоусых жуков *Glaresis rufa* Erichson, 1848; *Brenskea coronata* Reitter, 1891; *Orubesa athleta*



Semenov, 1896; *Eremazus unistriatus* Mulsant, 1851; *Erytus aequalis* A. Schmidt, 1907; *Mendidius multiplex* Reitter, 1897; *Mothon sarmaticus* Semenov & S.I. Medvedev, 1927; *Psammodius asper* Fabricius, 1775; *Psammodius caucasicus* Pittino & Shokhin, 2006; *Eutyctus deserti* Semenov, 1889, (рис. 2-20) поскольку слой мокрого песка является для них трудно преодолимым препятствием.

Интересно проследить основные тенденции на примере близких групп, связанных с псаммофильным образом жизни, но в разной степени адаптированных. Основные адаптации показывают прямо противоположные сценарии: расширение бедр, голеней и лапок в одном случае и грациализация, сопровождающаяся значительным удлинением конечностей во втором. Оба сценария соответствуют разделению на предпочитаемые формы жизни – наземную, характеризующуюся удлинением конечностей для лучшего передвижения по поверхности песчаных массивов, и внутри песчаную, с их более глубокой морфофункциональной перестройкой. Например, на примере пластинчатоусых жуков мы можем видеть однопавленные адаптивные механизмы в различных группах. Характерные примеры наблюдаются у носорогов (Dynastinae), а в особенности у разных групп *laparosticti*. Если *Erytus* Mulsant et Rey, 1870 (рис. 15) обладают удлинёнными конечностями, и одними из самых длинных лапок в подсемействе *Aphodiinae*, то у других псаммофильных групп (*Glaresidae*, *Psamodiini*, *Mendidius* Harold, 1868 и близкие роды, *Eutyctus* Semenov, 1889 и др.) четко прослеживается тенденция к расширению площади соприкосновения с песком за счет утолщения конечностей. Отдельными признаками, характеризующими расширение площади соприкосновения выступают модификация шпор в сторону листовидных (рис. 8, 11, 19, 20), а далее рассеченных (рис. 13), и увеличение площади за счет волосков (рис. 14). Тенденция к переходу к все более расширенным конечностям хорошо наблюдается на примере разных видов *Psammodius* Fallen, 1807, в то время как *P. caucasicus* Pittino et Shokhin, 2006 (рис. 19), приуроченный к небольшим песчаным участкам горных рек Кавказа, обладает наиболее стройными ногами (для псаммофильной группы), распространенные вдоль большинства песчаных русел рек *P. asper*

Fabricius, 1775 (рис. 18) и *P. laevipennis* Costa, 1844, имеют гораздо более утолщенные ноги, в том числе бедра, но наиболее толстые бедра мы наблюдаем у характерных обитателей приморских песков – *P. basalis* Mulsant et Rey, 1870. Из других групп следует отметить род *Glaresis* Erichson, 1848, эта группа, ныне рассматриваемая в ранге семейства, обладает субкосмополитичным ареалом, но везде привязана к песчаным местам. Отсутствие этой группы в Австралии ставит под сомнение ее базальное положение и сестринность к остальным группам пластинчатоусых, но фактически неизменная форма на протяжении долгого времени и при широком мировом распространении, говорит как о реликтовости этой группы, так и о древности существования псаммофильной фауны.

Более крупные формы, если и способны закапываться в сырой песок, то очень медленно. Все это показывает, что ноги барханных чернотелок и пластинчатоусых приспособлены преимущественно для отметания сухого песка и в более слабой степени для копания в уплотненном субстрате, о чем свидетельствует также отсутствие у этих чернотелок зубцов на наружном крае передних голеней.

Движение этих видов жесткокрылых в толще песка можно сравнить с плаванием водных животных. Гребное движение передней ноги сводится к тому, что согнутую в коленном суставе и прижатую к телу ногу жук отводит назад и одновременно разгибает в колене. Средние и задние ноги в исходном положении прижаты к телу и согнуты в коленном суставе. Отводя голени вбок и назад, жук отталкивается всей их нижней поверхностью. Площадки на вершинных срезах средних и задних голеней отсутствуют. Само собой разумеется, что характерный для них способ закапывания возможен лишь в сыпучем субстрате.

В другой капитальной работе «Таксономическое значение антеннальных сенсил» Г.С. Медведевым отмечена тонкая деталь «...*Sternodes caspicus* Pall. появляется тогда, когда пески хорошо просыхают» (как хорошо в данном случае уместно говорить о «компенсационном поведении») Заметим, что *Pimeliini* в целом, а представители рода *Sternodes* можно назвать наиболее типичным обитателем подвижных сыпучих песков.

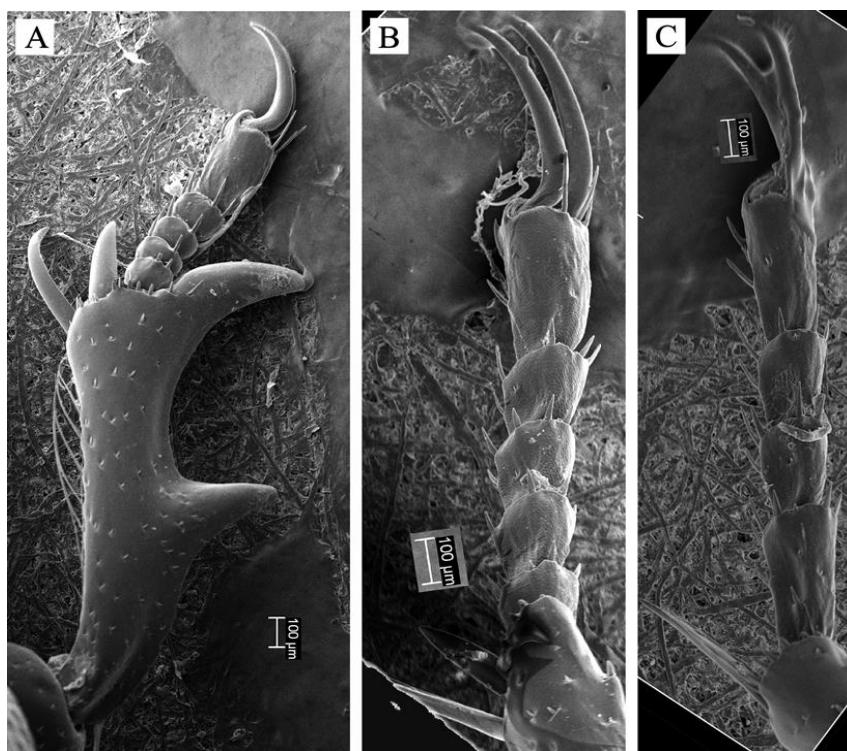


Рис. 2. *Diaphanidus ferrugineus* (Fisher von Waldheim, 1821)
(Западный Казахстан: Атырауская область)

A – передние голень и протарзус; B – мезотарзус; C – метатарзус.

Fig.2. *Diaphanidus ferrugineus* (Fisher von Waldheim, 1821)
(West Kazakhstan: Atyrau region)

A – protibia and protarsus; B – mezotarsus; C – metatarsus.

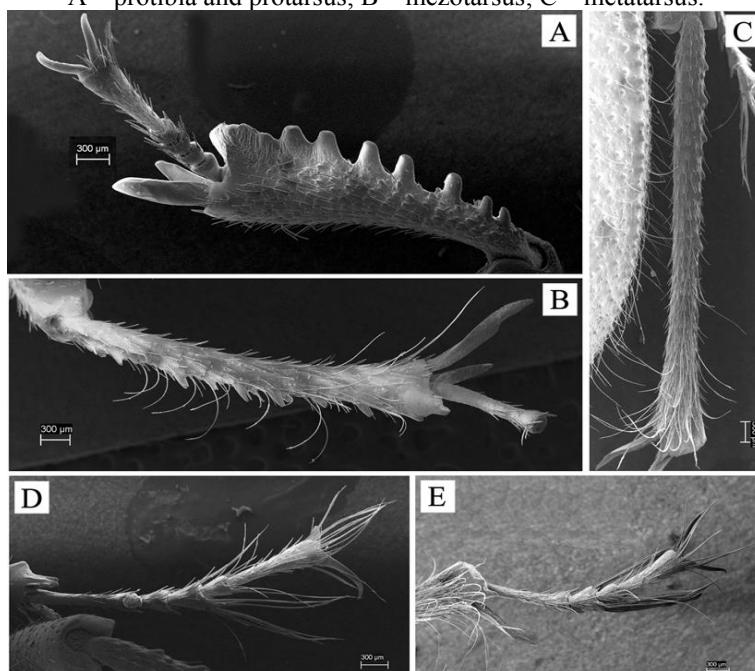


Рис. 3. *Meladiesia miritarsis* Reitter, 1909 (Туркменистан: Бадхыз)

A – передние голень и протарзус; B – средняя голень; C – задняя голень;
D – мезотарзус; E – метатарзус.

Fig. 3. *Meladiesia miritarsis* Reitter, 1909 (Turkmenistan: Badkhyz)

A – protibia and protarsus; B – middle lower leg; C – hind tibia; D – mesotarsus; E – metatarsus.

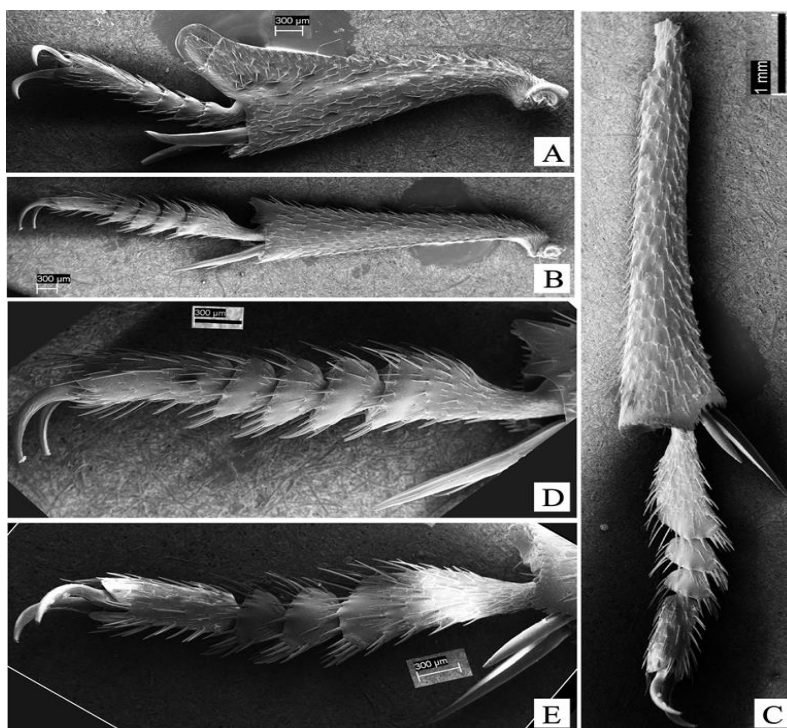


Рис. 4. *Pimelia capito* Krynicki, 1832 (Дагестан: побережье Каспия)

A – передние голень и протарзус; B – средняя голень; C – задняя голень;
D – мезотарзус; E – метатарзус.

