



ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

Общие вопросы / General problems
Оригинальная статья / Original article
УДК 575.86/581.9/591.9
DOI: 10.18470/1992-1098-2017-2-9-45

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СОСТАВА НАЗЕМНОЙ ФАУНЫ И ФЛОРЫ ТЕТИЙСКОЙ ПУСТЫННО-СТЕПНОЙ ОБЛАСТИ ПАЛЕАРКТИКИ И БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ГРАНИЦЫ КАВКАЗА. СООБЩЕНИЕ 1. НАЗЕМНАЯ ФАУНА

^{1,2}Гайирбег М. Абдурахманов*, ^{1,2}Максим В. Набоженко,
¹Абдурахман Г. Абдурахманов, ¹Абдулгамид А. Теймуров,
¹Мадина Г. Даудова, ^{1,2}Мадина З. Магомедова,
¹Азиза Г. Гасангаджиева, ¹Алимурад А. Гаджиев,
¹Юлия Ю. Иванушенко, ¹Сабина М. Клычева
¹Дагестанский государственный университет,
Махачкала, Россия, abgairbeg@rambler.ru
²Прикаспийский Институт биологических ресурсов ДНЦ РАН,
Махачкала, Россия

Резюме. Цель. Провести сравнительный анализ состава наземной фауны Тетийской пустынно-степной области Палеарктики. **Материал и методы.** В основу работы был положен материал, собранный авторами в различных республиках и областях Кавказа и юга европейской части России за 50 лет (с 1961 по 2016 год) и хранящийся в различных отечественных и зарубежных учреждениях. При построении дендрограмм использовался кластерный анализ на основе коэффициента Жаккара. **Результаты.** Проведен детальный анализ восточно- и западно-тетийского комплексов пустынно-степной области Палеарктики по модельным группам животных. Сравнительный материал показал, что значительное число видов и родов обсуждаемых территорий отличается исключительно высоким соотношением эндемичных надвидовых и видовых таксонов. Показатели эндемизма в модельных группах колеблются в зависимости от способности популяции к расселению. Отмечен высокий эндемизм фаун чернотелок, жужелиц, щелкунов и наземных моллюсков в восточно-тетийском комплексе. **Заключение.** Для Кавказа (в новой трактовке) характерен высокий процент эндемизма для рассмотренных модельных групп. Большое количество общететийских родов и видов во всех модельных группах свидетельствует об их основополагающей роли в общем составе биоты на фоне мощных автохтонных центров видообразования и самое главное – формировании и функционировании Пустынно-степного пояса Палеарктики по мере редукции океана Тетис.

Ключевые слова: Палеарктика, Тетийская пустынно-степная область, Кавказ, биогеографические границы, фауна, Carabidae, Carabus, Tenebrionidae, Blaps, Scarabaeoidea, Elateridae, Oribatida, Gastropoda.

Формат цитирования: Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., Абдурахманов А.Г., Теймуров А.А., Даудова М.Г., Магомедова М.З., Гасангаджиева А.Г., Гаджиев А.А., Иванушенко Ю.Ю., Клычева С.М. Сравнительный анализ состава наземной фауны и флоры Тетийской пустынно-степной области Палеарктики и биогеографические границы Кавказа. Сообщение 1. Наземная фауна // Юг России: экология, развитие. 2017. Т.12, N2. С.9-45. DOI: 10.18470/1992-1098-2017-2-9-45

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE COMPOSITION OF THE TERRESTRIAL FAUNA AND FLORA OF THE TETHYS DESERT-STEPPE REGION OF PALEARCTICS, BIOGEOGRAPHIC BOUNDARIES OF THE CAUCASUS. MESSAGE 1. TERRESTRIAL FAUNA



^{1,2}Gayirbeg M. Abdurakhmanov*, ^{1,2}Maxim V. Nabozhenko,
¹Abdurakhman G. Abdurakhmanov, ¹Abdulgamid A. Teymurov,
¹Madina G. Daudova, ^{1,2}Madina Z. Magomedova,
¹Aziza G. Gasangadzhieva, ¹Alimurad A. Gadzhiev,
¹Yuliya Yu. Ivanushenko, ¹Sabina M. Klycheva
¹Dagestan State University, Makhachkala, Russia, abgairbeg@rambler.ru
²Caspian Institute of Biological Resources of Dagestan
Scientific Centre RAS, Makhachkala, Russia

Abstract. Aim. The aim is to conduct a comparative analysis of the composition of the terrestrial fauna of the Tethys desert-steppe region of the Palearctic. **Materials and methods.** The work was based on the materials collected in different republics and regions of the Caucasus and the south of the European part of Russia during 50 years (from 1961 to 2016) which are kept in various domestic and foreign institutions. Catalogs on the studied model groups were also used to conduct the research. In making the dendrograms, a cluster analysis based on the Jaccard coefficient was used. **Results.** A detailed analysis was carried out by model groups of the animals of the Eastern and Western Tethys complexes of the desert-steppe region of the Palearctic. Comparative analysis has shown that a significant number of species and genera of the discussed territories is characterized by an exceptionally high ratio of endemic species and superspecies taxa. Indicators of endemism in model groups fluctuate depending on the population's ability to resettle. High endemism of faunas of darkling beetles, ground beetles, click beetles and land snails in the Eastern Tethys complex was noted. **Conclusion.** The Caucasus (in a new interpretation) is characterized by a high percentage of endemism for the studied model groups. A large number of the common Tethys genera and species in all model groups attests to their fundamental role in the overall composition of the biota against the background of powerful autochthonous centers of species-formation and, most importantly, the formation and functioning of the Palearctic desert-steppe belt as the Tethys ocean reduced.

Keywords: Palearctic, Tethys desert-steppe region, Caucasus, biogeographic boundaries, fauna, Carabidae, Carabus, Tenebrionidae, Blaps, Scarabaeidae, Elateridae, Oribatida, Gastropoda.

For citation: Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V., Abdurakhmanov A.G., Teymurov A.A., Daudova M.G., Magomedova M.Z., Gasangadzhieva A.G., Gadzhiev A.A., Ivanushenko Yu.Yu., Klycheva S.M. Comparative analysis of the composition of the terrestrial fauna and flora of the Tethys desert-steppe region of Palearctics, biogeographic boundaries of the Caucasus. Message 1. Terrestrial fauna. *South of Russia: ecology, development*. 2017, vol. 12, no. 2, pp. 9-45. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2017-2-9-45

ВВЕДЕНИЕ

Тетийская пустынно-степная область (пояс) (понятие вводится впервые) тянется в широтном направлении на протяжении ≈ 9000 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 Западные Гималаи, а затем уходит в Монголию и Северный Китай, не доходя до тихого океана ≈ 1000 км. В ширину она занимает все пространство между $23-30^\circ$ с.ш. и $42-45^\circ$ в.д.

В пределах данной области расположены величайшие горные системы: Атлас,

Альпы, Сьерры Испании, Тавра и Потна в Малой Азии, Иранский Эльбурс и Кавказ (Ирано-Турецкий Кавказ, Большой Кавказ), горные системы Гималаев, Тянь-Шань и Приамурье в Средней Азии, северные склоны Кунылуна, Няньшаня и, наконец, южные отроги Алтая и Саян, т.е. от равнин до 8000 м.н.у/м.

По данным многих авторов до 50% родов и 75% видов в конце мела вымерли, к началу палеогена очень большие изменения произошли в составе морской фауны [1]. Не менее значительными, видимо, были темпы появления новых таксонов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу работы был положен материал, собранный авторами в различных республиках и областях Кавказа и юга европей-

ской части России за 50 лет (с 1961 по 2016 год) и хранящийся в различных отечественных и зарубежных учреждениях, также были



использованы каталоги палеарктических жесткокрылых [2-6], каталоги моллюсков России и сопредельных стран и др. [7-13], а также Всемирная база данных моллюсков - WMSDB [14].

В работе использована фотография *C. macropus* Chaudoir, 1877 Д.В. Обыдова, замаскированная с сайта «Жуки и колеоптеро-

логи»

(<https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/>).

При построении дендрограмм использовался кластерный анализ на основе коэффициента Жаккара (число общих видов к общему числу видов в двух списках).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный материал по модельным группам животных и растений показал, что значительное число видов и родов обобщаемых территорий, особенно Кавказа,

отличается исключительно высоким соотношением эндемичных надвидовых и видовых таксонов (табл. 1).

Таблица 1

Количество и пропорция эндемичных родов и видов модельных групп наземной фауны Тетийской пустынно-степной области Палеарктики и Кавказа

Table 1

Number and proportion of endemic genera and species of model groups of terrestrial fauna of the Tethys desert-steppe region of the Palearctic and the Caucasus

Наименование модельной группы The name of the model group	На уровне родов At the genera level					На уровне видов At the species level				
	Тетийские роды Tethys genera	Кавказские роды Caucasian genera	Пропорции в % Proportions, %	Эндемичные роды Endemic genera	Пропорции в % Proportions, %	Тетийские виды Tethys species	Кавказские виды Caucasian species	Пропорции в % Proportions, %	Эндемичные виды Endemic species	Пропорции в % Proportions, %
Carabidae	328	205	62,51	31	15,12	7213	2637	36,55	1700	64,46
Tenebrionidae	378	227	60,05	32	14,09	4914	1169	23,78	796	68,09
Scarabaeidae	263	141	53,61	13	9,21	2227	842	37,80	474	56,29
Elateridae	112	71	63,39	9	12,67	1451	447	30,80	315	70,46
Oribatidae	381	296	77,69	168	56,75	1506	1012	67,19	934	92,29
Gaenogastropoda	429	213	49,65	92	43,19	2614	672	25,70	493	73,36
Итого / Total:	1891	1153	60,97	345	29,92	19925	6779	34,02	4712	69,50

Анализ табличного материала достаточно убедительно демонстрирует тезис, о том что показатели эндемизма в модельных группах колеблются в зависимости от способности популяции к расселению, иначе мы видим определенную корреляцию в этих показателях.

В отдельных группах эти и другие показатели также не устойчивы. Так, **семейство жуужелиц (Coleoptera, Carabidae)** в обсуждаемой территории самое многочисленное – 328 родов и 7213 видов. Можно выделить такие крупные роды как *Leistus* Frölich, 1799; *Cicindela* Linne, 1758; *Carabus* Linne, 1758; *Brachinus* Weber, 1801; *Dyschirius* Bonelli, 1810; *Bembidion* Latreille, 1802; *Pogonus* Dejean, 1821; *Duvalius* Delarouze,

1859; *Trechus* Clairville, 1806; *Chlaenius* Bonelli, 1810; *Harpalus* Latreille, 1802; *Ophonus* Dejean, 1821; *Acupalpus* Latreille, 1829; *Stenolophus* Dejean, 1821; Genus *Cymindis* Latreille, 1806; *Microlestes* Schmidt-Göbel, 1846; *Agonum* Bonelli, 1810; *Pterostichus* Bonelli, 1810; *Calathus* Bonelli, 1810; *Laemostenus* Bonelli, 1810; *Amara* Bonelli, 1810 (табл. 2).

Видовое разнообразие в отдельных родах жуужелиц продемонстрированы на рисунках 1-11. Закономерности географического распределения родов и видов фауны жуужелиц Тетийской области показаны на рисунках 12-13. На рисунке 14 отображен кластерный анализ рода *Carabus* на основе коэффициента сходства Жаккара.



Таблица 2
Table 2
Анализ особенностей географического распространения видов жуков крупных родов Теттисского комплекса
Analysis of the geographical distribution of the ground beetle species of large genera of the Tethys complex

№	Наименование крупных родов, охватывающих всю территорию The name of large genera covering the entire region	Алжир / Algeria	Испания / Spain	Италия / Italy	Албания / Albania	Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	Болгария / Bulgaria	Хорватия / Croatia	Греция / Greece	Македония / Macedonia	Румыния / Romania	Словения / Slovenia	Сербия, Черногория / Serbia, Montenegro	Крым / Crimea	Кавказ / Caucasus	Турция / Turkey	Ливан / Lebanon	Сирия / Syria	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	Иран / Iran	Афганистан / Afghanistan	Казахстан / Kazakhstan	Киргизия / Kyrgyzstan	Туркменистан / Turkmenistan	Таджикистан / Tajikistan	Узбекистан / Uzbekistan
		AG	SP	IT	AL	BH	BU	CR	GR	MC	RO	SL	YU	Crima	Caucasus	TR	LE	SY	SA	IN	AF	KZ	KI	TM	TD	UZ
1	Leistas Frolich, 1799	3	14	18	3	10	6	8	3	5	4	9	8		13	10	2	3		1		4	4	1	1	3
2	Nebria Latreille, 1802	5	20	29	15	13	9	10	17	11	11	12	18	1	25	34		1		9	7	9	12	1	4	3
3	Cicindela Lime, 1758	3	16	15	7	7	10	10	7	7	12	7	12	6	24	18	1	6		18	14	26	12	14	13	11
4	Cambus Lime, 1758	7	56	73	16	30	24	31	30	13	49	28	35	13	227	221	20	20		35	9	80	75	6	24	17
5	Brachinus Weber, 1801	13	25	15	10	9	15	8	13		5	4	8	14	22	19	5	15	6	22	8	15	16	15	15	21
6	Dyschirius Bonelli, 1810	21	30	43	16	9	24	10	19	5	26	1	11	16	47	37	1	6	11	25	10	42	10	29	7	15
7	Bembidion Latreille, 1802	31	117	157	22	75	70	65	30	49	75	85	81	35	154	105	11	17	2	92	49	107	90	33	68	63



8	Trechus Clairville, 1806	14	69	85	13	22	24	15	19	16	23	31	21	6	94	39	6	4		11	3	69	57	1	1	2
9	Chilomenus Bonelli, 1810	9	28	14	10	14	13	11	10	11	10	8	14	4	26	21	2	11	3	22	19	23	6	13	12	15
10	Harpalus Latreille, 1802	22	48	62	28	44	52	43	37	35	43	36	45	38	94	79	3	21	1	32	13	77	51	23	32	25
11	Pterostichus Bonelli, 1810	3	87	78	23	35	31	28	15	15	28	36	35	14	157	69		3		6	5	32	3	1	8	10
12	Amara Bonelli, 1810	23	69	78	29	41	54	45	47	36	57	43	47	35	74	57	9	21	6	47	22	96	55	42	44	40

Таблица 3

Анализ особенностей географического распространения видов рода Carabus (Coleoptera, Carabidae)
Тетийской пустынно-степной части Палеарктики

Table 3

Analysis of the geographical distribution of species of the Carabus genus (Coleoptera, Carabidae) of the Tethys desert-steppe part of the Palearctic

No	Страны* Countries*	AG	SP	IT	AL	BH	BU	CR	GR	MC	RO	SL	YU	Critina	Caucasus	TR	LE	SV	SA	IN	AF	KZ	KI	TM	TD	UZ
1	Общее количество видов / Total number of species	7	56	73	16	30	24	31	30	13	49	28	35	13	227	221	20	20		35	9	80	75	6	24	17
2	Эндемичных видов / Endemic species	6	54	52	1	2	3	2	4	1	32	3	7	4	211	199	16	10		33	6	51	47	2	14	7
3	Общих видов / Common species	1	2	21	15	28	21	29	26	12	17	25	28	9	16	22	4	10		2	3	29	28	4	10	10
4	Надвидовых таксонов / Superspecies taxa		3	1											5	4				1	1	1	1			
			(13)	(1)											(106)	(26)				(1)	(1)	(1)	(2)			

[illegible]

* - The geographical symbols the same as in the Palearctic Catalogue [2-5]

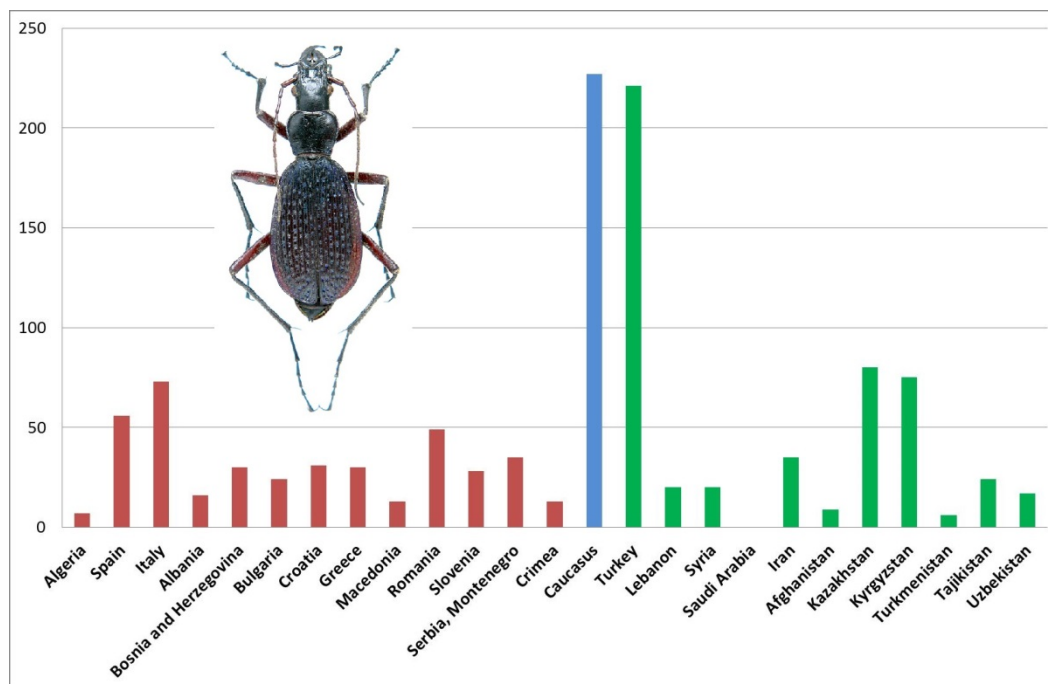


Рис. 1. Видовое разнообразие рода *Carabus* в Тетийской области

Зеленый фон – восточно-тетийский комплекс, красный фон – западно-тетийский комплекс.

На рисунке *C. macropus* Chaudoir, 1877

Fig. 1. Species diversity of the genus *Carabus* in the Tethys region (*C. macropus* Chaudoir, 1877)

Green background: the eastern Tethys complex; red: the western Tethys complex.

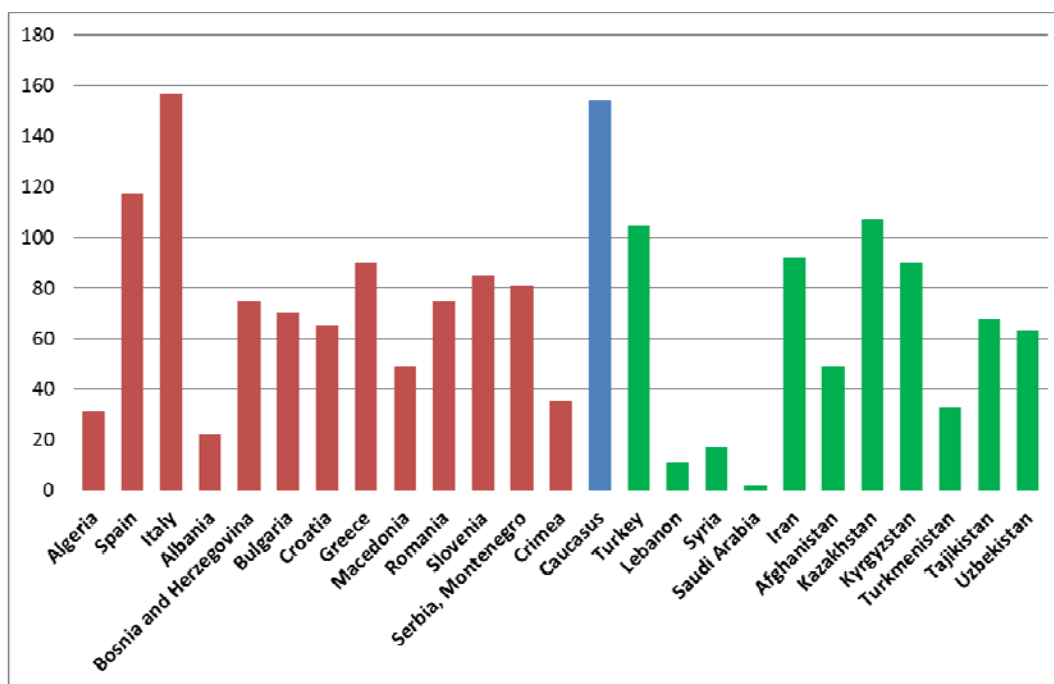


Рис. 2. Видовое разнообразие рода *Bembidion* в Тетийской области

Обозначения как на рисунке 1

Fig. 2. Species diversity of the genus *Bembidion* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

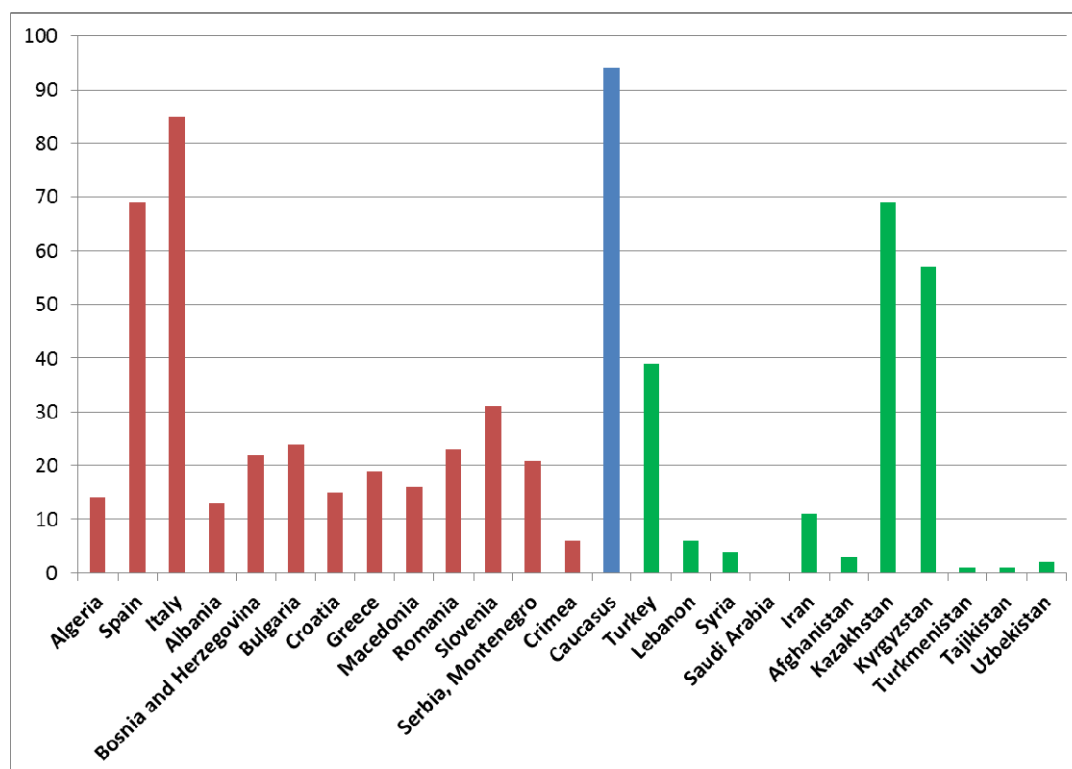


Рис. 3. Видовое разнообразие рода *Trechus* в Тетийской области

Обозначения как на рисунке 1

Fig. 3. Species diversity of the genus *Trechus* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

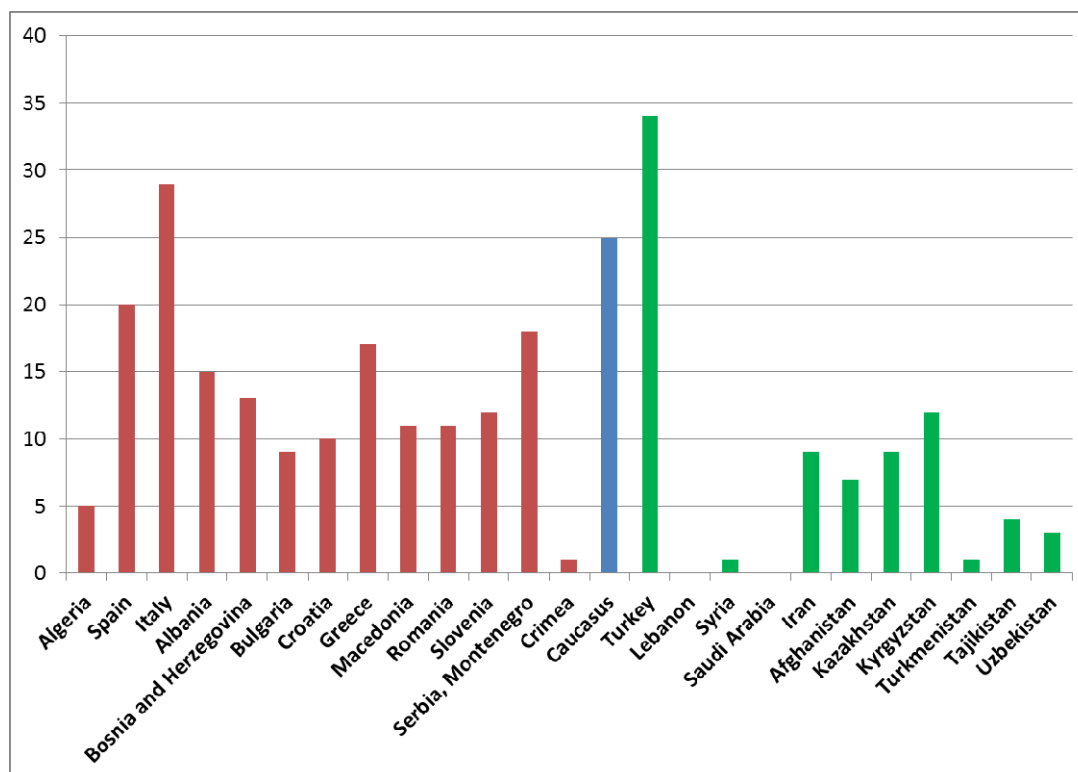


Рис. 4. Видовое разнообразие рода *Nebria* в Тетийской области

Обозначения как на рисунке 1

Fig. 4. Species diversity of the genus *Nebria* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

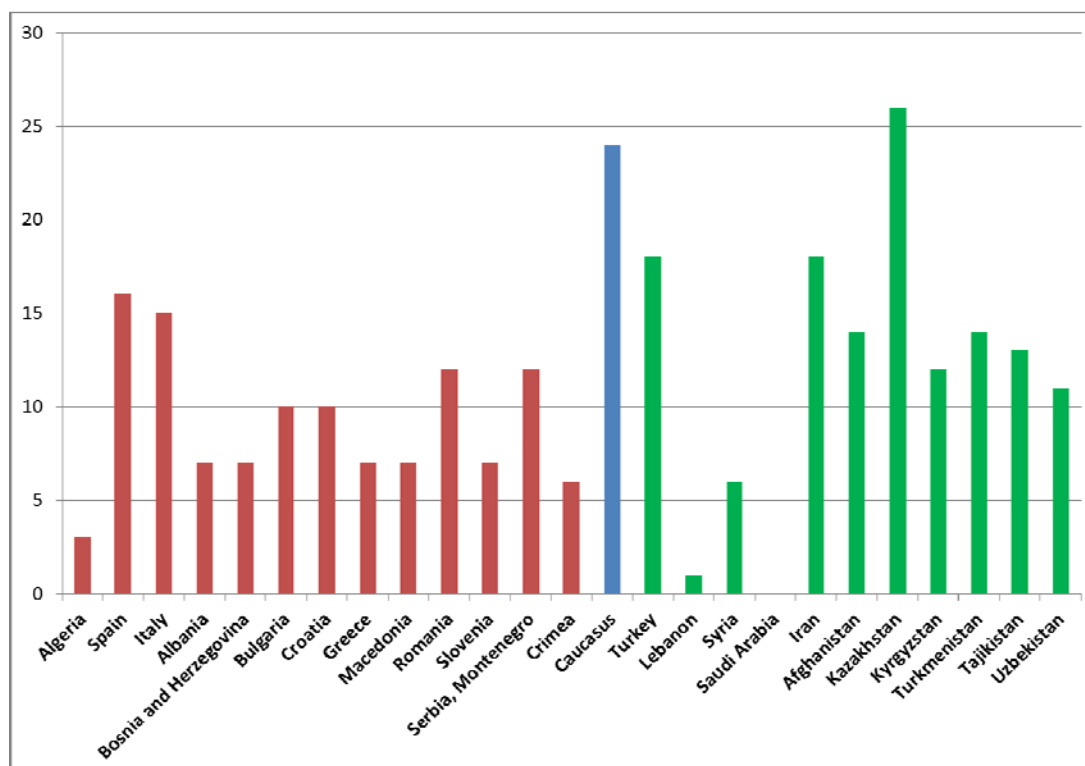


Рис. 5. Видовое разнообразие рода *Cicindela* в Тетийской области

Обозначения как на рисунке 1

Fig. 5. Species diversity of the genus *Cicindela* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