Fig. 4. *Pimelia capito* Krynicki, 1832 (Dagestan: the coast of the Caspian Sea)

A – protibia and protarsus; B – middle tibia; C – hind tibia;
D – mesotarsus; E – metatarsus.

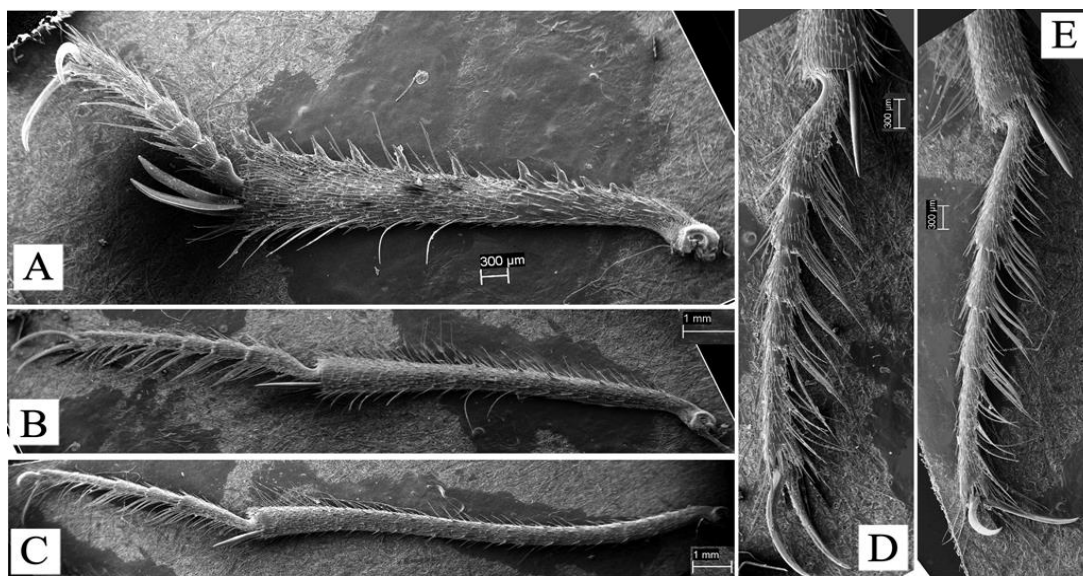


Рис. 5. *Platyesia sericata* (Zubkov, 1833) (Ставропольский край: Курский район)

A – передние голень и протарзус; B – средняя голень; C – задняя голень;
D – мезотарзус; E – метатарзус.

Fig. 5. *Platyesia sericata* (Zubkov, 1833) (Stavropol Territory: Kursk region)

A – protibia and protarsus; B – middle tibia; C – hind tibia;
D – mesotarsus; E – metatarsus.

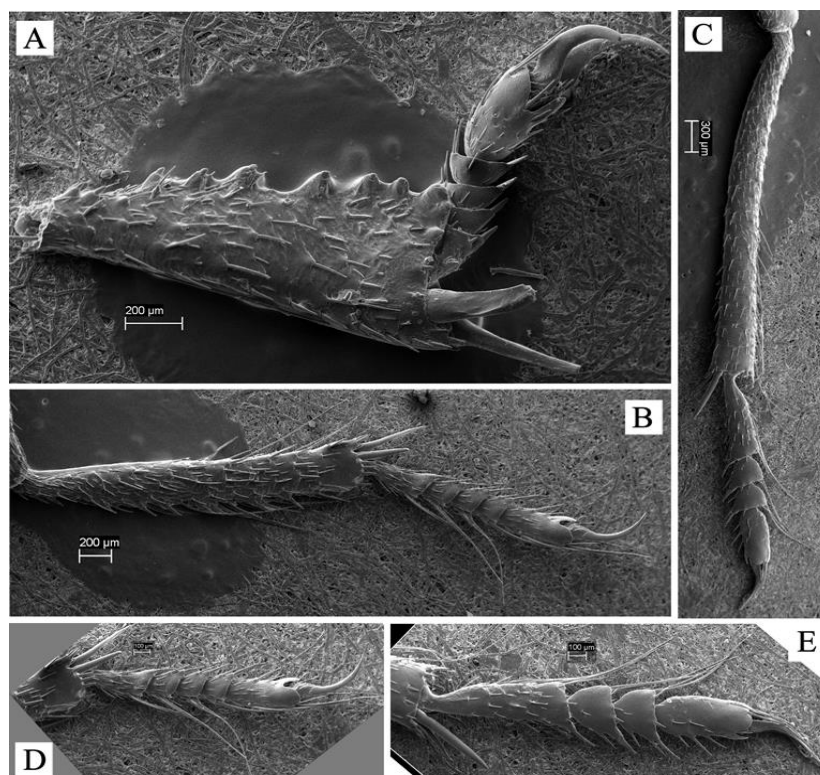


Рис. 6. *Platyoche leucogramma* (Pallas, 1773) (Западный Казахстан: Атырауская область)

A – передние голень и протарзус; B – средняя голень; C – задняя голень;
D – мезотарзус; E – метатарзус.

Fig. 6. *Platyoche leucogramma* (Pallas, 1773) (West Kazakhstan: Atyrau region)

A – protibia and protarsus; B – middle tibia; C – hind tibia; D – mesotarsus; E – metatarsus.

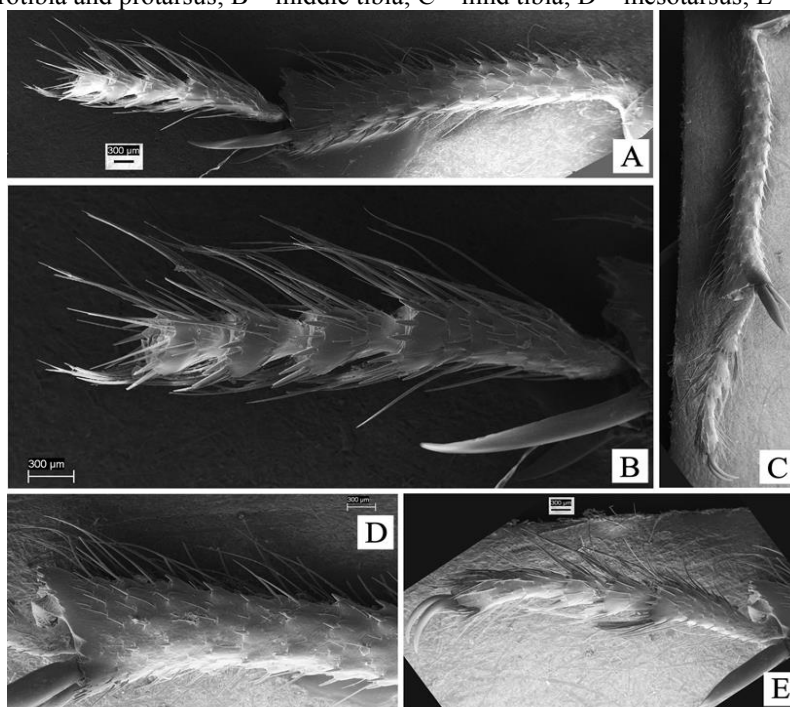


Рис. 7. *Sternoplax deplanata* (Krynicky, 1832) (Западный Казахстан: Атырауская область)

A – средняя голень; B – мезотарзус; C – задняя голень;
D – вершина задней голени; E – метатарзус.

Fig. 7. *Sternoplax deplanata* (Krynicky, 1832) (West Kazakhstan: Atyrau region)

A – middle tibia; B – mesotarsus; C – hind tibia; D – apex of hind tibia; E – metatarsus.

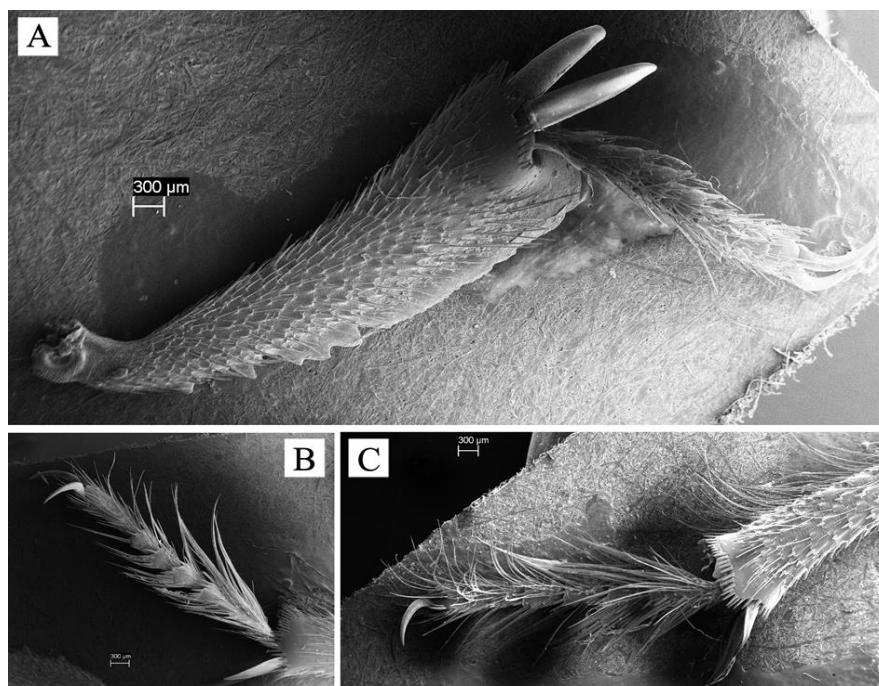


Рис. 8. *Trigonoscelis muricata* (Pallas, 1781) (Западный Казахстан: Мангыстауская область)

A – передние голень и протарзус; B – мезотарзус; C – метатарзус.