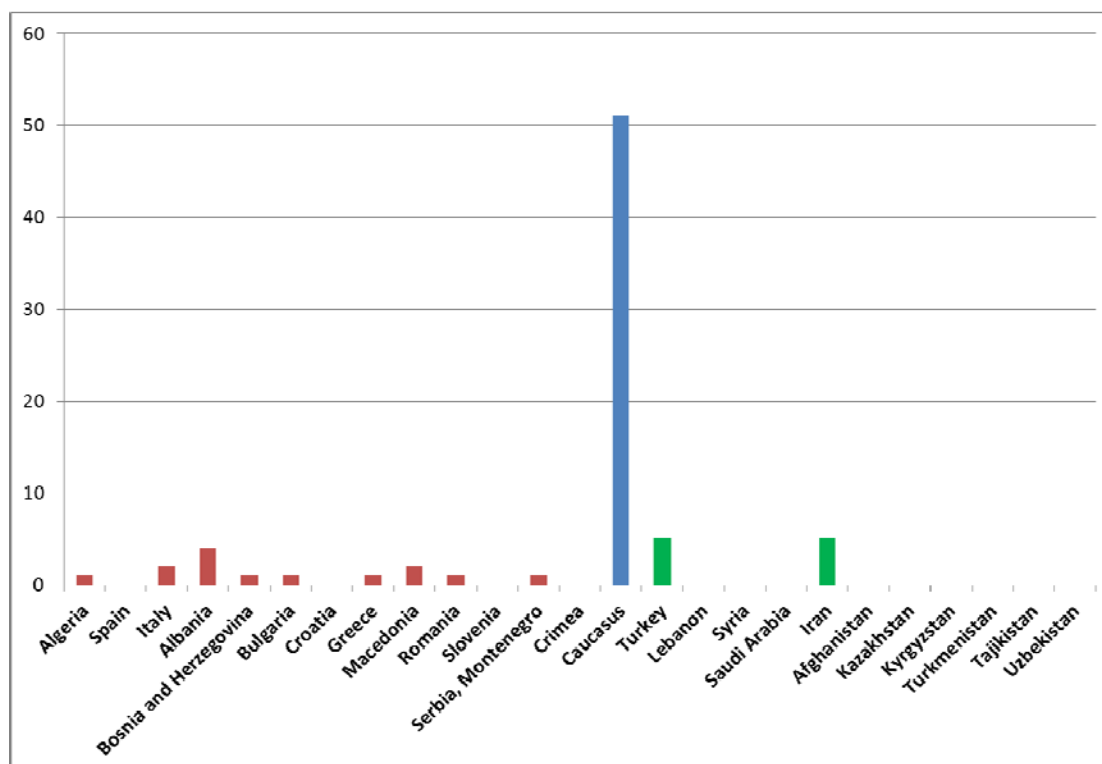


Рис. 6. Видовое разнообразие рода *Deltomerus* в Тетийской области

Обозначения как на рисунке 1

Fig. 6. Species diversity of the genus *Deltomerus* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

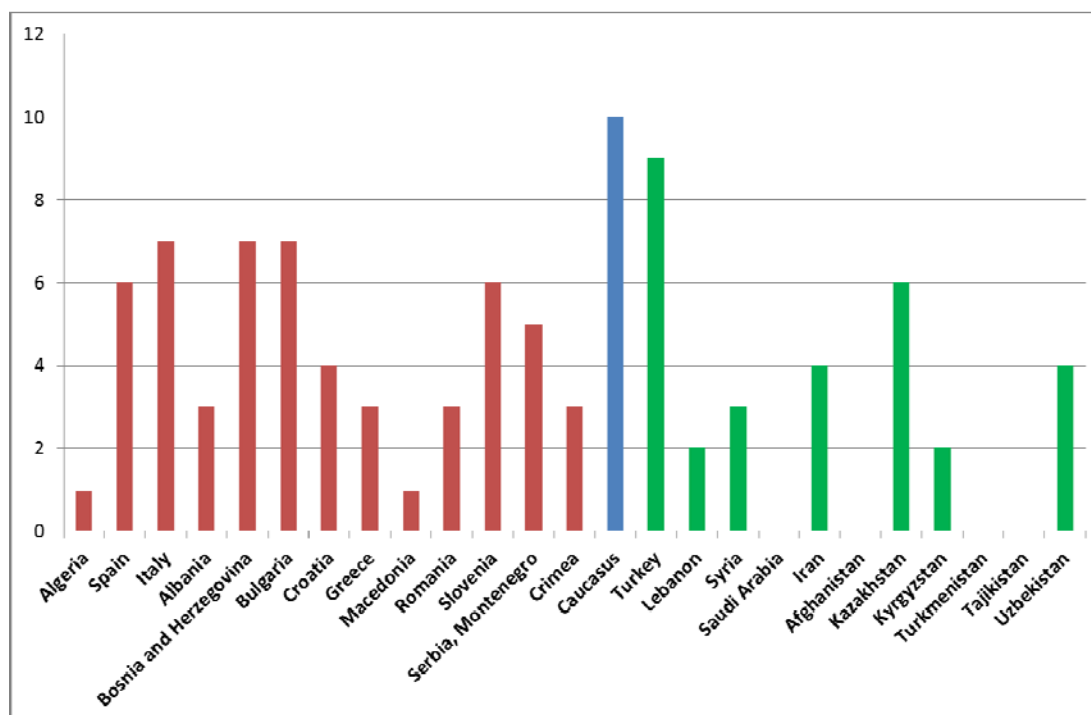


Рис. 7. Видовое разнообразие рода *Badister* в Тетийской области

Обозначения как на рисунке 1

Fig. 7. Species diversity of the genus *Badister* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

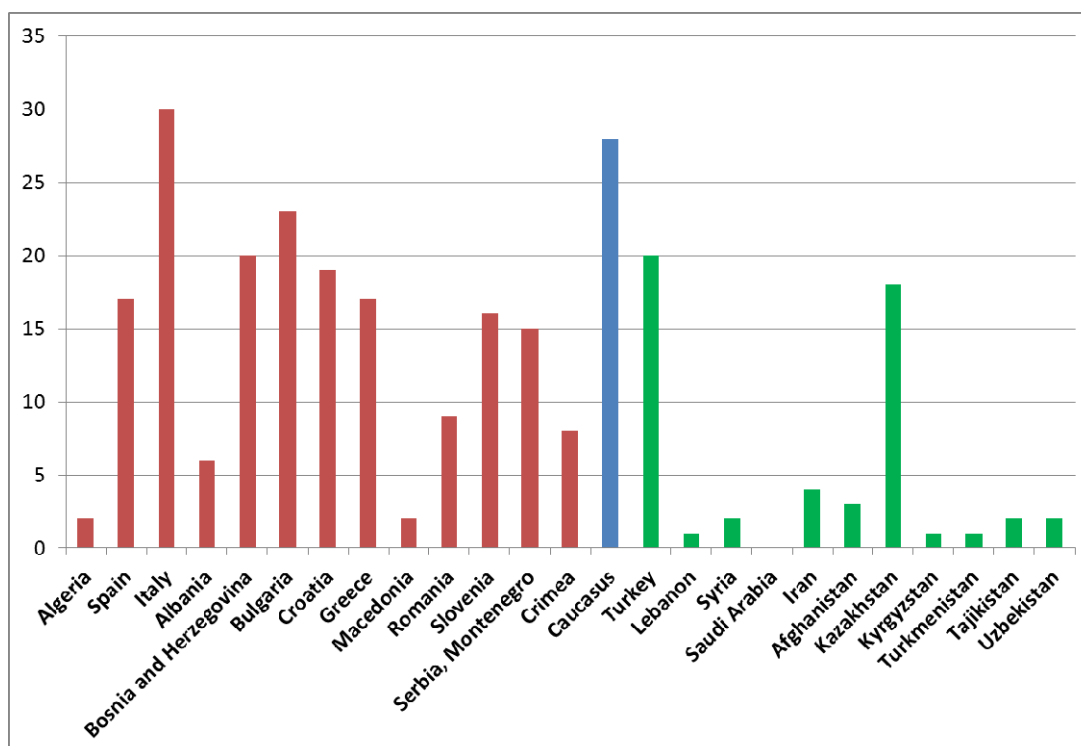


Рис. 8. Видовое разнообразие рода *Agonum* в Тетийской области

Обозначения как на рисунке 1

Fig. 8. Species diversity of the genus *Agonum* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

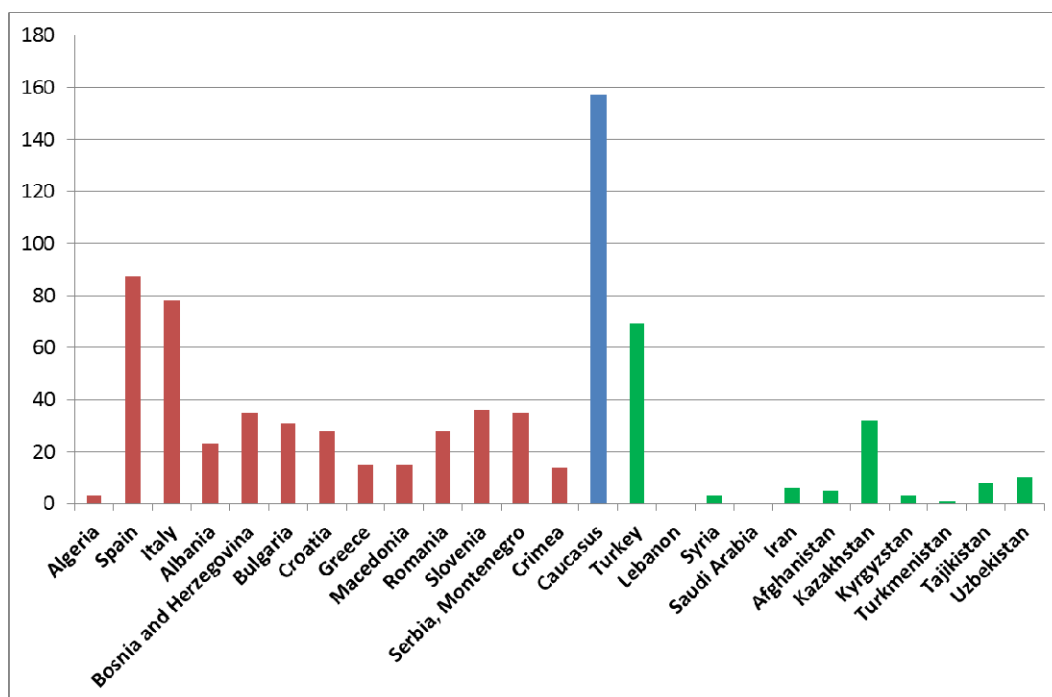


Рис. 9. Видовое разнообразие рода *Pterostichus* в Тетийской области

Обозначения как на рисунке 1

Fig. 9. Species diversity of the genus *Pterostichus* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

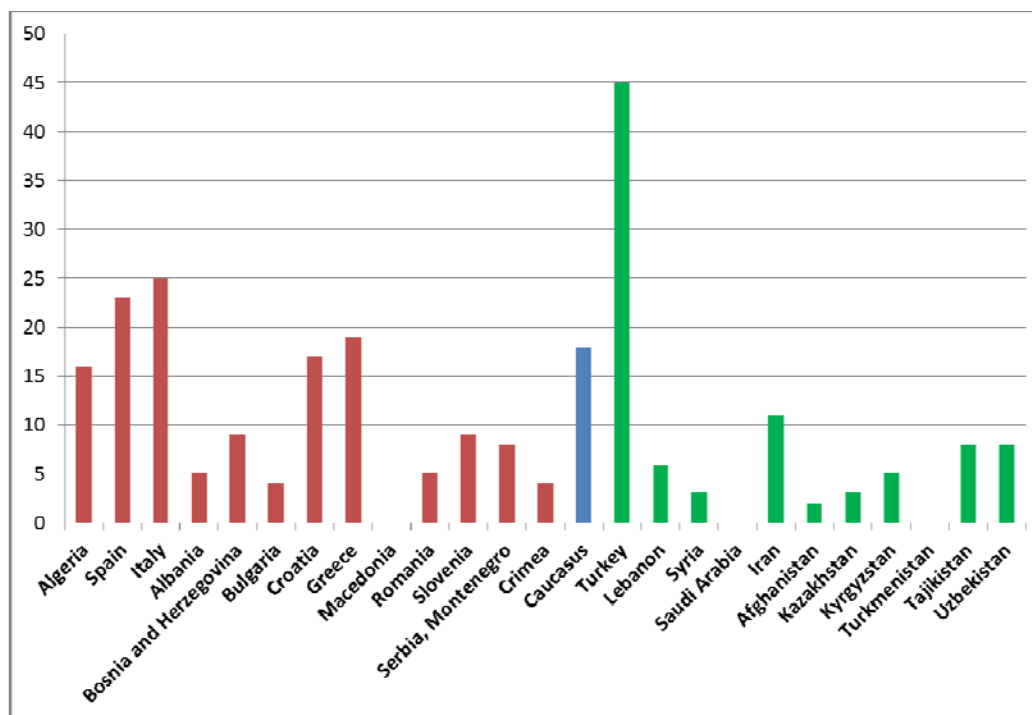


Рис. 10. Видовое разнообразие рода *Laemostenus* в Тетийской области

Обозначения как на рисунке 1

Fig. 10. Species diversity of the genus *Laemostenus* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

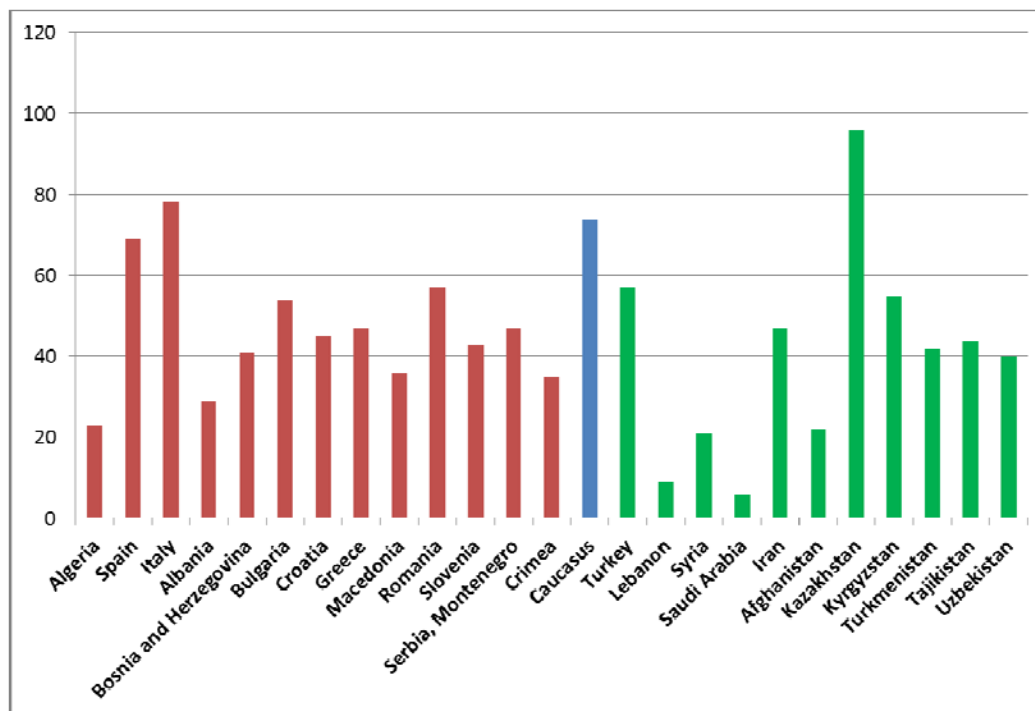


Рис. 11. Видовое разнообразие рода *Amara* в Тетийской области

Обозначения как на рисунке 1

Fig. 11. Species diversity of the genus *Amara* in the Tethys region. Notes as on Fig. 1.

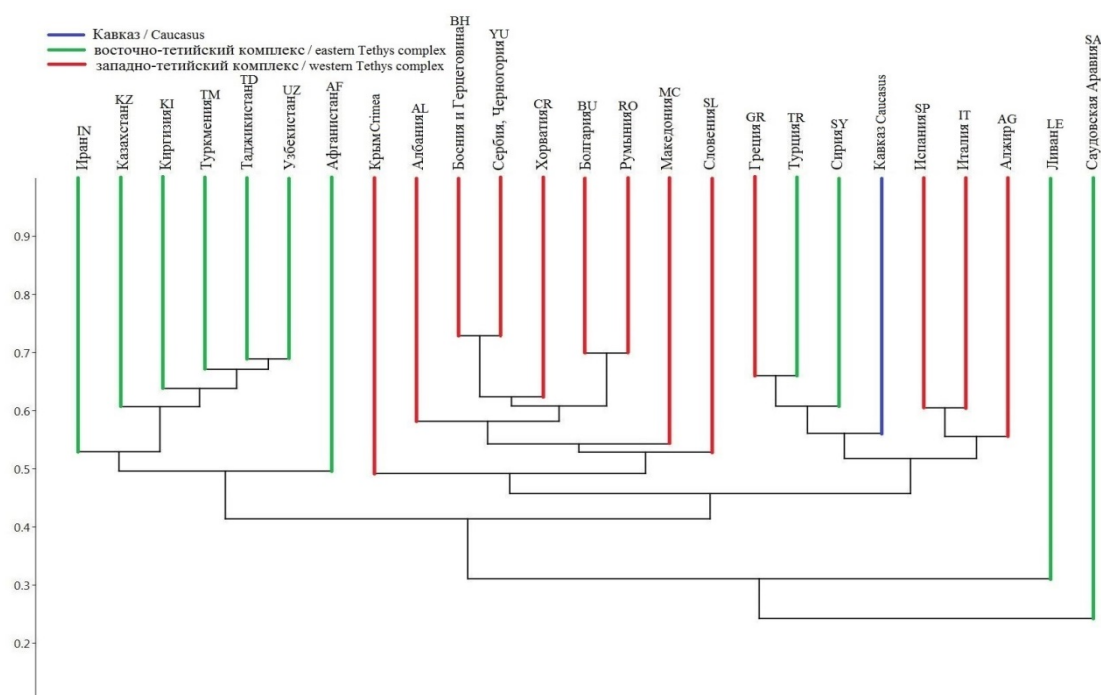


Рис. 12. Дендрограмма сходства (коэффициент Жаккара) фаун различных районов Тетийской области на основе распространения родов жуков-железниц

Fig. 12. Dendrogram of similarity (by Jaccard index) of faunas of different areas of the Tethys region on the basis of distribution of the ground beetles genera

The geographical symbols the same as in the Palearctic Catalogue [2]

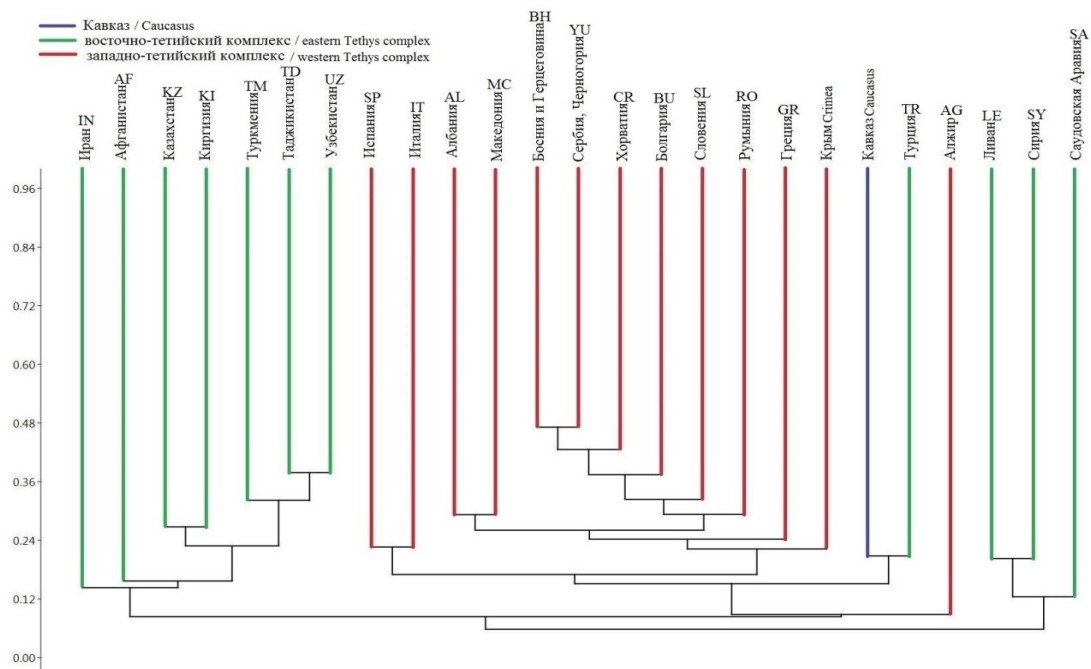


Рис. 13. Дендрограмма сходства (коэффициент Жаккара) фаун различных районов Тетийской области на основе распространения видов жуков-жужелиц

Fig. 13. Dendrogram of similarity (by Jaccard index) of faunas of different areas of the Tethys region on the basis of distribution of the ground beetles genera
The geographical symbols the same as in the Palearctic Catalogue [2]

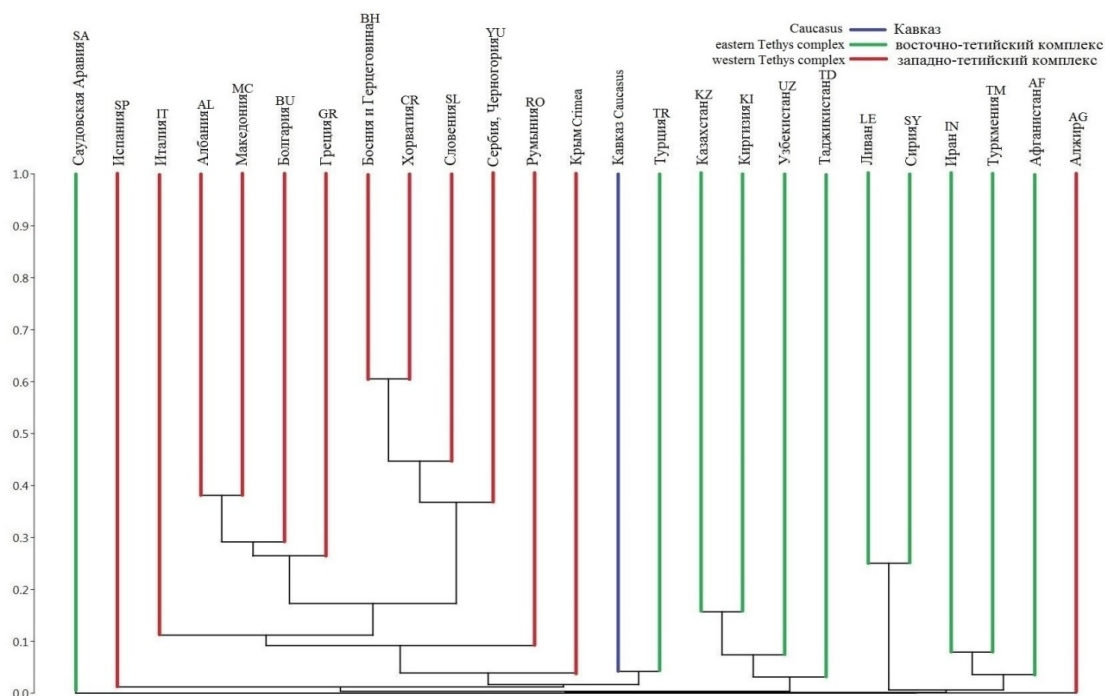


Рис. 14. Дендрограмма сходства (коэффициент Жаккара) фаун различных районов Тетийской области на основе распространения рода Carabus

Fig. 14. Dendrogram of similarity (by Jaccard index) of the faunas of different areas of the Tethys region on the basis of distribution of the Carabus genus
The geographical symbols the same as in the Palearctic Catalogue [2]



Остановимся на подробном анализе рода *Carabus*, тем более что этот род многими учеными брался для подобных работ как модель [15; 16]. Анализ особенностей географического распространения видов рода

Carabus Тетийской пустынно-степной части Палеарктики представлен в таблице 3.

В трактовке границ государств, а не природных районов этот род представлен следующим образом (табл. 4):

Таблица 4

Состав фауны жукелиц рода *Carabus* Тетийской пустынно-степной области

Table 4

Composition of the fauna of the *Carabus* genus of the Tethys desert-steppe region

Страны Countries	Кол-во видов Number of species	Страны Countries	Кол-во видов Number of species
Алжир / Algeria	7	Кавказ / Caucasus	227
Испания / Spain	56	Турция / Turkey	221
Италия / Italy	73	Ливан / Lebanon	20
Албания / Albania	16	Сирия / Syria	20
Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	30	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	-
Болгария / Bulgaria	24	Иран / Iran	35
Хорватия / Croatia	31	Афганистан / Afghanistan	9
Греция / Greece	30	Казахстан / Kazakhstan	80
Македония / Macedonia	13	Киргизия / Kyrgyzstan	75
Румыния / Romania	49	Туркменистан / Turkmenistan	6
Словения / Slovenia	28	Таджикистан / Tajikistan	24
Югославия / Yugoslavia	35	Узбекистан / Uzbekistan	17
Крым / Crimea	13		

Отметим достаточно высокий над-
видовой уровень в этом роде для всех

крупных регионов Тетийской области
(табл. 5):

Таблица 5

Сравнительный анализ надвидовых таксонов рода *Carabus* стран
Тетийской пустынно-степной части Палеарктики

Table 5

Comparative analysis of superspecific taxa of the *Carabus* genus
of the Tethys desert-steppe part of the Palearctic

Страны Countries	Кол-во видов Number of species	Страны Countries	Кол-во видов Number of species
Турция / Turkey		Кавказ / Caucasus	
<i>Apoplesius</i> Deuve, 1990	4	<i>Archiplectes</i> Gottwald, 1982	70
<i>Cytilocarabus</i> Reitter, 1896	13	<i>Cechenochilus</i> Motschulsky, 1850	13
<i>Ischnocarabus</i> Kraatz, 1877	4	<i>Microplectes</i> Reitter, 1896	4
<i>Oxycarabus</i> Semenov, 1898	5	<i>Microtribax</i> Gottwald, 1982	9
Италия / Italy		<i>Pachycarabus</i> Gehin, 1876	10
<i>Rhipocarabus</i> Reitter, 1896	1	Испания / Spain	
Афганистан / Afghanistan		<i>Chrysotribax</i> Reitter, 1896	5
<i>Imaibius</i> Bates, 1889	4	<i>Ctenocarabus</i> CG. Thomson, 1875	4
Киргизия / Kyrgyzstan		<i>Iniopachus</i> Solier, 1848	4
<i>Pseudotribax</i> Kraatz, 1884	2	Казахстан / Kazakhstan	
		<i>Scambocarabus</i> Reitter, 1896	1

Думаем, что нет смысла снова возвращаться к понятиям «бореальный», «пришли через Урал на Кавказ» и т.д., т.е. фауну

этого рода многие видели состоящим из мигрантов, пришедших в ледниковых периодах.



Интересная картина складывается, если провести этот же анализ надвидовых так-

сонов жужелиц только для нашего Кавказа в современных границах (табл. 6, 7).