Fig. 8. *Trigonoscelis muricata* (Pallas, 1781) (West Kazakhstan: Mangystau region)

A – protibia and protarsus; B – mezotarsus; C – metatarsus.

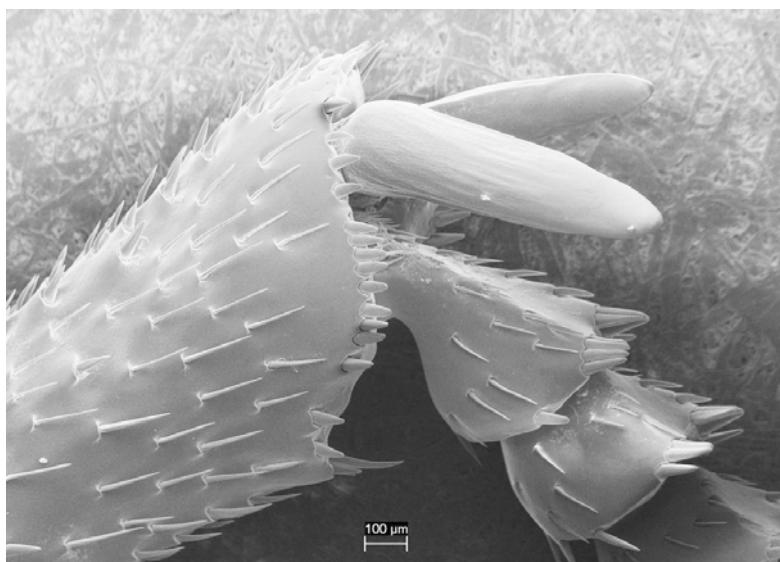


Рис. 9. *Blaps parvicollis* Zubkov, 1829 (Дагестан: побережье Каспия)

Вершина средней голени с лопатообразными шпорами

Fig. 9. *Blaps parvicollis* Zubkov, 1829 (Dagestan: the coast of the Caspian Sea)

Apex of middle tibia with spatulate spurs

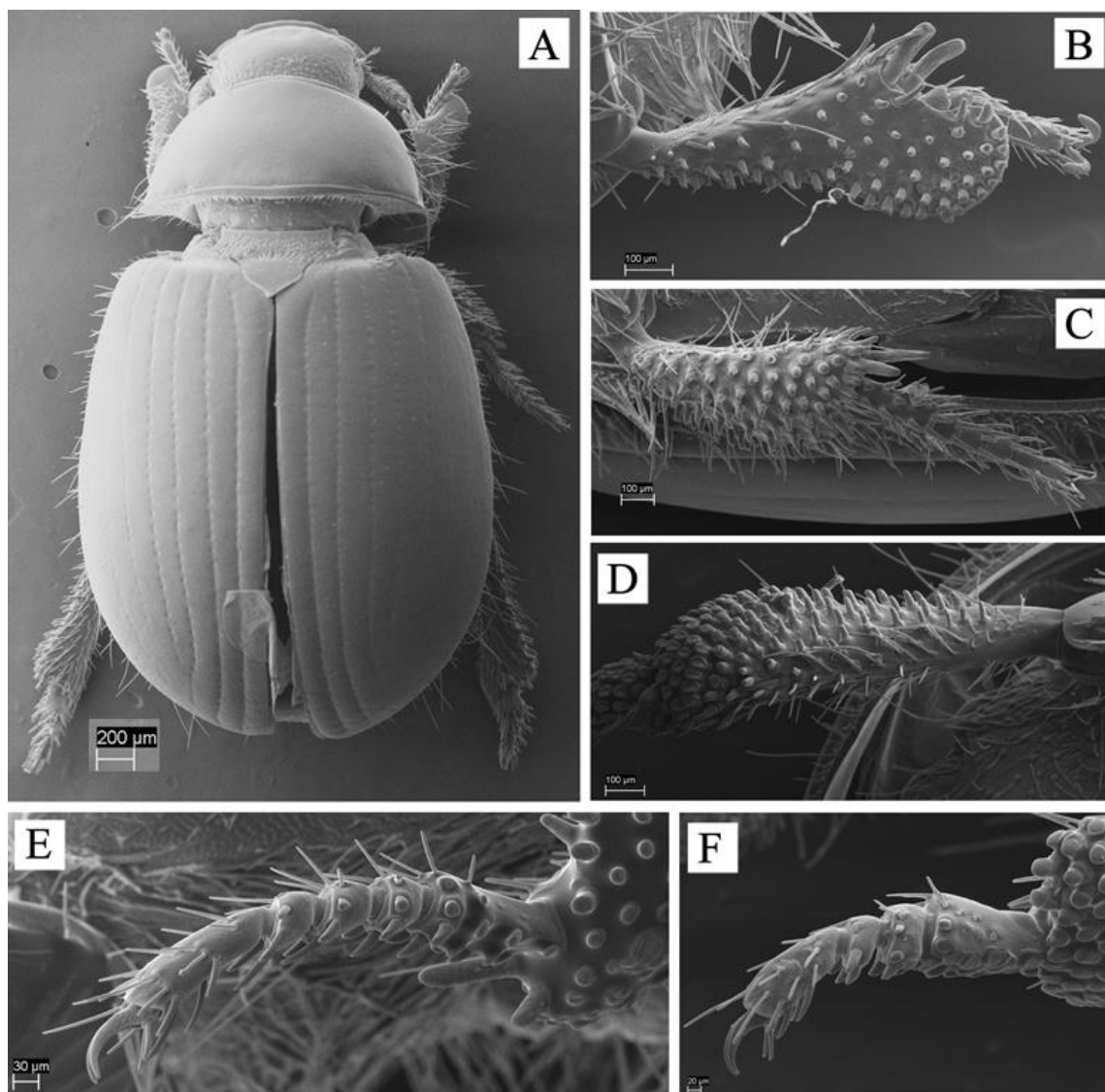


Рис. 10. *Trachyscelis aphodioides* Latreille, 1809 (Азовское море: Обиточная коса)

А – общий вид; В – передняя голень; С – средняя голень; D – задняя голень;
Е – мезотарзус; F – метатарзус.

Fig. 10. *Trachyscelis aphodioides* Latreille, 1809 (Sea of Azov: Obitochnaya Spit)

A – general view; B – anterior tibia; C – middle tibia; D – hind tibia;
E – mesotarsus; F – metatarsus.

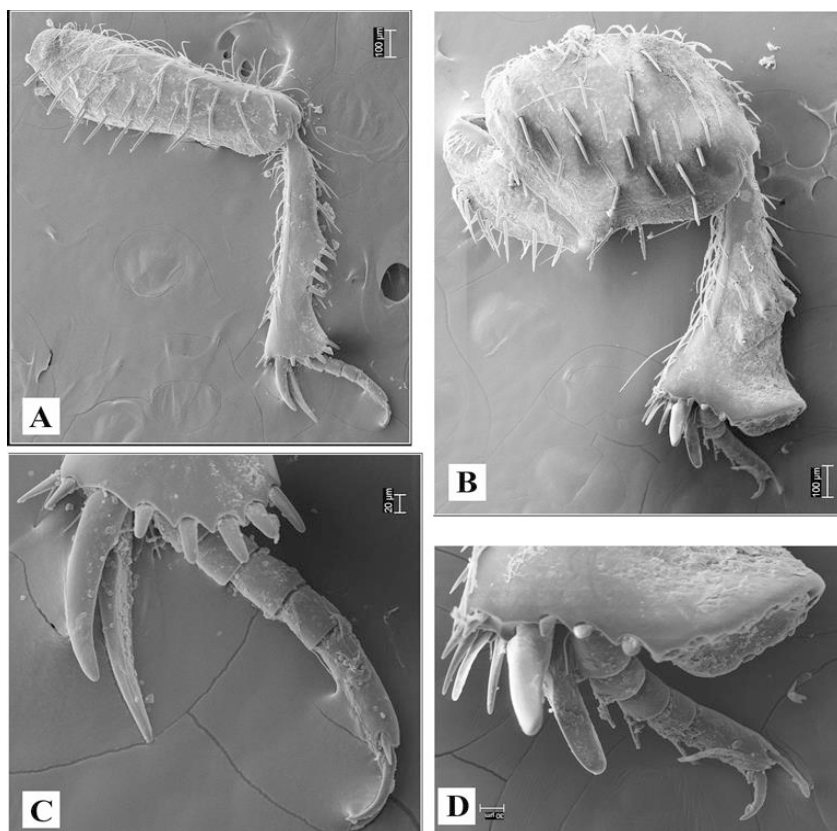


Рис. 11. *Glareis rufa* Erichson, 1848 (Ростовская область)

А – средняя нога; В – задняя нога; С – мезотарзус; D – метатарзус.

Fig. 11. *Glareis rufa* Erichson, 1848 (Rostov region)

A – middle leg; B – hind leg; C – mesotarsus; D – metatarsus.

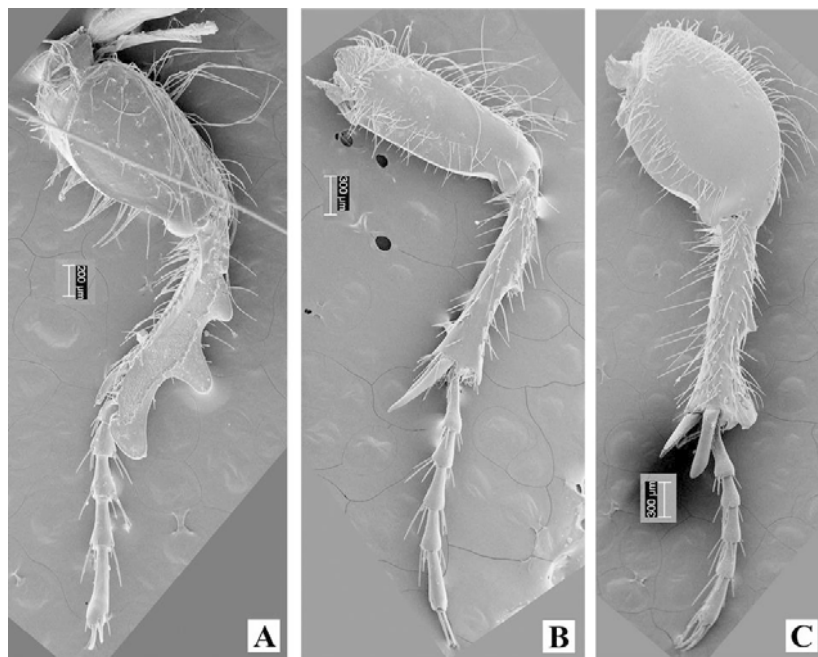


Рис.12. *Brenskea coronata* Reitter, 1891 (Марокко)

А – передняя нога; В – средняя нога; С – задняя нога.