Таблица 6

Кавказские эндемичные роды и количество видов жужелиц

Table 6

Caucasian endemic genus and number of species of the ground beetles

No	Наименование рода Name of the genus	Количество видов Number of species
1.	Orientoreicheia Bulirsch & Hurka, 1994	2
2.	Alanorites Belousov, 1998	6
3.	Apocimmerites Belousov, 1998	2
4.	Caucasaphaenops Belousov, 1999	1
5.	Caucasorites Belousov & Zamotajlov, 1997	4
6.	Cimmerites Jeannel, 1928	13
7.	Inotrechus Dolzhanski & Ljovuschkin, 1989	2
8.	Jeannelius Kurnakov, 1959	4
9.	Meganophthalmus Kurnakov, 1959	4
10.	Nannotrechus Winkler, 1926	12
11.	Paracimmerites Belousov, 1998	1
12.	Porocimmerites Belousov, 1998	11
13.	Taniatrechus Belousov & Dolzhanski, 1994	1
14.	Troglocimmerites Ljovuschkin, 1970	11
15.	Phobophorus Motschulsky, 1850	1
16.	Derostichus Motschulsky, 1859	1
17.	Thermoscelis Putzeys, 1873	2
Итого / Total: 17		78

Таблица 7

Кавказские эндемичные подроды и количество видов жужелиц

Table 7

Caucasian endemic subgenus and number of species of the ground beetles

No	Наименование подрода Name of subgenus	Количество видов Number of species
1.	Callisphaena Motschulsky, 1859	1
2.	Callisthenes Fischer von Waldheim, 1820	1
3.	Archiplectes Gottwald, 1982	70
4.	Cechenochilus Motschulsky, 1850	13
5.	Microplectes Reitter, 1896	12
6.	Neoplectes Reitter, 1885	5
7.	Pachycarabus Gehin, 1876	10
8.	Tribax Fischer von Waldheim, 1817	48
9.	Субэндем. Deltomerus Motschulsky, 1850	68
10.	Abasorites Belousov, 1998	1
11.	Archinannotrechus Belousov, 1998	10
12.	Shibataia Habu, 1978	6
13.	Agastillus Reitter, 1892	4
14.	Aphaonus Reitter, 1887	8
15.	Falsargutor Kryzhanovskij, 1983	4
16.	Haplomaseus Reitter, 1896	35
17.	Myosodus Fischer von Waldheim, 1823	26
18.	Oreoplatysma Jakobson, 1907	40
19.	Lindrothius Kurnakov, 1961	15
20.	Antisphodroides Casale, 1988	4
21.	Eutroctes C. Zimmermann, 1831	4
22.	Microtribax Gottwald, 1982	9
Итого / Total: 22		394



Обращаем внимание на большое видовое разнообразие и высокий уровень эндемизма в родах *Nebria* Latreille, 1802; *Cicindela* Linne, 1758; *Bembidion* Latreille, 1802; *Deltomerus* Motschulsky, 1850; *Trechus* Clairville, 1806. Нельзя не отметить и очень интересные и порою необъяснимые разрывы ареалов отдельных восточно-кавказских видов: *Callistenus reticulatus*, который нами собран на высоте 3 тыс. м н.у.м. (с. Куруш, г. Шалбуздаг) и в следующий раз на перевале Хариб (Дагестан, Гумбетовский район, 2,5 тыс. м н.у.м.), ранее (в прошлом веке) был известен в степях Казахстана, Западной Германии; или *Agonum arhangelica* (3 тыс. м н.у.м. с. Куруш, Дагестан и на Памире). *Abacetus inexpectatus* (Самурский лес, а ближайшие родственники – Филиппинские острова, Индия). *Pterostichus nivicola* (с. Куруш и Чоткальский хребет, Средняя Азия). Таких примеров достаточно много, а убедительные объяснения на сегодняшний момент отсутствуют.

Одним из регионов с высоким разнообразием представителей семейства Tenebrionidae является Тетийская пустынно-степная

область Палеарктики. Для тенебрионид Старого Света эта территория стала ареной эволюции, диверсификации и расселения. Исследования биогеографических связей и построение фауно-генетических реконструкций на основе фауны чернотелок этого региона предпринимались неоднократно, однако акцент большинства работ был смещен в сторону сравнительной характеристики региональных фаун этой обширной территории [17]. Необходимость всеобъемлющего биогеографического анализа с использованием значительно дополненных к настоящему времени данных по систематике и распространению тенебрионид давно уже назрела. В работе делается попытка восполнить этот пробел и объединить обширные сведения по фауне чернотелок Тетийской области от Западного Средиземноморья до Тянь-Шаня и Памиро-Алая в долготном направлении и от Казахстана до северо-западного побережья Индийского океана в широтном направлении.

Количественный состав фауны чернотелок региона выглядит следующим образом (табл. 8):

Таблица 8

Состав фауны чернотелок Тетийской пустынно-степной области

Table 8

The composition of the fauna of the darkling beetles of the Tethys desert-steppe region

Страны Countries	Кол-во видов Number of species	Страны Countries	Кол-во видов Number of species
Алжир / Algeria	539	Кавказ / Caucasus	395
Испания / Spain	686	Турция / Turkey	596
Италия / Italy	386	Ливан / Lebanon	87
Албания / Albania	77	Сирия / Syria	244
Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	86	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	224
Болгария / Bulgaria	118	Иран / Iran	544
Хорватия / Croatia	145	Афганистан / Afghanistan	473
Греция / Greece	440	Казахстан / Kazakhstan	469
Македония / Macedonia	46	Киргизия / Kyrgyzstan	177
Румыния / Romania	129	Туркменистан / Turkmenistan	424
Словения / Slovenia	54	Таджикистан / Tajikistan	289
Югославия / Yugoslavia	51	Узбекистан / Uzbekistan	433
Крым / Crimea	47		

Говоря о своеобразии надвидовых таксонов в фауне чернотелок (табл. 9), необходимо отметить, что явно выделяются высокий родовой эндемизм в фауне Восточного комплекса - 139 (507 видов) и 20 подродов, включающих 40 видов. Тем не менее, 55 эндемичных родов и очень большой подро-

вой уровень (45) с достаточно большим количеством видов (198) западного комплекса свидетельствует об ее оригинальности, самостоятельности развития комплекса. Фауна Кавказа увязана с 53 видами из 34 родов восточного и 6 видами из 3 родов западного комплекса.



Таблица 9

Надвидовые таксоны и количество видов чернотелок и их особенности географического распространения

Table 9

Superspecies taxa and the number of species of darkling beetles and features of their geographical distribution

No	Страны Countries	Кол-во видов Number of species	No	Страны Countries	Кол-во видов Number of species
	Испания / Spain			Саудовская Аравия / Saudi Arabia	
1.	<i>Acontodactylus</i> Desbrochers des Loges, 1894	1	36.	<i>Kocheria</i> Antoine, 1946	1
2.	<i>Alphasida</i> Escalera, 1905	17	37.	<i>Erodibius</i> Lobl, Bouchard & Merkl, 2008	1
3.	<i>Betasida</i> Reitter, 1917	4	38.	<i>Saxistena</i> Lobl & Merkl, 2003	1
4.	<i>Elongasida</i> Escalera, 1906	10		Иран / Iran	
5.	<i>Helopogonus</i> Reitter, 1922	2	39.	<i>Pseudodiaphanidus</i> Bogatchev, 1950	7
6.	<i>Dendaroscelis</i> Reitter, 1904	1		Турция / Turkey	
7.	<i>Heliocrates</i> Reitter, 1904	4	40.	<i>Eutelogonus</i> Reitter, 1922	2
8.	<i>Eumicrositus</i> Vinolas, 1990	14	41.	<i>Paurodontomophis</i> Muche, 1979	1
9.	<i>Litoboriolus</i> Espanol, 1945	3		Казахстан / Kazakhstan	
10.	<i>Litororus</i> Reitter, 1904	3	42.	<i>Hemipterocoma</i> Skopin, 1974	1
11.	<i>Meladocrates</i> Reitter, 1904	2	43.	<i>Neopterocoma</i> Skopin, 1974	1
12.	<i>Apteromira</i> Weise, 1974	1	44.	<i>Pachypterocoma</i> Skopin, 1974	2
13.	<i>Planasida</i> Escalera, 1907 - субэндемик 2 вида в Алжире / subendemic 2 species in Algeria	47	45.	<i>Pseudopimelia</i> Motschulsky, 1860	1
14.	<i>Phylan</i> Dejean, 1821 - по 1 виду Алжир и Италии / 2 species in Algeria and Italy	27	46.	<i>Planoprosodes</i> G. S. Medvedev, 2005	1
	Италия / Italy		47.	<i>Myladanesthes</i> Skopin, 1961	4
15.	<i>Asyrmatus</i> Canzoneri, 1959	2	48.	<i>Montanoodescelis</i> L. V. Egorov, 2004	4
16.	<i>Heteromira</i> Holzel, 1958	2		Киргизия / Kyrgyzstan	
	Алжир / Algeria		49.	<i>Pseudopterocoma</i> Skopin, 1974	1
17.	<i>Pachyscelodes</i> Senac, 1887	3	50.	<i>Prosodopria</i> Reitter, 1909	1
18.	<i>Pseudoamblyptera</i> Pierre, 1985	1	51.	<i>Splenoodescelis</i> L. V. Egorov, 2004	1
19.	<i>Cirsa</i> Lucas, 1857	2		Кавказ / Caucasus	
20.	<i>Anebacis</i> Peyerimhoff, 1927	1	52.	<i>Pachysternoplax</i> Skopin, 1973	2
21.	<i>Neocisba</i> Reitter, 1900	2	53.	<i>Caucasonotus</i> Nabozhenko, 2000	11
22.	<i>Hologenosis</i> Deyrolle, 1867	1		Афганистан / Afghanistan	
23.	<i>Adelphinus</i> Fairmaire & Coque-rel, 1866	2	54.	<i>Myrmecodichillus</i> Kaszab, 1960	1
24.	<i>Ammotrypes</i> Fairmaire, 1879	2	55.	<i>Pushtunillus</i> G. S. Medvedev, 1994	1
25.	<i>Meladeras</i> Mulsant & Rey, 1854	3	56.	<i>Amicrodera</i> Kaszab, 1966	1
26.	<i>Hoplarion</i> Mulsant & Rey, 1854	2	57.	<i>Leptoderops</i> Lobl, Bouchard & Merkl, 2008	1
27.	<i>Glyptariobius</i> Koch, 1948	1	58.	<i>Anthrenopsis</i> Koch, 1950	1



28.	<i>Hoplariobius</i> Reitter, 1904	1		Таджикистан / Tajikistan	
29.	<i>Mentariobius</i> Koch, 1948	2	59.	<i>Echinotrigon</i> Skopin, 1973	2
30.	<i>Saharoplarian</i> Koch, 1948	1	60.	<i>Pseudopenthicinus</i> Bogatchev, 1972	1
31.	<i>Litoborus</i> Mulsant & Rey, 1854	2		Узбекистан / Uzbekistan	
32.	<i>Hoplambius</i> Reitter, 1904	1	61.	<i>Ferganoprosodes</i> G. S. Medvedev, 1997	2
33.	<i>Melambius</i> Mulsant & Rey, 1854	2	62.	<i>Choresmolamus</i> G. S. Medvedev, 1978	1
34.	<i>Orophylaxus</i> Koch, 1948	1	Итого / Total: 62		226
35.	<i>Julogenius</i> Reitter, 1906	2			

Как было отмечено выше, из 372 родов эндемичными для западной части рассматриваемой территории являются 55 родов и 257 видов, восточной части – 139 родов и 507 видов, в то время, как 112 родов являются общими.

Биогеографический анализ чернотелок Кавказа целесообразно начать с ее отрицательных черт. В фауне Кавказа неизвестны представители, характерные для западно-тетийского комплекса роды чернотелок, как *Clamoris* Des Gozis, 1886; *Adelostoma* Duponchel, 1827; *Machlopsis* Pomel, 1871; *Akis* Herbst, 1799; *Alphasida* Escalera, 1905; *Erodus* Fabricius, 1775; *Sepidium* Fabricius, 1775; *Pachychila* Eschscholtz, 1831; *Gnaptor* Brulle, 1832; *Stenomax* Allard, 1876; *Gunarus* Des Gozis, 1886; *Dilamus* Jacquelin du Val, 1861; *Heliopates* Dejean, 1834; *Phylan* Dejean, 1821; *Oochrotus* Lucas, 1852; *Iphthiminus* Spilman, 1973, так и восточно-тетийского комплекса роды чернотелок как *Adelostoma* Duponchel, 1827; *Sarothropus* Kraatz, 1865; *Solskyia* Solsky, 1881; *Ammozoides* Kaszab, 1979; *Erodus* Fabricius, 1775; *Klewaria* Reitter, 1910; *Diesia* Fischer von Waldheim, 1820; *Earophanta* Semenov, 1903; *Gedeon* Reiche & Saulcy, 1857; *Idiesa* Reitter, 1893; *Ocnerna* Fischer von Waldheim, 1822; *Pelorochnemis* Solsky, 1876; *Pisterotarsa* Motschulsky, 1860; *Pseudopachyscelis* Lobl & Merkl, 2003; *Thriptera* Solier, 1836; *Trigonoscelis* Dejean, 1834; *Microtelus* Solier, 1838; *Alcinoeta* E. Strand, 1929; *Colposcelis* Dejean, 1834; *Imatismus* Dejean, 1834; *Sphenaria* Menetries, 1849; *Syachis* Bates, 1879; *Bradyus* Dejean, 1834; *Reiterohelops* Skopin, 1960; *Dilamus* Jacquelin du Val, 1861; *Cabirutus* E. Strand, 1929; *Bioramix* Bates, 1879; *Latheticus* Waterhouse, 1880; *Omophlina* Reitter, 1890. Как было отмечено выше, 55 западно-тетийских

родов включают в своем составе 257 эндемичных видов, 139 восточно-тетийских родов объединяют 507 эндемичных видов, тогда как общих родов – 100.

Кавказская фауна чернотелок объединяет 131 род, с общей фауной 2814 видов (кавказских – 294 – 10,44%). Анализ свидетельствует о длительном развитии фаун чернотелок прибрежных и островных экосистем океана Тетис, а впоследствии независимом расцвете этой фауны в различных районах Тетийском пустынно-степном поясе по мере отступления вод океана, аридизации и орогенеза.

4 рода, 125 эндемичных видов – высокий показатель нашей фауны (в старых границах). Особенности географического распространения видов: 79 видов (26,7%) – Западный Кавказ; 84 вида (28,5%) – Центральный Кавказ, 193 вида (65,64%) – Восточный Кавказ; 127 видов (43,1%) – Армения и 36 видов (12,24%) – Талыш, говорит о коадаптивной радиации их составляющих.

Заметим, что отмеченное более ярко выражено в анализе географии эндемиков: Западный Кавказ – 17 видов (13,6%); Центральный Кавказ – 25 видов (20%); Восточный Кавказ – 71 видов (56,8%); Армения – 50 видов (40%); Талыш – 16 видов (12,8%).

В целом же фауна тяготеет к восточно-тетийскому комплексу 56,48% и западно-тетийскому – 38,1%. Отмеченное демонстрирует анализ надвидовых таксонов обсуждаемой фауны.

Теперь необходим более детальный анализ восточного комплекса, так как наша фауна увязана видами из 34 родов этого комплекса.