Fig. 12. *Brenskea coronata* Reitter, 1891 (Marocco)

A - anterior leg; B - middle leg; C - hind leg.

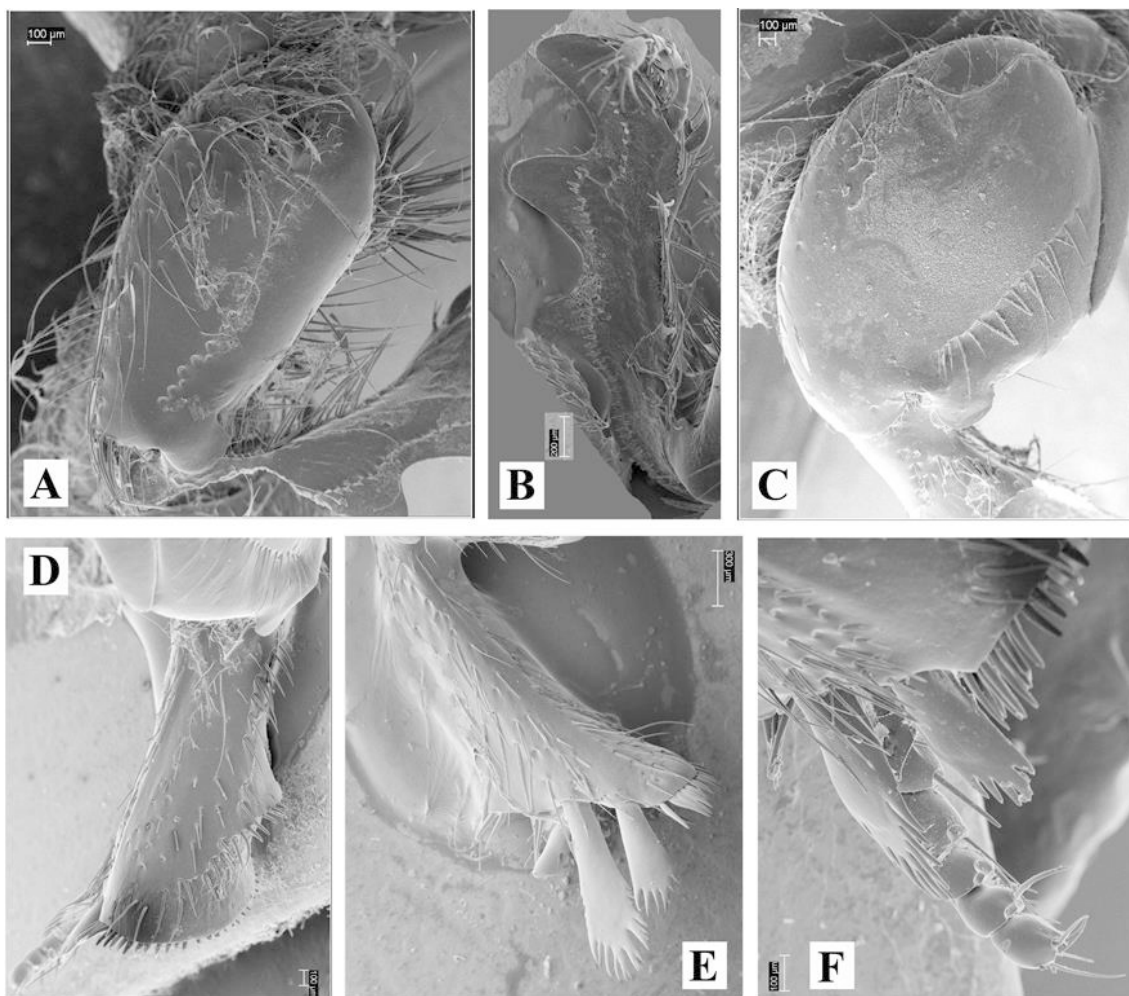


Рис.13. *Orubesa athleta* (Semenov, 1896) (Калмыкия)

A – переднее бедро; B – передняя голень и протарзус; C – заднее бедро;
D – задняя голень; E – средняя голень с рассеченными шпорами;
F – вершина задней голени с рассеченными шпорами и метатарзус.

Fig. 13. *Orubesa athleta* (Semenov, 1896) (Kalmykia)

A - profemora; B - protibia and protarsus; C -hind femora;
D – hind tibia; E - middle tibia with split spurs;
F - apex of hind tibia with split spurs and metatarsus.

Морфофизиологические признаки роющих барханных форм выражены наиболее четко. Этих примеров достаточно много в нашей фауне (имеется в виду и фауну пластинчатоусых обсуждаемого пояса). Анализ жизненных форм жуужелиц Биногадинских кировых пластов Апшерона показал, что существовавшие в четвертичном периоде спектр жизненных форм жуужелиц соответ-

ствует ныне предгорной части (Закатала, Белоканы, Магарамкент) и сейчас отсутствует на Апшероне [4].

Анализ биологического разнообразия прибрежных и островных экосистем Каспийского моря показал несостоятельность существующих мнений об уровне режиме Каспия, возрасте биот островов [27, 36-37].

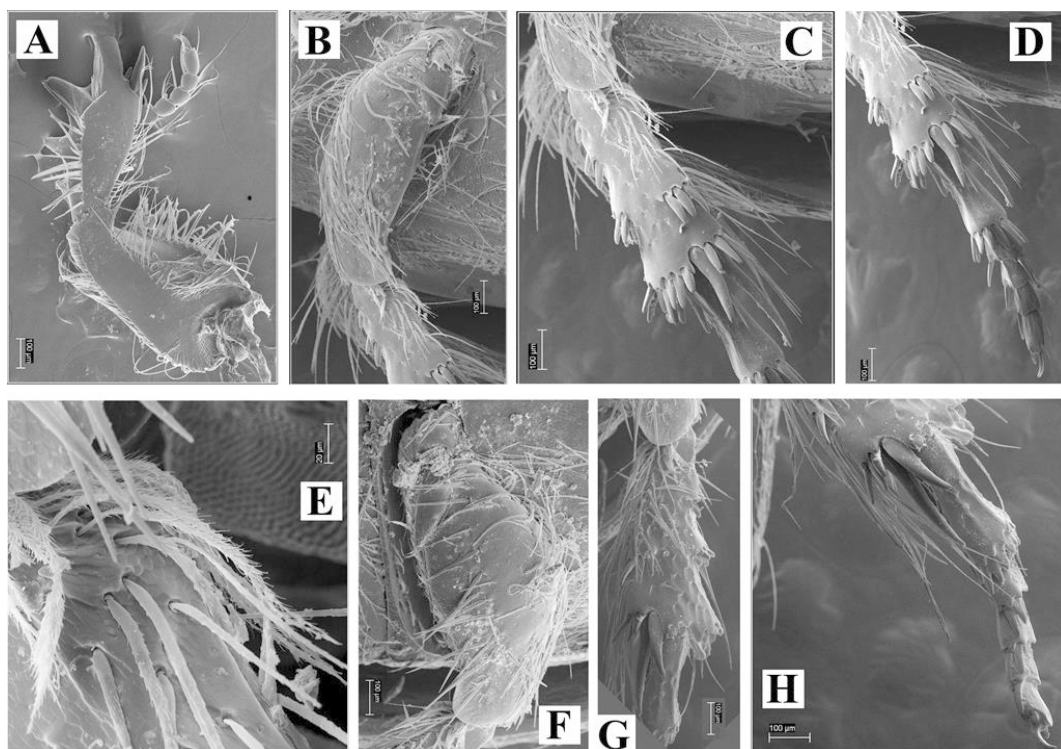


Рис.14. *Eremazus unistriatus* Mulsant, 1851 (Марокко)

A – передняя нога; B – среднее бедро; C – средняя голень; D – мезотарзус; E – волоски в проксимальной части средней голени; F – заднее бедро; G – задняя голень; H – метатарзус

Fig. 14. *Eremazus unistriatus* Mulsant, 1851 (Morocco)

A – anterior leg; B – middle femora; C – middle tibia; D – mesotarsus; E – setae of the proximal part of the middle tibia; F – hind femora; G – hind tibia; H – metatarsus.

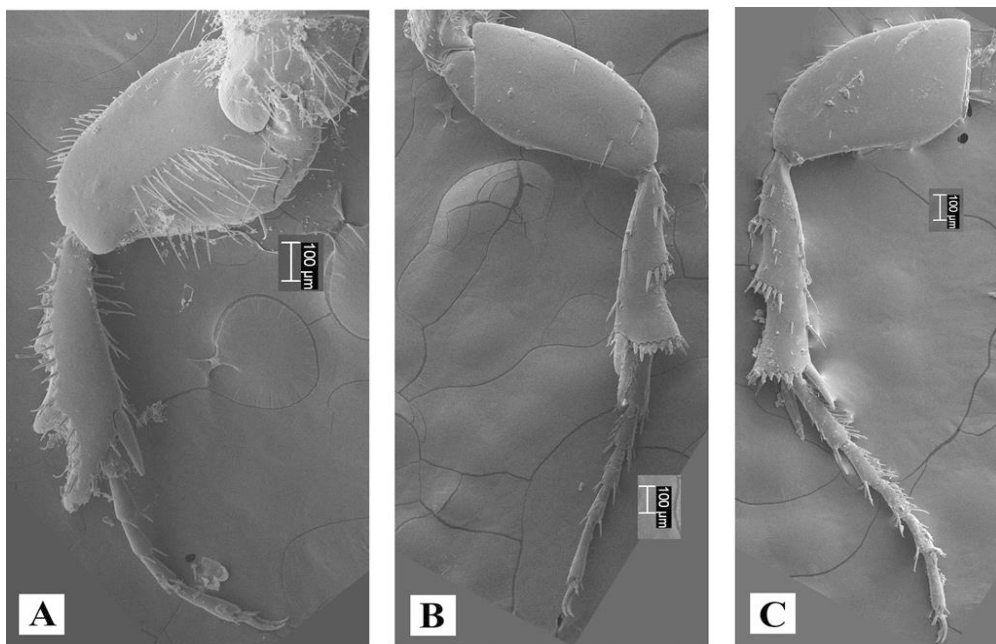


Рис.15. *Erytus aequalis* (A. Schmidt, 1907) (Калмыкия)

A – передняя нога; B – средняя нога; C – задняя нога.

Fig. 15. *Erytus aequalis* (A. Schmidt, 1907) (Kalmykia)

A - front leg; B - middle leg; C - hind leg.

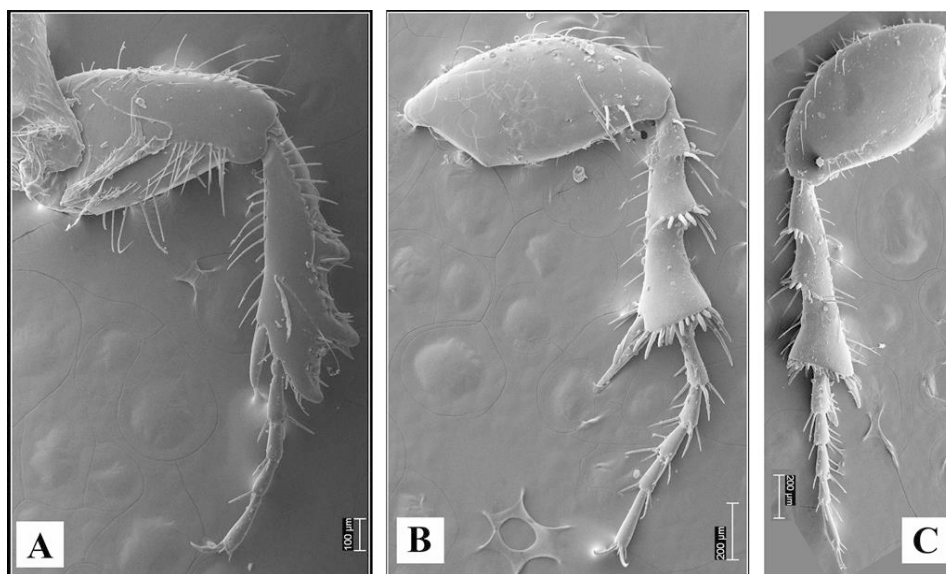


Рис.16. *Menedius multiplex* (Reitter, 1897) (Калмыкия)

А – передняя нога; В – средняя нога; С – задняя нога.

Fig. 16. *Menedius multiplex* (Reitter, 1897) (Kalmykia)

A - anterior leg; B - middle leg; C - hind leg.

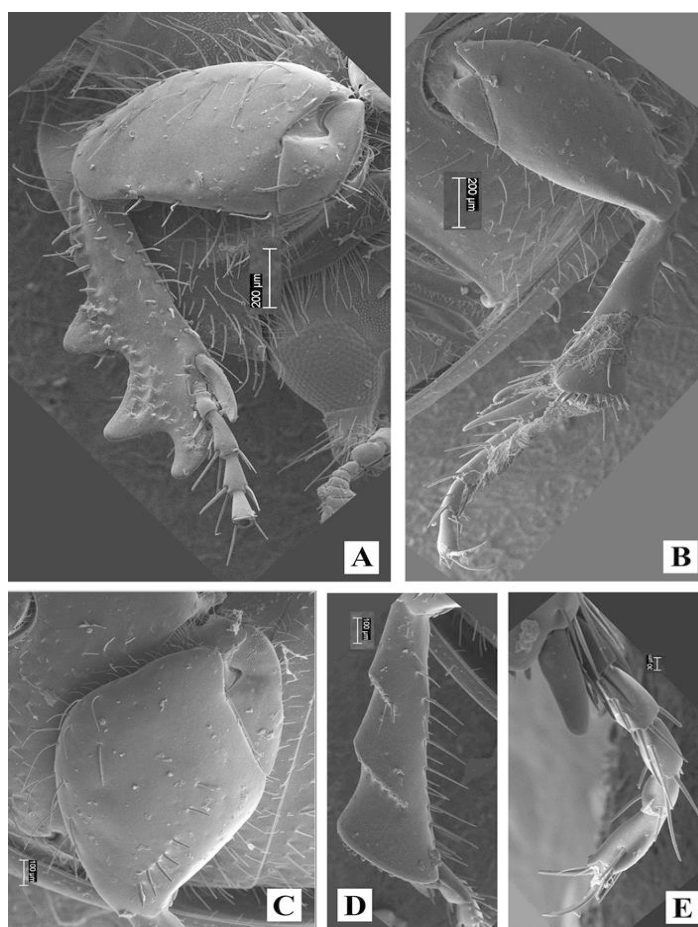


Рис. 17. *Mothon sarmaticus* (Semenov & S. I. Medvedev, 1927) (Краснодарский край)

А – передняя нога; В – средняя нога; С – заднее бедро; D – задняя голень; Е – метатарзус.

Fig. 17. *Mothon sarmaticus* (Semenov & S. I. Medvedev, 1927) (Krasnodar region)

A - anterior leg; B - middle leg; C - hind femora; D – hind tibia; E - metatarsus.

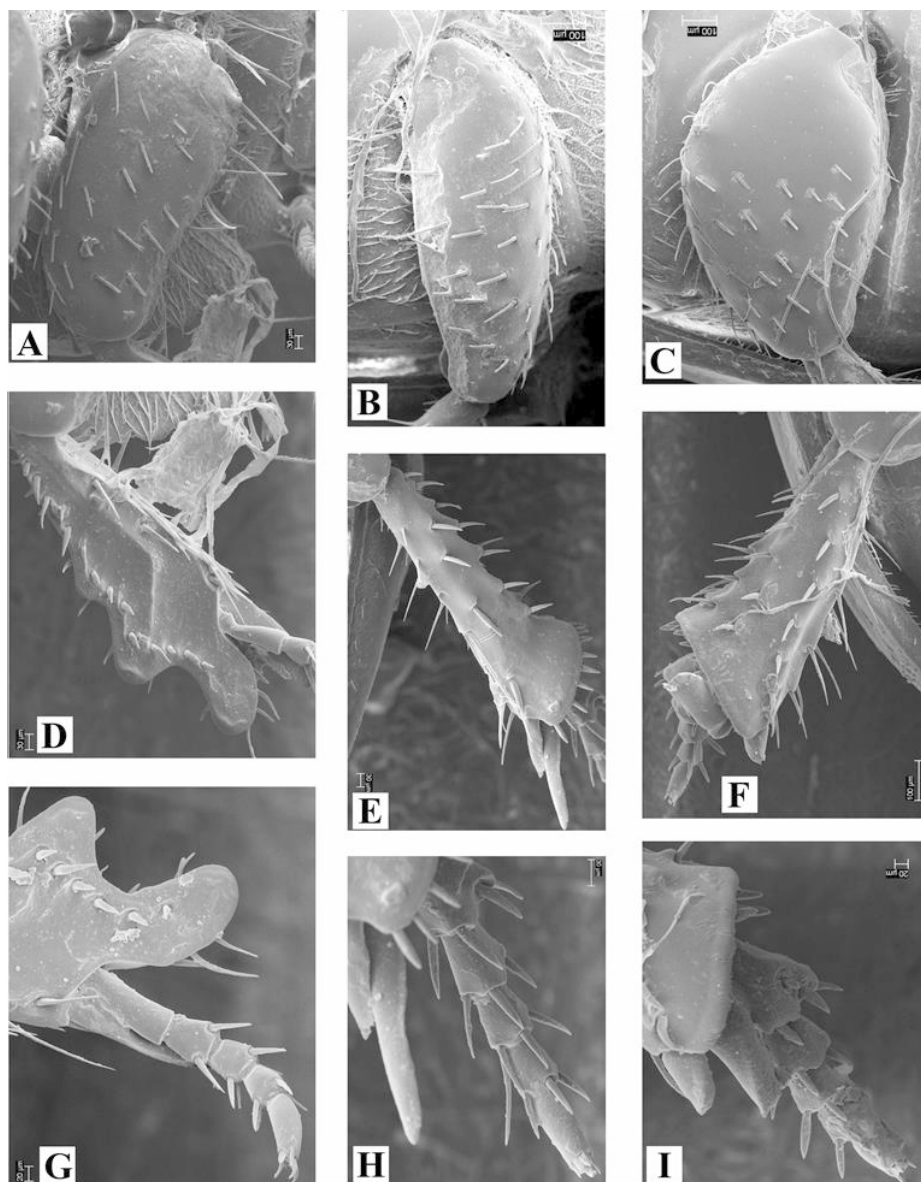


Рис.18. *Psammodius asper* (Fabricius, 1775) (Калмыкия)

A – переднее бедро; B – среднее бедро; C – заднее бедро; D – передняя голень; E – средняя голень; F – задняя голень; G – протарзус; H – мезотарзус; I – метатарзус.

Fig. 18. *Psammodius asper* (Fabricius, 1775) (Kalmykia)

A - anterior femora; B - middle femora; C - hind femora; D - protibia; E - middle tibia; F - hind tibia; G - protarsus; H - mesotarsus; I - metatarsus.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, наличие, в каком либо специфическом районе, древних высокоспециализированных жизненных форм, сообществ, система, с большой определенностью можно говорить и допустить о непрерывности существования этой биоты, в течение всего времени, необходимого на формирования структурных единиц сообщества, отдельных видов, подвидов и более высоких надвидовых таксонов.

Если это так, то учитывая, что обсуждаемые высокоспециализированные виды жесткокрылых вне своих специфических кусков экосистемы не могут жить, перемещаться, улететь, и самое главное они известны с олигоцена (многие роды не претерпели существенных морфо-экологических изменений). Как можно таких стенобионтных видов (хотя бы которые вне сыпучих песков не могут жить) и их ареал считать молодыми?