1. Состав общих родов: *Centorus* Mulsant, 1854; *Cossyphus* A. G. Olivier, 1791; *Laena* Dejean, 1821; *Lagria* Fabricius, 1775; *Adelostoma* Duponchel, 1827; *Adesmia* Fischer von Waldheim, 1822; *Akis* Herbst,



1799; *Asida* Latreille, 1802; *Boromorphus* Wollaston, 1854; *Cnemeplatia* A. Costa, 1847; *Erodus* Fabricius, 1775; *Erodus* Fabricius, 1775; *Pachyscelis* Solier, 1836; *Pimelia* Fabricius, 1775; *Prionothea* Dejean, 1834; *Thriptera* Solier, 1836; *Trachyderma* Latreille, 1828; *Dichillus* Jacquelin du Val, 1861; *Eutagenia* Reitter, 1886; *Microtelus* Solier, 1838; *Stenosis* Herbst, 1799; *Amblycarenum* Gebien, 1910; *Calypsoptis* Solier, 1835; *Cyphostetha* Marseul, 1867; *Dailognatha* Steven, 1829; *Imatismus* Dejean, 1834; *Mesostena* Eschscholtz, 1831; *Micipsa* Lucas, 1855; *Oxycara* Solier, 1835; *Scelosodis* Solier, 1835; *Sphenaria* Meneuries, 1849; *Tentyria* Latreille, 1802; *Tentyrina* Reitter, 1900; *Trichosphaena* Reitter, 1916; *Zophosis* Latreille, 1802; *Alphitobius* Stephens, 1829; *Diaclina* Jacquelin du Val, 1861; *Blaps* Fabricius, 1775; *Bolitophagus* Illiger, 1798; *Eledona* Latreille, 1796; *Dissonomus* Jacquelin du Val, 1861; *Ectromopsis* Antoine, 1949; *Nalassus* Mulsant, 1854; *Odocnemis* Allard, 1876; *Stenomax* Allard, 1876; *Xanthomus* Mulsant, 1854; *Accanthopus* Dejean, 1821; *Catomus* Allard, 1876; *Gunarus* Des Gozis, 1886; *Helopelius* Reitter, 1922; *Helops* Fabricius, 1775; *Probations* Seidlitz, 1896; *Cheirodes* Gene, 1839; *Melanimon* Steven, 1829; *Neopachypterus* Bouchard, Lobl & Merkl, 2007; *Ammobius* Guerin-Meneville, 1844; *Clitobius* Mulsant & Rey, 1859; *Cypatus* Gerstaecker, 1871; *Dilamus* Jacquelin du Val, 1861; *Eurycaulus* Fairmaire, 1868; *Gonocephalum* Solier, 1834; *Opatrum* Fabricius, 1775; *Penthicus* Faldermann, 1836; *Platynosum* Mulsant & Rey, 1859; *Sclerum* Dejean, 1834; *Palorus* Mulsant, 1854; *Dendarus* Dejean, 1821; *Leichenum* Dejean, 1834; *Allophylax* Bedel, 1906; *Cabirutus* E. Strand, 1929; *Colpotus* Mulsant & Rey,

1853; *Pedinus* Latreille, 1796; *Oodescelis* Motschulsky, 1845; *Scaurus* Fabricius, 1775; *Neatus* J. L. Leconte, 1862; *Tenebrio* Linnaeus, 1758; *Cryphaeus* Klug, 1833; *Latheticus* Waterhouse, 1880; *Lyphia* Mulsant & Rey, 1859; *Tribolium* W. S. Macleay, 1825; *Uloma* Dejean, 1821; *Crypticus* Latreille, 1817; *Pseudoseriscus* Espanol, 1950; *Alphitophagus* Stephens, 1832; *Diaperis* Geoffroy, 1762; *Gnatocerus* Thunberg, 1814; *Neomida* Latreille, 1829; *Pentaphyllus* Dejean, 1821; *Platydema* Laporte & Brulle, 1831; *Corticeus* Piller & Mitterpacher, 1783; *Phaleria* Latreille, 1802; *Phtora* Germar, 1836; *Allecula* Fabricius, 1801; *Trachyscelis* Latreille, 1809; *Scaphidema* L. Redtenbacher, 1849; *Hymenalia* Mulsant, 1856; *Mycetocharinci* Seidlitz, 1891; *Prionychus* Solier, 1835; *Hymenophorus* Mulsant, 1851; *Gonodera* Mulsant, 1856; *Isomira* Mulsant, 1856; *Pseudocistela* Crotch, 1873; *Mycetochara* Berthold, 1827; *Cteniopus* Solier, 1835; *Heliotaurus* Mulsant, 1856; *Megischia* Solier, 1835; *Megischina* Reitter, 1906; *Omophlus* Dejean, 1834; *Podonta* Solier, 1835; *Menephilus* Mulsant, 1854.

Таким образом, представители 112 родов из 372 распространены по всей обсуждаемой территории.

Довольно интересно выглядит вклад представителей общих родов в структуру фауны чернотелок региона (табл. 10).

2. Анализ состава и географического распространения видов эндемичных родов восточного комплекса, заходящих на Кавказ, представлен в таблице 11.

Можно отметить, что эндемичные западно-тетийские роды сыграли незначительную роль в формировании фауны чернотелок Кавказа (табл. 12).

Таблица 10

Анализ вклада представителей общететийских родов в фауну чернотелок Кавказа

Table 10

Analysis of the contribution of the common Tethys genera to the fauna of the darkling beetles of the Caucasus

No	Наименование родов Name of genera	Географическое распространение Geographical distribution			Все виды региона Total number of genera in region
		Кавказ / Caucasus	Турция / Turkey	Иран / Iran	
1.	<i>Centorus</i> Mulsant, 1854	6	3	3	12
2.	<i>Laena</i> Dejean, 1821	9	22	1	32
3.	<i>Adesmia</i> Fischer von Waldheim, 1822	2	5	23	30



4.	<i>Pimelia</i> Fabricius, 1775	7	17	21	45
5.	<i>Dichillus</i> Jacquelin du Val, 1861	5	9	5	19
6.	<i>Stenosis</i> Herbst, 1799	2	9	1	12
7.	<i>Dailognatha</i> Steven, 1829	3	10	3	16
8.	<i>Tentyria</i> Latreille, 1802	5	11	11	27
9.	<i>Zophosis</i> Latreille, 1802	3	4	15	22
10.	<i>Blaps</i> Fabricius, 1775	16	25	28	69
11.	<i>Nalassus</i> Mulsant, 1854	22	10	8	40
12.	<i>Odocnemis</i> Allard, 1876	1	19		20
13.	<i>Entomogonus</i> Solier, 1848	2	11		13
14.	<i>Hedyphanes</i> Fischer von Waldheim, 1820	6	3	11	20
15.	<i>Helops</i> Fabricius, 1775	3	5	2	10
16.	<i>Cheirodes</i> Gene, 1839	3	1	5	9
17.	<i>Opatrum</i> Fabricius, 1775	5	5	3	13
18.	<i>Penthicus</i> Faldermann, 1836	4	1	12	17
19.	<i>Dendarus</i> Dejean, 1821	3	18	5	26
20.	<i>Pedinus</i> Latreille, 1796	5	15	2	22
21.	<i>Crypticus</i> Latreille, 1817	2	5		7
22.	<i>Corticeus</i> Piller & Mitterpacher, 1783	10	5	1	16
23.	<i>Phtora</i> Germar, 1836	5	1		6
24.	<i>Hymenalia</i> Mulsant, 1856	3	8	1	12
25.	<i>Mycetocharina</i> Seidlitz, 1891	3	3	4	10
26.	<i>Isomira</i> Mulsant, 1856	16	6	3	25
27.	<i>Omophlus</i> Dejean, 1834	41	54	25	120
Итого / Total:		192	285	193	670

Таблица 11

Восточно-тетийские роды и количество видов чернотелок, заходящие на Кавказ

Table 11

Eastern Tethys genus and number of species of darkling beetles, entering the Caucasus

No	Наименование родов Name of genera	Caucasus	TR	LE	SY	SA	IN	AF	KZ	KI	TM	TD	UZ
1.	<i>Ceratanisus</i> Gemminger, 1870	1	2										1
2.	<i>Philhammus</i> Fairmaire, 1871	1					1	1	1		1	1	
3.	<i>Arthrodis</i> Reitter, 1900	1					5	12	5		4		5
4.	<i>Diaphanidus</i> Reitter, 1900	1	1				4		2	1	3	1	3
5.	<i>Lachnogya</i> Menetries, 1849	1						1	1		1	1	1
6.	<i>Netuschilia</i> Reitter, 1904	1						1	1		1	1	1
7.	<i>Leptodes</i> Dejean, 1934						3	6	5	10	8	9	7
8.	<i>Argyrophana</i> Semenov, 1889	1									2		2
9.	<i>Lasiostola</i> Dejean, 1834	1					5	15	9	1	12	7	11
10.	<i>Platyesia</i> Skopin, 1971	1					1	1	4		3	1	1
11.	<i>Platyope</i> Fischer von Waldheim,	2							3				



	1820												
12.	<i>Pterocoma</i> Dejean, 1834	1							13	4		1	1
13.	<i>Sternoplax</i> J. Frivaldszky, 1889	2	1				4	3	4		8		6
14.	<i>Aspidocephalus</i> Motschulsky, 1839	1							1				
15.	<i>Oogaster</i> Faldermann, 1837	1					2	1	1		1		1
16.	<i>Platamodes</i> Menetries, 1849	1						2	1		1		1
17.	<i>Tagenostola</i> Reitter, 1916	1				1	1		2		2	1	2
18.	<i>Gnathosia</i> Fischer von Waldheim, 1821	1					4	28	5		18	6	16
19.	<i>Microdera</i> Eschscholtz, 183 1	5				2	10	8	31	3	12	4	7
20.	<i>Psammocryptus</i> Kraatz, 1865	1						1	2		2		
21.	<i>Scythis</i> Schaum, 1865	1							21	9		3	1
22.	<i>Caenoblaps</i> Konig, 1906	2	3				2						
23.	<i>Armenohelops</i> Nabozhenko, 2002	1	1										
24.	<i>Cylindrinotus</i> Faldermann, 1837	5	7		1		1						
25.	<i>Eustenomacidius</i> Nabozhenko, 2006	2					1		2	2	2	1	1
26.	<i>Zophohelops</i> Reitter, 1902	1							9	10	1	2	9
27.	<i>Entomogonus</i> Solier, 1848	2	11		6								
28.	<i>Adavius</i> Mulsant &Rey, 1859	1					1	1	1		1		1
29.	<i>Platynosum</i> Mulsant & Rey, 1859	1			1	1							
30.	<i>Prodilamus</i> Ardoin, 1969	1	1			1	1				1		
31.	<i>Psammestus</i> Reichardt, 1936	1						1	1		3		1
32.	<i>Scleropatroides</i> Lobl & Merkl, 2003	3			1	1	2	3	4		4	1	3
33.	<i>Apsheronellus</i> Bogatchev, 1967	1							1		1		1
34.	<i>Paranemia</i> Heyden, 1892	1							1		1		1
Итого / Total:		53	27		9	6	48	85	131	40	93	40	84



Таблица 12

Западно-тетийские роды и количество видов чернотелок, заходящие на Кавказ

Table 12

Western Tethys genus and number of species of darkling beetles entering the Caucasus

N o	Наименование родов Name of genera	AG	SP	IT	AL	BH	BU	CR	GR	MC	RO	SL	YU	Crimea	Caucasus
1.	<i>Eledonoprius</i> Reitter, 1911		2	2			1	1	1		1	1			2
2.	<i>Stenohelops</i> Reitter, 1922		11	2							1		1		1
3.	<i>Myrmexichenus</i> Chevrolat, 1835	1		3											3
Итого / Total:		1	13	7			1	1	1		2	1	1		6

Заметим, что более сильное влияние на состав фауны Кавказа оказали общететийские роды, которые, видимо, формировались в южно-тетийской литорали с последующим внедрением в указанные страны.

Анализ распределения видов (рис. 15) существенно отличается от такового родов [17], а дендрограмма более четко отражает сходство фаун даже с учетом не тетийских родов (рис. 16). В этом случае совершенно ясное отражение и объективность находят соображения, высказанные ранее о двух центрах таксономического разнообразия, а также о выделении западно-тетийского и восточно-тетийского фаунистических комплексов. Фауна Tenebrionidae разделяется на две отдельные ветви: азиатские и европейские с североафриканскими видами. Тенебрионидофауна Ближнего Востока и Саудовской Аравии как транзитных регионов имеет отдаленное общее сходство на видовом уровне с обоими комплексами, а Турция по-прежнему тяготеет к Балканам. Сходство фаун чернотелок Анатолии и Балкан и связи этих регионов с севером Саудовской Аравии и Северной Африкой на видовом уровне были наглядно показаны С. Фатторини с соавторами [18], которые также использовали кластерный анализ на основании индекса сходства Жаккара.

Для дополнительной поддержки данных дендрограммы (рис. 15) необходимо продемонстрировать закономерности географического распределения, используя один из 24 широкотетийских родов. На рисунке 17 графически отображен кластерный анализ рода *Blaps* на основе коэффициента сходства Жаккара. В состав рода включены 166 видов и подвидов из 25 стран, территории которых расположены в Тетийской области. Как видно из дендрограммы (рис. 17),

род *Blaps* демонстрирует те же тенденции и географические связи, что и все остальные виды, вместе взятые. Отчетливо выделяются два кластера с восточно-тетийским и западно-тетийским комплексами видов, фауна Турции по-прежнему сходна с таковой Греции, а Кавказ на всех трех дендрограммах показывает сходство с Ираном (за счет общих видов на Малом Кавказе). Сходная филогеографическая картина по роду *Blaps* выявлена французскими коллегами [19].

Подводя итоги, необходимо также учесть возможные ранее не упоминавшиеся причины высокого таксономического разнообразия отдельных крупных субрегионов Тетийской области. Прежде всего, необходимо учитывать, что фауна многих регионов формировалась по островному типу. Так, Анатолия была гигантским островом в центре Тетиса с минимум позднего эоцена до раннего миоцена [20].

Гипотеза о происхождении псаммофильных среднеазиатских родов на берегах этого гигантского водоема (включая острова этого палеоокеана) и последующей их диверсификации выдвигалась О.Л. Крыжановским [21; 22]. Обсуждаемые здесь результаты также свидетельствуют в пользу ключевой роли Тетиса в эволюции чернотелок и других жесткокрылых в Западной Палеарктике.

Отметим еще раз, что распределение и таксономическое разнообразие изучаемой фауны свидетельствует о длительном развитии тенебрионидофаун прибрежных и островных экосистем океана Тетис, а впоследствии независимом расцвете этих фаун в различных районах Тетийской пустынно-степной области по мере отступления вод океана, аридизации и орогенеза.