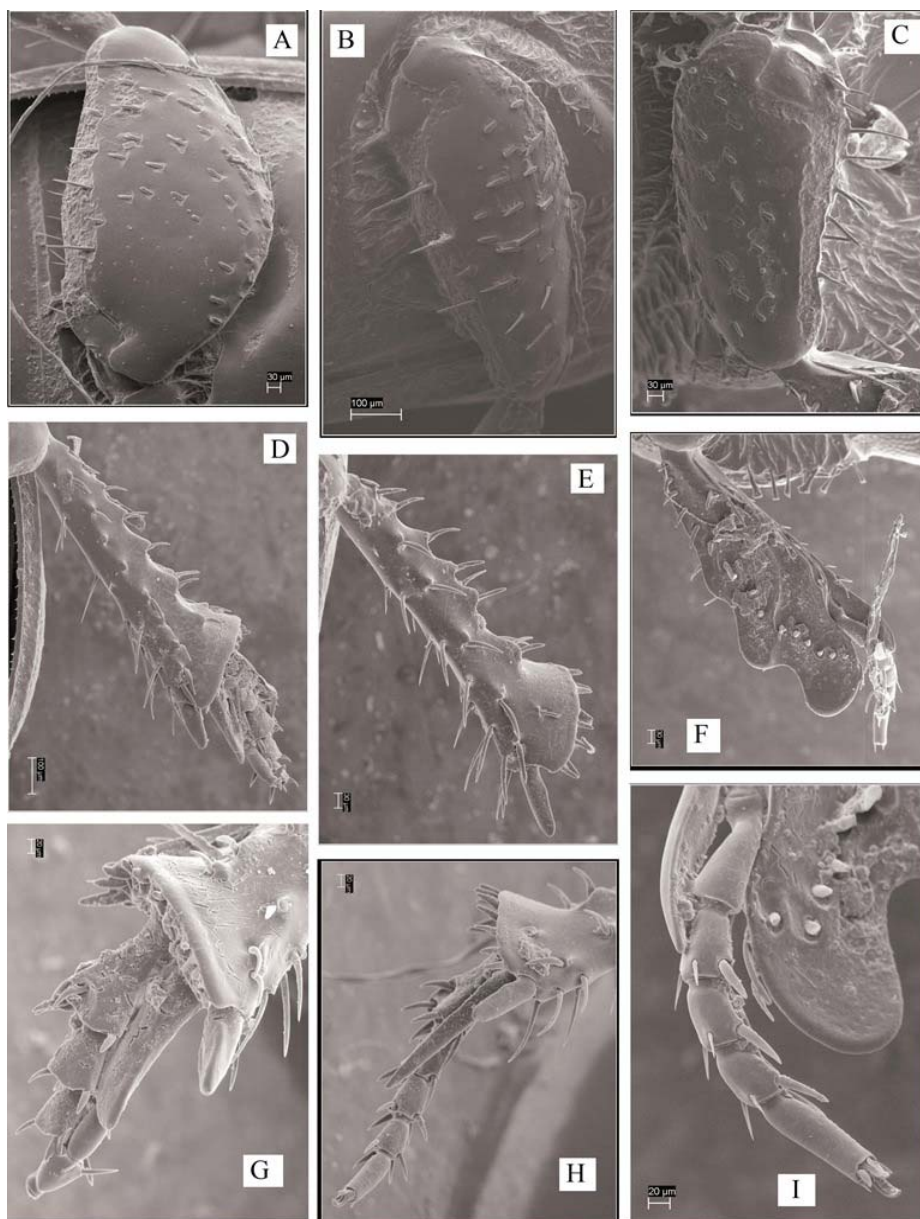


Рис.19. *Psammodius caucasicus* Pittino & Shokhin, 2006 (Абхазия)

А – переднее бедро; В – среднее бедро; С – заднее бедро; D – передняя голень;
Е – средняя голень; F – задняя голень; G – протарзус; H – мезотарзус; I – метатарзус.

Fig. 19. *Psammodius caucasicus* Pittino & Shokhin, 2006 (Abkhazia)

A - anterior femora; B - middle femora; C - hind femora; D - protibia; E - middle tibia;
F - hind tibia; G - protarsus; H - mesotarsus; I - metatarsus.

Анализ жизненных форм от дельных систематических групп, видов, сообществ, современного биологического разнообразия прибрежных и островных экосистем не под-

тверждает периоды «мощных» трансгрессий, заливавших огромные территории Прикаспия, островов Турана. Они противоречат этим предположениям.

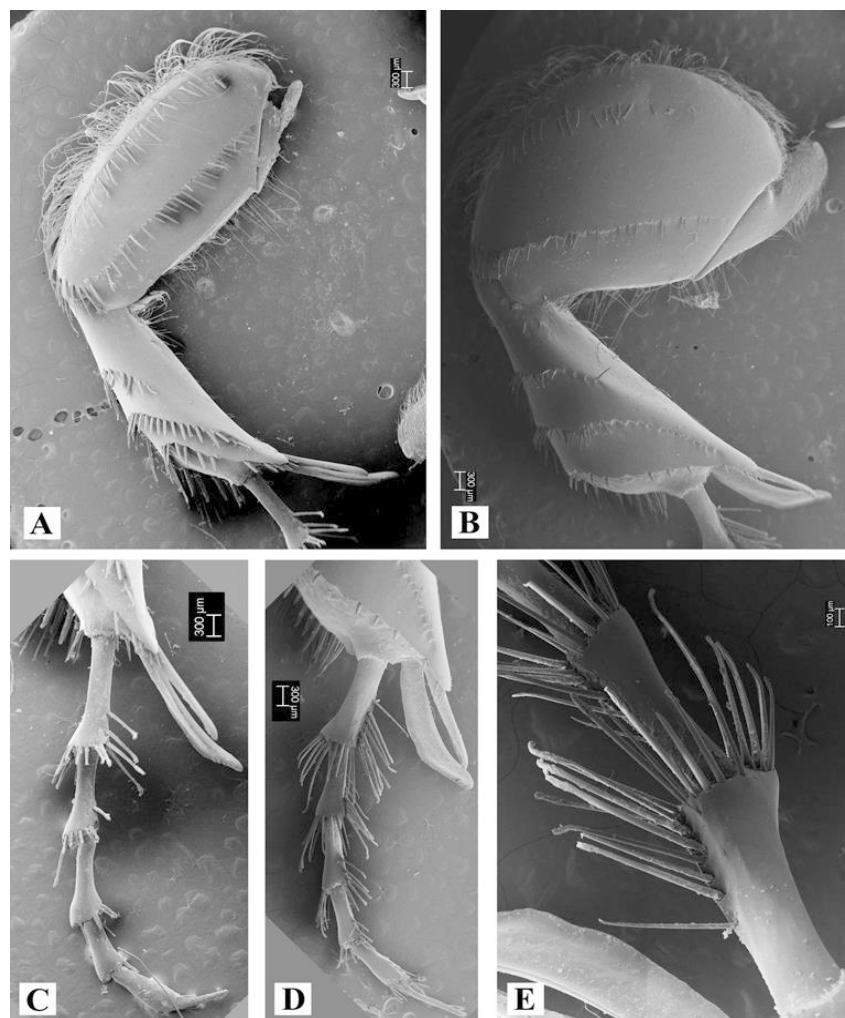


Рис.20. *Eutyctus deserti* Semenov, 1889 (Туркмения)

А – средние бедро и голень; В – задние бедро и голень; С – мезотарзус;
D – метатарзус; E – 1-й членик метатарзуса.

Fig. 20. *Eutyctus deserti* Semenov, 1889 (Turkmenistan)

A - Middle femora and tibia; B - hind femora and tibia;
C - mesotarsus; D - metatarsus; E - 1st segment of metatarsus.

Благодарности: Исследование выполнено при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации, соглашение № 14.574.21.0109 (уникальный идентификатор прикладных научных исследований (проекта) – RFMEFI57414X0109).

Acknowledgements: The study was supported by the Ministry of Education and Science of the Russian Federation, Agreement No. 14.574.21.0109 (an unique identifier for Applied Scientific Researches (Project) – RFMEFI57414X0109).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Крыжановский О.Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии (главным образом на материале по жесткокрылым насекомым). М.-Л.: «Наука». 1965. 419 с.
2. Медведев Г.С. Жуки-чернотелки (Tenebrionidae). Подсемейство Opatrinae. Трибы Platynotini, Dendarini, Pedinini, Dissonomini, Pachypterini, Opatrini (часть) и Heterotarsini // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т.19. Вып. 2. Л.: «Наука». 1968. 285 с.
3. Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Труды Палеонтологического института. Т. 165. М.: «Наука». 1978. 200 с.
4. Абдурахманов Г.М. Попытка реконструкции истории фауны жесткокрылых (Coleoptera) Большого Кавказа на основе его палеогеографической и геоморфологической характеристик // Энтомологическое обозрение. 1985. Т. 64, вып. 4. С. 681-695.
5. Абдурахманов Г.М. Восточный Кавказ глазами энтомолога. Махачкала: Дагестанское книжное издательство. 1988. 136 с.