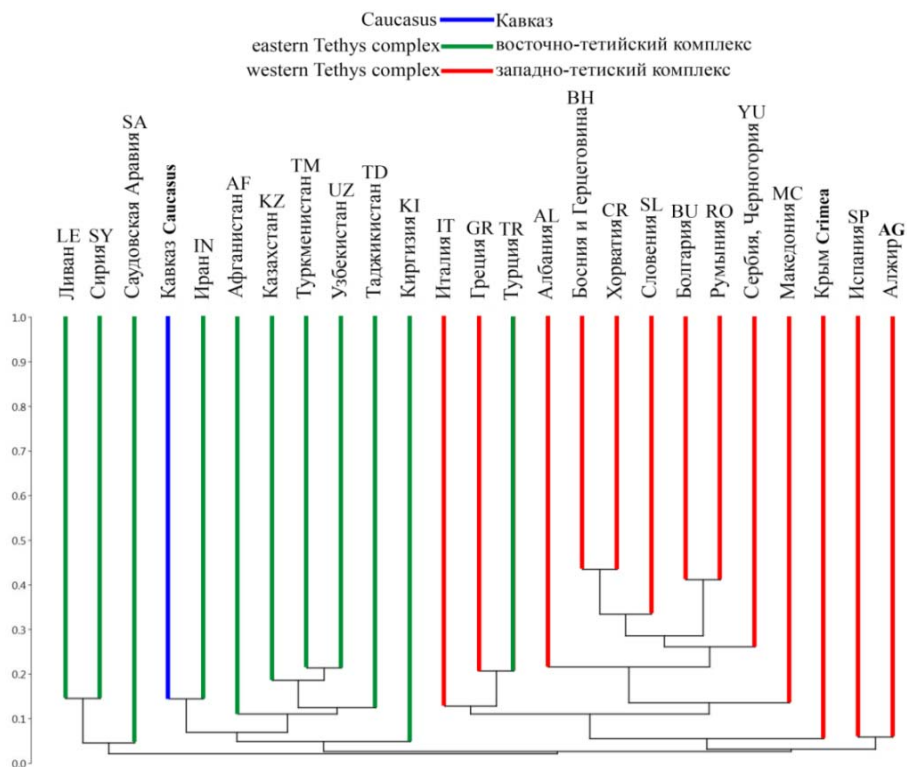


Рис. 15. Дендрограмма сходства (коэффициент Жаккара) фаун различных районов Тетийской области на основе распространения видов [17]

Fig. 15. The dendrogram of faunistic similarity (the Jaccard similarity coefficient) of different parts of the Tethys region based on distribution of species [17].
The geographical symbols the same as in the Palearctic Catalogue [5]

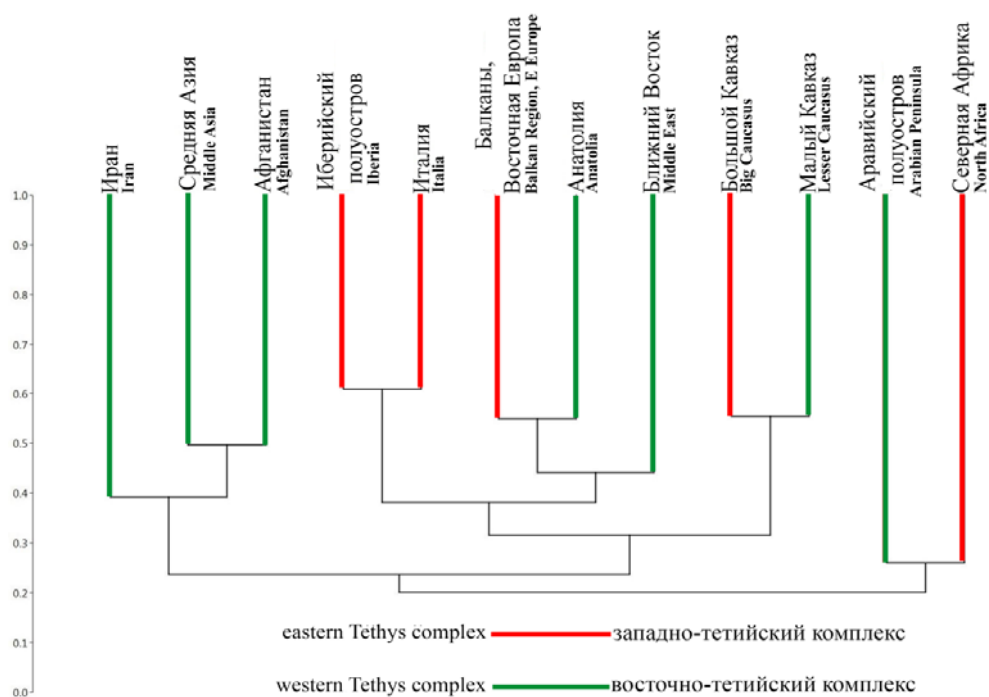


Рис. 16. Дендрограмма сходства (коэффициент Жаккара) фаун субрегионов Тетийской области на основе распространения тетийских родов [17]

Fig. 16. The dendrogram of faunistic similarity (the Jaccard similarity coefficient) of subregions of the Tethys region based on distribution of the Tethys genera [17]

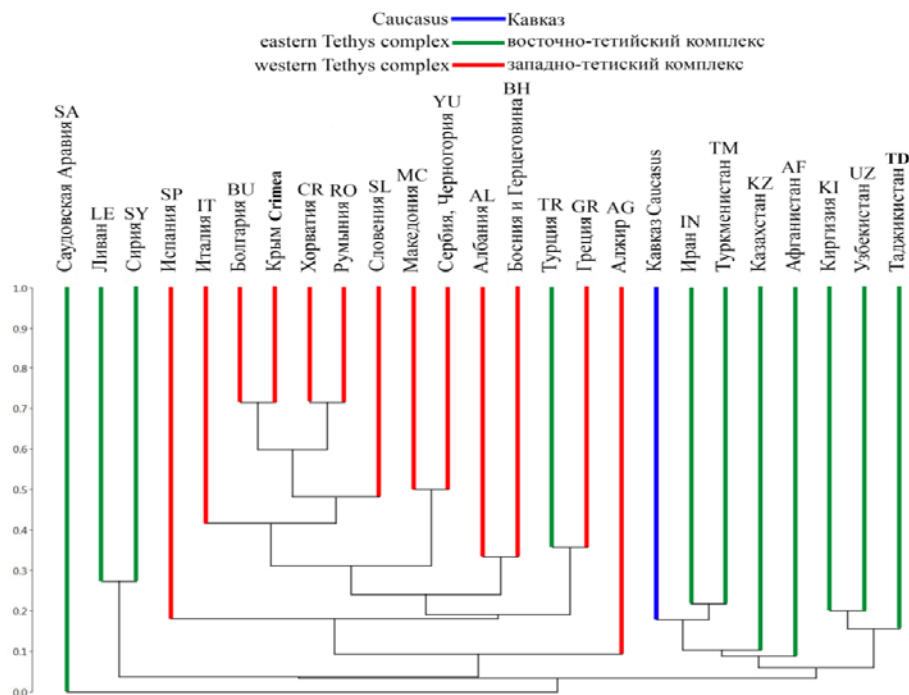


Рис. 17. Дендрограмма сходства (коэффициент Жаккара) фаун различных районов Тетийской области на основе распространения видов рода *Blaps* [17]

Fig. 17. The dendrogram of faunistic similarity (the Jaccard similarity coefficient) of different parts of the Tethys region based on distribution of species of the genus *Blaps* [17]
The geographical symbols the same as in the Palearctic Catalogue [5]

Надсемейство Scarabaeoidea достаточно хорошо представлено в фауне Тетийской области: 2227 видов из 263 родов (табл. 13-15). Это надсемейство и надвидовые так-

соны характеризуется хорошей способностью к расселению и, как следствие, обширностью ареалов.

Таблица 13

Кавказские роды и количество видов пластинчатых (в старых границах)

Table 13

Caucasian genera and number of species of dung beetles (in old boundaries)

Роды / Genera	Кавказ / Caucasus
<i>Aparammoeicus</i> Petrovitz, 1958	1
<i>Pseudopachydema</i> Balthasar, 1930	2
Итого: / Total:	3

Таблица 14

Представленность западно-тетийских родов и количество видов пластинчатых жуков в фауне Кавказа

Table 14

Representation of Western Tethys genera and the number of species of dung beetles in the fauna of the Caucasus

Роды / Genera	AG	SP	IT	AL	BH	BU	CR	GR	MC	RO	SL	YU	Crimea	Caucasus
<i>Mothon</i> Semenov & S. I. Medvedev, 1927										1				1
<i>Monotropus</i> Erichson, 1847	1	3								1			1	2
Итого: / Total:	1	3								2			1	3



Таблица 15

Представленность восточно-тетийских родов и количество видов пластинчатых жуков в фауне Кавказа

Table 15

Representation of Eastern Tethys genera and the number of species of dung beetles in the fauna of the Caucasus

Роды / Genera	Caucasus	TR	LE	SY	SA	IN	AF	KZ	KI	TM	TD	UZ
11 родов 11 genera	14	6	3	2	2	12	16	17	8	17	7	13

Таблица 16

Западно-тетийские роды и их объемы в общей фауне пластинчатых жуков региона

Table 16

Western Tethys genera and their number in the general fauna of the dung beetles of the region

Роды / Genera	AG	SP	IT	AL	BH	BU	CR	GR	MC	RO	SL	YU	Crimea
33 рода 33 genera	83	67	34	3	3	2	5	8	4	3	4	3	0

Таблица 17

Восточно-тетийские роды и их объемы в общей фауне пластинчатых жуков региона

Table 17

Eastern Tethys genera and their number in the general fauna of the dung beetles of the region

Роды / Genera	TR	LE	SY	SA	IN	AF	KZ	KI	TM	TD	UZ
62 рода 62 genera	9	2	10	30	43	56	31	13	47	56	34

Одновременно отметим огромную роль общететийских родов и их составов в фауне обсуждаемой группы в силу их способности к расселению (табл. 16-17).

Достаточно хорошо изученной и неплохо представленной в фауне региона группой является семейство шелкуны

(Coleoptera: Elateridae). Фауна этих жесткокрылых включает 1451 вид, входящие в 112 родов, из которых 315 (70,46%) являются эндемичными для региона. В очередной раз заметим факт тяготения нашей фауны к восточно-тетийским группам родов и видов (табл. 18-20).

Таблица 18

Состав и особенности географического распространения фауны шелкунов Тетийской пустынно-степной области

Table 18

Composition and features of the geographic distribution of the fauna of click beetles of the Tethys desert-steppe region

No	Страны / Countries	Количество видов Number of species
1.	Алжир / Algeria	165
2.	Испания / Spain	226
3.	Италия / Italy	249
4.	Албания / Albania	54
5.	Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	91
6.	Болгария / Bulgaria	162



7.	Хорватия / Croatia	118
8.	Греция / Greece	220
9.	Македония / Macedonia	65
10.	Румыния / Romania	162
11.	Словения / Slovenia	122
12.	Югославия / Yugoslavia	75
13.	Крым / Crimea	3
14.	Кавказ / Caucasus	287
15.	Турция / Turkey	379
16.	Ливан / Lebanon	18
17.	Сирия / Syria	79
18.	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	36
19.	Иран / Iran	162
20.	Афганистан / Afghanistan	44
21.	Казахстан / Kazakhstan	135
22.	Киргизия / Kyrgyzstan	105
23.	Туркменистан / Turkmenistan	95
24.	Таджикистан / Tajikistan	92
25.	Узбекистан / Uzbekistan	80
Итого / Total:		3224

Таблица 19

Представленность западно-тетийских родов в фауне жуков щелкунов региона

Table 19

Representation of Western Tethys genera in the fauna of the region's click beetles

Роды / Genera	AG	SP	IT	AL	BH	BU	CR	GR	MC	RO	SL	YU	Crimea
15 родов 15 genera	2	6	12	3	6	4	6	7	2	7	6	4	0

Таблица 20

Представленность восточно-тетийских родов в фауне жуков щелкунов региона

Table 20

Representation of Eastern Tethys genera in the fauna of the region's click beetles

Роды / Genera	TR	LE	SY	SA	IN	AF	KZ	KI	TM	TD	UZ
23 рода 23 genera	7	0	0	4	12	10	6	8	4	4	4

И наконец, отметим явное преобладание общететийских видов и родов в регионе.

Неоправданно мало, или вовсе не используют особенности географического распространения **наземных моллюсков (Gastropoda)** в зоо-биогеографических анализах, хотя эта группа всегда отличается достаточно большим видовым разнообразием. Отметим очень выгодные и нужные особенности – малая подвижность, легкость сбора и хранения, сохраняемость раковин в отложениях разных геологических эпох, и эти материалы могут служить (иногда даже лучше,

доказательнее) мощной основой для реконструкции истории фаун, вероятных путей формирования биоты, интересующих нас регионов, районов.

Обсуждаемая фауна представлена, как и отмечено выше, самым большим количеством родов (429), объединяющие 2614 видов, из которых 672 (73,36%) являются кавказскими.

Общекавказских родов 213, из которых 36 эндемичных кавказских (в старых границах): *Toffoletia* Giusti, 1971 (1 вид), *Zoogenetes* Morse, 1864 (1 вид), *Adzharia* renschi, Hesse, 1933 (1 вид), *aucasicola* Hesse,



1917 (1 вид), *Differena* Schileyko, 1984 (1 вид), *Improvisa* Schileyko, 1978 (1 вид), *Pentadentula* Suvorov, 2006 (1 вид), *Retowskia* O.Boettger, 1881 (1 вид), *Senaridenta* Schileyko, 1984 (1 вид), *Akramowskia* Nordsieck, 1975 (2 вида), *Micropontica* O. Boettger, 1881 (5 видов), *Scrobifera* O. Boettger, 1877 (2 вида), *Truncatophaedusa* Majoros, Németh et Szili-Kovacs, 1994 (1 вид), *Conulopolita* O. Boettger, 1879 (4 вида), *Discoxichilus* Riedel, 1966 (1 вид), *Mesomphix* Rafinesque, 1819 (1 вид), *Ventridens* Binney et Bland, 1869 (1 вид), *Vitrinoxichilus* Riedel, 1963 (2 вида), *Inguria* Schileyko, 1986 (1 вид), *Sieversia* Kobelt, 1880 (1 вид), *Szuchumiella* Wagner, 1945 (1 вид), *Trochovitrina* O. Boettger, 1880 (1 вид), *Casplimax* Hesse, 1926 (1 вид), *Caucasolimax* Likharev et Wiktor, 1980 (1 вид), *Metalimax*

Simroth, 1896 (2 вида), *Boreolestes* Clessin, 1887(1 вид), *Khostalestes* Suvorov, 2003 (1 вид), *Lesticulus* Schileyko, 1988 (1 вид), *Troglolestes* Liovushkin et Matiokin, 1965 (1 вид), *Diodontella* Lindholm, 1929 (2 вида), *Fruticocampylaea* Kobelt, 1871 (2 вида), *Hugrohelicoptis* Schileyko, 1978 (1 вид), *Karabaghia* Lindholm, 1927 (1 вид), *Kokotschashvilia* Hudec et Lezhawa, 1969 (6 видов), *Shileykoia* Hudec, 1969 (1 вид), *Teberdinia* Schileyko, 1978 (1 вид).