6. Крыжановский О.Л., Непесова М.Г. Опыт реконструкции генезиса пустынной фауны чернотелок Туркменистана // Известия Академии наук Туркменской ССР. Серия биологических наук. 1990. Вып. 4. С. 3-9.
7. Жерихин В.В. Зоогеографические связи палеогеновых насекомых. В кн: Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2003. С. 257–300.
8. Kergoat G.L., Bouchard P., Clamens A.L., Abbate J.L., Jourdan H., Jabbour-Zahab R., Genson G., Soldati L., Condamine F.L. Cretaceous environmental changes led to high extinction rates in a hyperdiverse beetle family // BMC Evolutionary Biology. 2014. Vol. 14. pp. 1–13.
9. Медведев Г.С. Типы адаптаций строения ног пустынных чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // Энтомологическое обозрение. 1965, Т. 44, вып. 4, С. 803-826.
10. Абдурахманов Г.М., Багирова И.А. Анализ жизненных форм имаго жуков Самурского бассейна // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013. Т. 15, N3. С. 151-157.
11. Жаворонкова Т.Н. Некоторые особенности строения жуков – жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в связи с характером их питания // Энтомологическое обозрение. 1969, Т. 48, вып. 4, С. 729-744.
12. Шарова И.Х. Жизненные формы и значение конвергенций и параллелизмов в их классификации // Журнал общ. биол., 1973, Т. 34, N4. С. 563-570.
13. Шарова И.Х. Жизненные формы имаго жуков (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн., 1974, Т.53, N5. С. 692-709.
14. Шарова И.Х. Жизненные формы имаго жуков (Coleoptera, Carabidae) // Зоол. журн., 1975, Т.54, N1. С. 49-66.
15. Шарова И.Х. Жизненные формы жуков. М.: «Наука», 1981, 360 с.
16. Абдурахманов Г.М. Состав и распределение жесткокрылых Восточной части Большого Кавказа. Махачкала: Дагкнигоиздат. 1981, 234 с.
17. Абдурахманов Г.М. О связях фаун жесткокрылых (Coleoptera) аридных районов восточной части Большого Кавказа и Средней Азии // Энтомологическое обозрение. 1983, Т.62, вып.3. С. 481-497.
18. Абдурахманов Г.М. Причины различий состава горной энтомофауны восточной и западной части Большого Кавказа // Доклады АН СССР. 1984, Т. 274, N1. С. 75-81.
19. Абдурахманов Г.М., Исмаилов Ш.И., Лобанов А.Л. Новый подход к проблеме объективного зоогеографического районирования. Махачкала: Дагестанский госпединститут, 1995. 325 с.
20. Абдурахманов Г.М., Лопатин И.К., Исмаилов Ш.И. Основы зоологии и зоогеографии. М.: Академия, 2001. 496 с.
21. Абдурахманов Г.М., Багомаев А.А., Теймуров А.А. Комплексный анализ растительного покрова и жесткокрылых насекомых (Coleoptera, Carabidae) реликтовых дельтовых экосистем южного равнинного Дагестана и Талыша. Махачкала: «Юпитер», 2004. 160 с.
22. Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В. Новые данные по составу, особенностям географического распространения и вероятным путям формирования фауны жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Прикаспийских и островных экосистем (сообщение 1) // Юг России: экология, развитие. 2014. Т. 9, N1. С. 31-60. doi: 10.18470/1992-1098-2014-1-30-60
23. Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В. Фауна жуков- чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) аридных прибрежных и островных экосистем Каспийского моря // Юг России: экология, развитие. 2014. Т. 9, N3. С. 44-81. doi: 10.18470/1992-1098-2014-3-44-81
24. Чиграй И.А., Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., Шматко В.Ю. Морфологическое разнообразие и распространение *Blaps scabruscula* Ménétriés, 1832 (Coleoptera: Tenebrionidae) // Юг России: экология, развитие. 2015, Т.10, N4. С. 59-68. doi: 10.18470/1992-1098-2015-4-59-68
25. Мирзабекова М.М., Абдурахманов Г.М., Шохин И.В. Новые для фауны России виды трибы APHODIINI из Дагестана // Юг России: экология, развитие. 2013. Т. 8, N3. С. 76-81. doi: 10.18470/1992-1098-2013-3-76-81
26. Абдурахманов Г.М., Шохин И.В. *Bodilopsis ogloblini* (Semenov et Medvedev, 1928) (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) - циркумкаспийский вид // Юг России: экология, развитие. 2015, Т.10, N4. С. 51-58. doi: 10.18470/1992-1098-2015-4-51-58
27. Абдурахманов Г.М., Теймуров А.А. Замечательные особенности биологического разнообразия прибрежных, морских и островных экосистем Каспийского моря. Новый взгляд на возраст островов и уровень режим // Юг России: экология, развитие. 2014. Т. 9, N3. С. 7-24. doi: 10.18470/1992-1098-2014-3-7-24
28. Пономарев А.В., Абдурахманов Г.М. Пауки (Aranei) побережья и островов Северной части Каспия // Юг России: экология, развитие. 2014. Т. 9, N1. С. 73-121. doi: 10.18470/1992-1098-2014-1-76-121
29. Абдурахманов Г.М., Теймуров А.А., Абдурахманов А.Г., Курбанова Н.С., Меликова Н.М. Эколого-фаунистическая и зоогеографическая характеристика совков острова Нордовый Северо-Западного Каспия // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013, Т.15, N3-1. С. 435-442.
30. Abdurakhmanov G.M., Teymurov A.A., Gadzhiev A.A. Biodiversity of island ecosystems of the Northern and Middle Caspian and a new outlook at the islands age and the Caspian Sea level regime // Advances in Systems Science and Applications (ASSA). 2015. Vol. 15, N4. P. 329-345.
31. Арнольди К.В. О долгоносиках трибы Mesostyliini в связи с вопросом о формировании фауны песча-



ных пустынь Средней Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1960, вып. 27, С. 276-292.

32. Никритин Л.М. Морфологические типы приспособления к жизни в песках у различных групп Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae) // Зоологический журнал. 1974. Т. 53, N7. С. 1099-1100.

33. Никритин Л.М. Некоторые аспекты систематики, эволюции и филогении пластинчатых жуков трибы Aphodiini (Coleoptera, Scarabaeidae) // Энтомологическое обозрение. 1985. Т. 64, N1. С. 124-127.

34. Николаев Г.В. Новый вид пластинчатых жуков трибы Aphodiini (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) из Средней Азии и его систематическое положение // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1979, вып. 88. С. 39-41.

35. Шохин И.В. Анализ эколого-географических особенностей фауны пластинчатых жуков

(Coleoptera: Scarabaeoidea) Южной России // Юг России: экология, развитие. 2011. Т. 6, N4. С. 160-172. doi: 10.18470/1992-1098-2011-4-160-172

36. Абдурахманов Г.М., Теймуров А.А., Абдурахманов А.Г., Солтанмурадова З.И., Гусейнова С.А. К вопросу о возрасте островов Северного Каспия и их биоты // Юг России: экология, развитие. 2012. Т. 7, N1. С. 32-37. doi: 10.18470/1992-1098-2012-1-32-36

37. Абдурахманов Г.М., Теймуров А.А., Абдурахманов А.Г., Курбанова Н.С., Гаджиев А.А., Меликова Н.М., Алиева С.В., Эльдерханова З.М., Магомедова З.А., Мирзабекова М.М. Биологическое разнообразие островов Каспийского моря (Новый взгляд на возраст островов и уровенный режим моря). Махачкала: «Эко-пресс». 2012. 22 с.

REFERENCES

1. Kryzhanovsky O.L. *Sostav i proiskhozhdenie nazemnoy fauny Sredney Azii (glavnym obrazom na materiale po zhestkokrylym nasekomym)* [Composition and origin of terrestrial fauna of Middle Asia (based on material of beetles)]. Moscow-Leningrad, Nauka Publ., 1965, 419 p. (In Russian).

2. Medvedev G.S. *Zhuki-chemotelki (Tenebrionidae). Podsemeystvo Opatrinae. Tribu Platynotini, Dendarini, Pedinini, Dissonomini, Pachypterini, Opatrini (chast') i Heterotarsini. Fauna SSSR. Zhestkokrylye. T.19, vyp. 2* [Darkling-beetles (Tenebrionidae). Subfamily Opatrinae. Tribes Platynotini, Dendarini, Pedinini, Dissonomini, Pachypterini, Opatrini (part) and Heterotarsini. Fauna of the USSR. Coleoptera. Vol. 19, iss. 2]. Leningrad, Nauka Publ., 1968, 285 p.

3. Zherikhin V.V. *Razvitie i smena melovykh i kainozoiskikh faunisticheskikh kompleksov (trakheinye i kheliterovy)* [The development and change of Cretaceous and Cenozoic of faunal assemblages (Tracheata and Chelicerata)]. *Trudy Paleontologicheskogo instituta. T. 165.* [Proc. of the Paleontological Institute. T. 165]. Moscow, Nauka Publ., 1978, 200 p.

4. Abdurakhmanov G.M. Trying to reconstructing the history of beetles Coleoptera of the Greater Caucasus on the basis of its paleogeographic and geomorphological characteristics. *Entomologicheskoe obozrenie* [Entomological Review]. 1985, Vol. 64, iss. 4, pp. 681-695. (In Russian)

5. Abdurakhmanov G.M. *Vostochnyy Kavkaz glazami entomologa* [The Eastern Caucasus through the eyes of an entomologist]. Makhachkala, Dagestan Book Publ., 1988. 136 p.

6. Kryzhanovsky O.L., Nepesova M.G. Reconstruction experience of the genesis of tenebrionid desert fauna of Turkmenistan. *Izvestiya Akademii nauk Turkmenskoy SSR. Seriya biologicheskikh nauk.* 1990, iss. 4, pp. 3-9. (In Russian).

7. Zherikhin V.V. *Zoogeograficheskie svyazi paleogenovykh nasekomykh* [Zoogeographical communications Paleogenic insects]. In: *Selected works on paleoe-*

cology and filotsenogenetike. Moscow, *Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ.*, 2003. pp. 257-300. (In Russian)

8. Kergoat G.L., Bouchard P., Clamens A.L., Abbate J.L., Jourdan H., Jabbour-Zahab R., Genson G., Soldati L., Condamine F.L. Cretaceous environmental changes led to high extinction rates in a hyperdiverse beetle family. *BMC Evolutionary Biology.* 2014. Vol. 14. pp. 1-13.

9. Medvedev G.S. Types leg adaptation structures of desert darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae). *Entomologicheskoe obozrenie.* 1965, vol. 44, iss. 4, pp. 803-826. (In Russian).

10. Abdurakhmanov G.M., Bagirova I.A. Analysis of the life forms of the imago of ground beetles of the basin of the Samur River. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2013, vol. 15, no. 3. pp. 151-157. (In Russian)

11. Zhavoronkova T.N. Some structural features of beetles - ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in connection with the nature of their food. *Entomologicheskoe obozrenie* [Entomological Review]. 1969, vol. 48, iss. 4. pp. 729-744.

12. Sharova I.Kh. Life forms and significance of convergence and overlapping of their classification. *Zhurnal Obshchei Biologii* [Journal of General Biology]. 1973, vol. 34, no. 4. pp. 563-570.

13. Sharova I.Kh. Life forms of imago of ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Zoologicheskii zhurnal* [Russian Journal of Zoology]. 1974, vol. 53, no. 5, pp. 692-709.

14. Sharova I.Kh. Life forms of imago of ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Zoologicheskii zhurnal* [Russian Journal of Zoology]. 1975, vol. 54, no. 1, pp. 49-66.

15. Sharova I.Kh. *Zhiznennyye formy zhuzhelits* [Life forms of ground beetles]. Moscow, Nauka Publ., 1981, 360 p.



16. Abdurakhmanov G.M. *Sostav i raspredelenie zhestkokrylykh Vostochnoi chasti Bol'shogo Kavkaza* [The composition and distribution of Coleoptera eastern part of the Greater Caucasus]. Makhachkala, Dagknigoizdat Publ., 1981, 234 p.
17. Abdurakhmanov G.M. On relations of beetles (Coleoptera) of arid regions of eastern part of the Big Caucasus and Middle Asia. *Entomologicheskoe obozrenie* [Entomological Review]. 1983, vol. 62, iss. 3, pp. 481–497. (In Russian).
18. Abdurakhmanov G.M. Reasons for differences the composition of the insect fauna mountainous eastern and western part of the Greater Caucasus. *Doklady AN SSSR* [Reports of USSR Academy of Sciences]. 1984, vol. 274, no. 1, pp. 75–81.
19. Abdurakhmanov G.M., Ismailov Sh.I., Lobanov A.L. *Novyi podkhod k probleme ob'ektivnogo zoogeograficheskogo raionirovaniya* [A new approach to the problem of objective of zoogeographic regionalization]. Makhachkala, Dagestan St. Pedagogical Univ. Publ., 1995, 325 p.
20. Abdurakhmanov G.M., Lopatin I.K., Ismailov Sh.I. *Osnovy zoologii i zoogeografii* [Fundamentals of Zoology and zoogeography]. Moscow, Akademiya Publ., 2001. 496 p.
21. Abdurakhmanov G.M., Bagomayev A.A., Teymurov A.A. Kompleksnyi analiz rastitel'nogo pokrova i zhestkokrylykh nasekomykh (Coleoptera, Carabidae) reliktovykh del'tovykh ekosistem yuzhnogo ravninnogo Dagestana i Talysha [Comprehensive analysis of vegetation cover and coleopteran insects (Coleoptera, Carabidae) of relic deltaic ecosystems of Southern flat Dagestan and Talysh]. Makhachkala, Yupiter Publ., 2004, 160 p.
22. Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V. New data about composition, geographic distribution and possible ways of forming of darkling beetles fauna (Coleoptera: Tenebrionidae) in Peri-Caspian and island Caspian ecosystems. Part 1. *South of Russia: ecology, development*. 2014, vol. 9, no. 1, pp. 30–60. (In Russian) doi:10.18470/1992-1098-2014-1-30-60
23. Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V. Fauna of Coleoptera, Tenebrionidae of arid coastal and island ecosystems of the Caspian Sea. *South of Russia: ecology, development*. 2014, vol. 9, no. 3, pp. 44–81. (In Russian) doi:10.18470/1992-1098-2014-3-44-81
24. Chigray I.A., Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V., Shmatko V.Y. Morphological diversity and distribution of *Blaps scabriuscula* Ménétrés, 1832 (Coleoptera: Tenebrionidae). *South of Russia: ecology, development*. 2015, vol. 10, no. 4, pp. 59–68. (In Russian) doi:10.18470/1992-1098-2015-4-59-68
25. Mirzabekova M.M., Abdurakhmanov G.M., Shokhin I.V. New Aphodiini species for Russian fauna from Dagestan. *South of Russia: ecology, development*. 2013, vol. 8, no. 3, pp. 76–81. (In Russian) doi:10.18470/1992-1098-2013-3-76-81
26. Abdurakhmanov G.M., Shokhin I.V. *Bodilopsis ogloblini* (Semenov et si Medvedev, 1928) (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) – a circumcaspiian species. *South of Russia: ecology, development*. 2015, vol. 10, no. 4, pp. 51–58. (In Russian) doi:10.18470/1992-1098-2015-4-51-58
27. Abdurakhmanov G.M., Teymurov A.A. A remarkable feature of biodiversity of the coastal, marine and island ecosystems of the Caspian Sea. A new look at the age of islands and level mode. *South of Russia: ecology, development*. 2014, vol. 9, no. 3, pp. 7–24. (In Russian) doi:10.18470/1992-1098-2014-3-7-24
28. Ponomarev A.V., Abdurakhmanov G.M. Spiders (Aranei) of North Caspian coast and islands. *South of Russia: ecology, development*. 2014, vol. 9, no. 1, pp. 76–121. (In Russian) doi:10.18470/1992-1098-2014-1-76-121
29. Abdurakhmanov G.M., Teimurov A.A., Abdurakhmanov A.G., Kurbanova N.S., Melikova N.M. Ecological-faunistic and zoogeographical analysis of the fauna of Noctuidae (Lepidoptera, Noctuidae) of the island Nordoviy of the north-western Caspian sea. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2013, vol. 15, no. 3–1, pp. 435–442. (In Russian)
30. Abdurakhmanov G.M., Teymurov A.A., Gadzhiyev A.A. Biodiversity of island ecosystems of the Northern and Middle Caspian and a new outlook at the islands age and the Caspian Sea level regime. *Advances in Systems Science and Applications (ASSA)*. 2015. Vol. 15, no. 4, pp. 329–345.
31. Arnoldi K.V. About Mesostyliini weevil tribe in connection with the question of the formation of the fauna of the sandy deserts of Central Asia. *Trudy Zoologicheskogo instituta Akademii nauk SSSR* [Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences]. 1960, iss. 27, pp. 276–292.
32. Nikritin L.M. Morphological types of adaptation to the life in sands in different groups of the subfamily Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Zoologicheskii zhurnal* [Russian Journal of Zoology]. 1974, vol. 53, no. 7, pp. 1099–1100.
33. Nikritin L.M. Some aspects of systematic, evolution and phylogeny of dung beetles of the tribe Aphodiini (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomologicheskoe obozrenie* [Entomological Review]. 1985, vol. 64, iss. 1, pp. 124–127. (In Russian).
34. Nikolaev G.V. New species of the lamellicorn beetles of the tribe Aphodiini (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) from Middle Asia and its systematic position. *Trudy Zoologicheskogo instituta Akademii nauk SSSR* [Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences]. 1979, iss. 88, pp. 39–41.
35. Shokhin I.V. Analysis of the ecological and geographical features of the fauna of lamellicorn beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) of the Southern Russia. *South of Russia: ecology, development*. 2011, vol. 6, no.



4. pp. 160-172. (In Russian) doi: 10.18470/1992-1098-2011-4-160-172
36. Abdurakhmanov G.M., Teimurov A.A., Abdurakhmanov A.G., Soltanmuradova Z.I., Guseinova S.A. To question about the age of the islands of Northern Caspian and their biota. *South of Russia: ecology, development*. 2012, vol. 7, no. 1. pp. 32-36. (In Russian) doi:10.18470/1992-1098-2012-1-32-36
37. Abdurakhmanov G.M., Teimurov A.A., Abdurakh-

manov A.G., Kurbanova N.A., Gadzhiev A.A., Melikova N.M., Alieva S.V., Elderhanova Z.M., Magomedova Z.A., Mirzabekova M.M. *Biologicheskoe raznoobrazie ostrovov Kaspiiskogo morya (Novyi vzglyad na vozrast ostrovov i urovennyi rezhim morya)* [The biological diversity of the Caspian Sea Islands (A new look at the age of islands and sea level mode)]. Makhachkala, Ekopress Publ., 2012, 22 p.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Принадлежность к организации

Гайирбег М. Абдурахманов* - академик РЭА, д.б.н., профессор, заслуженный деятель науки РФ, заведующий кафедрой биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития ДГУ. С.н.с. лаборатории экологии животных Прикаспийского института биологических ресурсов ДНЦ РАН ул. Дахадаева, 21, Махачкала, 367001 Россия.

E-mail: abgairbeg@rambler.ru

Игорь В. Шохин – к.б.н., отдел литологии, зообентоса и палеогеографии, Институт аридных зон, Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону, Россия.

Абдулгамид А. Теймуров - член-корреспондент РЭА, к.б.н., доцент кафедры биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития ДГУ, Махачкала, Россия.

Абдурахман Г. Абдурахманов - член-корреспондент РЭА, к.б.н., доцент кафедры рекреационной географии и устойчивого развития, Институт экологии и устойчивого развития ДГУ, Махачкала, Россия.

Алимурад А. Гаджиев - член-корреспондент РЭА, к.б.н., доцент кафедры экологии ДГУ, Махачкала, Россия.

Мадина Г. Даудова – к.б.н., ст. преподаватель кафедры биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития ДГУ, Махачкала, Россия.

Мадина З. Магомедова - член-корреспондент РЭА, к.б.н., доцент кафедры экологии, Институт экологии и устойчивого развития ДГУ, м.н.с. лаборатории экологии животных Прикаспийского института биологических ресурсов ДНЦ РАН, Махачкала, Россия.

Юлия Ю. Иванушенко – магистр экологии, кафедра биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития ДГУ, Махачкала, Россия.

Критерии авторства

Гайирбег М. Абдурахманов сформулировал концепцию, организовал исследование. Игорь В. Шохин выполнил сканирующую электронную микроскопию. Мадина Г. Даудова и Юлия Ю. Иванушенко корректировали рукопись до подачи в редакцию. Все авторы участвовали в сборе, обработке материала и анализе полученных данных. Все авторы в равной степени ответственны при обнаружении плагиата.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 27.11.2015

Принята в печать 28.12.2015

AUTHOR INFORMATION

Affiliations

Gayirbeg M. Abdurakhmanov* - Academician of Russian Academy of Ecology, Doctor of Biological Sciences, Professor, Honored Scientist of Russia, Head of the department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University. Senior researcher at the Animal Ecology Laboratory of the Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Scientific Center, RAS 21 Dakhadaeva st., Makhachkala, 367001 Russia. E-mail: abgairbeg@rambler.ru

Igor V. Shokhin - Ph.D., department of lithology, zoo benthos and paleogeography, Institute of Arid Zones, Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences. Rostov-on-Don, Russia.

Abdulgamid A. Teymurov - corresponding member of REA, candidate of biological sciences, assistant professor of the department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, DSU, Makhachkala, Russia.

Abdourakhman G. Abdurakhmanov - corresponding member of REA, candidate of biological sciences, associate professor of the department of recreation geography and sustainable development, Institute of Ecology and Sustainable Development, DSU, Makhachkala, Russia.

Alimurad A. Gadzhiev - corresponding member of REA, candidate of biological sciences, associate professor of the department of ecology, DSU, Makhachkala, Russia.

Madina G. Daudova - corresponding member of REA, candidate of biological sciences, senior lecturer at the department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

Madina Z. Magomedova - corresponding member of REA, candidate of biological sciences, associate professor of the department of ecology, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, junior researcher at the Animal Ecology Laboratory of the Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Scientific Center, RAS, Makhachkala, Russia.

Yuliya Yu Ivanushenko - Master of Ecology, department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

Contribution

Gayirbeg M. Abdurakhmanov formulated the concept, organized the study. Igor V. Shokhin complied with electron microscopy scanning. Madina G. Daudova and Yuliya Yu. Ivanushenko corrected manuscript prior to submission to the editor. All authors were equally involved in collecting the materials and analyzing the data. Authors are equally responsible for the manuscript and for avoiding the plagiarism.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Received 27.11.2015

Accepted for publication 28.12.2015