Бросается в глаза другая закономерность соотношения родов в тетийской фауне наземных моллюсков, а именно явное преобладание западно-тетийской группы родов и видов (табл. 21) на фоне неплохой представленности восточного комплекса (табл. 22).

Таблица 21

Состав и объемы западно-тетийских родов наземных моллюсков

Table 21

Composition and number of Western Tethys genera of land snails

Роды / Genera	AG	SP	IT	AL	BH	BU	CR	GR	MC	RO	SL	YU	Crimea
173 рода 173 genera	36	128	160	80	30	31	62	123	27	77	31	58	5

Таблица 22

Состав и объемы восточно-тетийских родов наземных моллюсков

Table 22

Composition and number of Eastern Tethys genera of land snails

Роды / Genera	TR	LE	SY	SA	IN	AF	KZ	KI	TM	TD	UZ
50 родов 50 genera	46	0	3	0	14	17	40	58	18	20	38

Отметим, что влияние указанных выше групп родов на фауну (естественно, и на процесс ее формирования или вероятных путей формирования) различные, сохраняя

общую восточную тенденцию (табл. 23-24), и достаточно «скромная» по сравнению с другими группами роль общететийских родов.

Таблица 23

Состав и объёмы западно-тетийских родов наземных моллюсков, заходящих на Кавказ

Table 23

Composition and number of Western Tethys genera of land snails entering the Caucasus

Роды / Genera	AG	SP	IT	AL	BH	BU	CR	GR	MC	RO	SL	YU	Crimea	Caucasus
9 родов 9 genera	4	15	17	10	5	10	13	5	2	11	3	10	7	12



Таблица 24

Состав и объёмы восточно-тетийских родов наземных моллюсков,
заходящих на Кавказ

Table 24

Composition and number of the Eastern Tethys genera of land snails entering the Caucasus

Роды / Genera	Caucasus	TR	LE	SY	SA	IN	AF	KZ	KI	TM	TD	UZ
39 родов 39 genera	98	75	3	8	0	20	3	5	4	8	6	3

Приведённые выше материалы имеют, в общем, статистический характер и поэтому отметим некоторые детали и пояснения.

1. Особым богатством, разнообразием и сложностью состава биологического разнообразия, особенно эндемичной фауной отличаются горы.

Основу фауны составляют многочисленные эндемичные виды из соответствующих эндемичных и субэндемичных родов или подродов, относящихся к родам с широкими ареалами. Особенно это свойственно Большому Кавказу – бывшему физическому острову океана Тетис, а ныне экологический остров с сохранением обостренных островных особенностей видоформообразовательными системами (например, Carabus, Bembidion, Trechus, Pterostichus, Blaps, Nalaeus, Coliopsis, Potosia, Ampedus и др.). Безусловно, прекрасной иллюстрацией горной изоляции служат такие хорошо дифференцированные роды, как Prozodes, Dissonomus, Alphasida, Pimelia, Pachychila, Oodescelis, Bioramix и др.

2. Весьма своеобразна и крайне специализирована пустынно-степная фауна. И здесь мы имеем обилие эндемичных комплексов, включающих как виды, так и надвидовые таксоны. Причины такого обилия и высокого уровня эндемизма сообществ следует искать не в миграционных процессах, а признавая ее древность.

3. Несколько менее интересны, менее многочисленны эндемиками пустынно-степные комплексы с плотными почвами и нижний пояс предгорий, где помимо отмеченных эндемичных, субэндемичных кавказских видов, очень многочисленны комплексы общие для близлежащих территорий.

4. Морские побережья – один из наиболее типичных островных биотопов,

густонаселенных разными животными, среди которых находят себе место и насекомые. Энтомофауна морских побережий, особенно супралиторали, весьма своеобразна и состоит в значительной степени из специализированных видов, ведущих большей частью скрытый образ жизни.

Под влиянием морской изоляции и специфических условий существования на островах протекают процессы видообразования у всех групп организмов, в том числе и у беспозвоночных и растений.

Разнообразие солёности в пространстве Каспийского моря, широкие масштабы его варьирования во времени, большое разнообразие температурных условий в течение года и в целом высокая открытость экосистем определяет широкие возможности для вселения новых видов, возможно влекущих и структурные преобразования экосистем. В результате общее число всех автохтонных, средиземноморских и арктических видов, обитающих в Каспии, составляет 367 видов. Из них автохтонная фауна составляет 88% (323 вида без простейших).

Причинная интерпретация автохтонных тенденций и, как следствие этого, высокий уровень эндемизма таксонов водной биоты не вызывает особых затруднений.

Несколько иначе обстоит дело с пониманием и объяснением картины эндемизма прибрежных и, особенно, островных таксонов (табл. 25). Современный фаунистический или флористический статус новых для науки видов должен быть признан эндемичным. В данной группе видов выявлены таксоны видового и подвидового ранга. Формирование и эволюционная стабилизация таких таксонов требуют время достаточное для появления диагностически значимых признаков.



Таблица 25

Сводная таблица видового разнообразия прибрежных и островных экосистем
Северо-Западного Каспия, собранного в ходе научно-исследовательских экспедиций
Института экологии и устойчивого развития ДГУ

Table 25

Summary table of species diversity of the coastal and island ecosystems of the North-Western
Caspian, designed during research expeditions (Institute of Ecology and Sustainable Development,
Dagestan State University)

No	Семейства Families	Кол-во под- семейств / триб Number of subfamilies / tribes	Кол-во родов Number of genera	Кол-во Видов Number of species	Новые для науки New to science	Новые для России New for Russia
1.	Чернотелки (Coleoptera, Tenebrionidae)	38	127	341	1 вид 1 species	
2.	Совки (Lepidoptera, Noctuidae)	29	279	902		1 вид, 1 подсемейств, 1 род 1 species, 1 sub- family, 1 genus
3.	Жужелицы (Coleoptera, Carabidae)	-	98	608		1 род 1 genus
4.	Пауки (Aranei)	-	131	290	2 вида 2 species	
5.	Щелкуны (Coleoptera, Elateridae)	-	6	12	-	
6.	Панцирные клещи (Acariformes, Oribatida)	-	39	49	2 вида 2 species	
8.	Долгоносики (Coleoptera, Curculionidae)	14/50	127	318	-	
9.	Прямкрылые (Orthoptera)	6	24	30	-	
10.	Пластинчатоусые (Coleoptera, Scarabaeidae)	-	133	363		1 вид, 1 подвида 1 species, 1 subspecies
11.	Высшие растения (Cormophyta)	49	186	269	1 вид 1 species	2 вида 2 species
	Всего: / Total:	122	1150	3182		

Безусловно, то, что современная конфигурация ареалов таксонов прибрежной и островной биоты Среднего Каспия обусловлена масштабами и временной продолжительностью трансгрессивно-регрессивных циклов моря, и причинами, предопределяющими направление этих событий. В соответствии с характером этих циклов происходило изменение видового состава и структур-

ной организации прибрежно-островных сообществ.

В сохранении и коэволюционном развитии этой уникальной фауны Каспия, важную буферную роль сыграл Средний Каспий, который, начиная с уровня -38 метров до -50, сохраняет примерно одинаковую конфигурацию водной поверхности. Не очень сильно меняется конфигурация водной



поверхности и при уровне -100 м и даже при -150 м.

Ниже (рис. 18-25) представлены конфигурации водной поверхности моря на раз-

ных отметках снижения его уровня и его изменения территории прибрежных и островных экосистем [23].



Рис. 18. Конфигурация водной поверхности моря на уровне -10 м

Fig. 18. The configuration of the water surface sea level -10 m



Рис. 19. Конфигурация водной поверхности моря на уровне -20 м

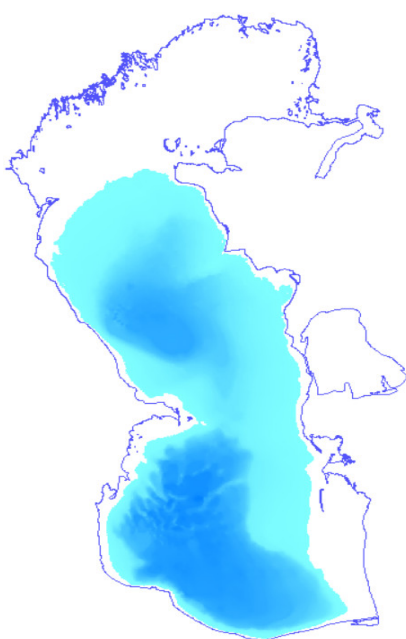
Fig. 19. The configuration of the water surface sea level -20 m



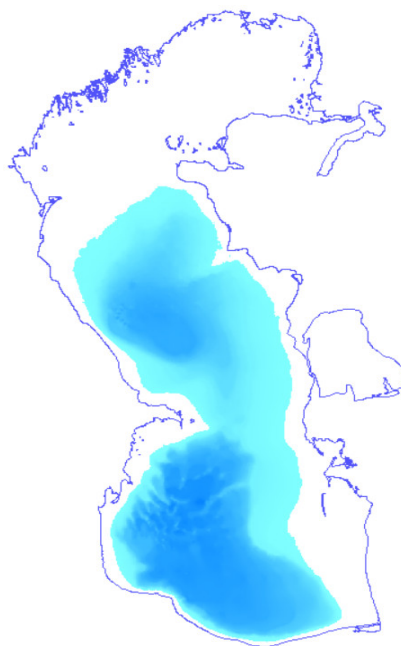
Рис. 20. Конфигурация водной поверхности моря на уровне -35 м
Fig. 20. The configuration of the water surface sea level -35 m



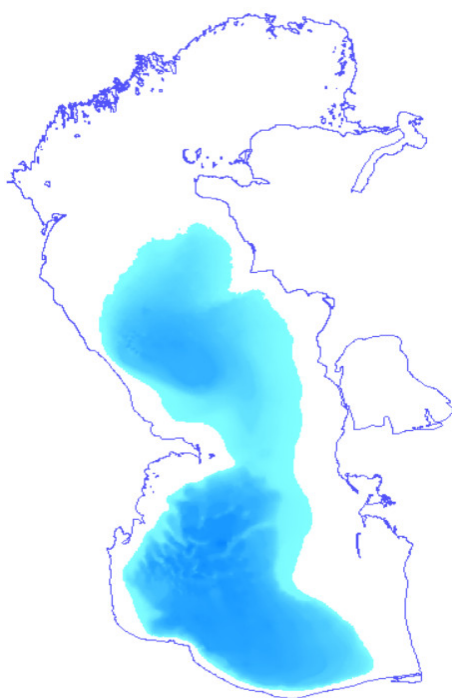
Рис. 21. Конфигурация водной поверхности моря на уровне -38 м
Fig. 21. The configuration of the water surface sea level -38 m



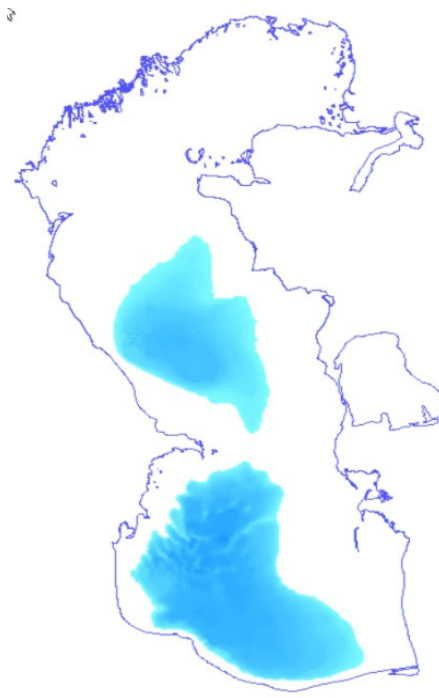
**Рис. 22. Конфигурация водной
поверхности моря на уровне -50 м**
**Fig. 22. The configuration of the water surface
sea level -50 m**



**Рис. 23. Конфигурация водной
поверхности моря на уровне -70 м**
**Fig. 23. The configuration of the water surface
sea level -70 m**



**Рис. 24. Конфигурация водной
поверхности моря на уровне -100 м**
**Fig. 24. The configuration of the water surface
sea level -100 m**



**Рис. 25. Конфигурация водной
поверхности моря на уровне -150 м**
**Fig. 25. The configuration of the water surface
sea level -150 m**



Следует отметить, что основное ядро островных биот Каспийского моря составляют континентальные виды и близкие к ним формы, а в ряде случаев обнаруживается расщепление родительских видов. Авторы обсуждали данный вопрос, говоря об изменениях жизненных форм (конечности у жесткокрылых) [24]. Подчеркивая древность этих процессов, начавшихся на прибрежных и островных экосистемах океана Тетис, заодно отметим, что полученные материалы представляют большой интерес в фаунистическом, экологическом и зоогеографическом отношениях, он имеет существенное значение

и для решения некоторых общих теоретических вопросов, касающихся становления экосистем, видообразования, эволюции определенных фаунистических и флористических комплексов, и наконец, для объяснения происхождения островной биоты и ее возраста.

Архисущественным для понимания закономерностей состава наземной фауны Тетийской пустынно-степной области Палеарктики и место в ней кавказской биоты является анализ **общететийских родов** модельных групп (табл. 26-31), рассмотренных нами выше.

Таблица 26

Общететийские роды жуков и их объемы (156 родов из 328)

Table 26

Common Tethys genera of the ground beetles and their number (156 genera out of 328)

Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Алжир / Algeria	483
Испания / Spain	1136
Италия / Italy	1324
Албания / Albania	383
Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	629
Болгария / Bulgaria	708
Хорватия / Croatia	544
Греция / Greece	788
Македония / Macedonia	353
Румыния / Romania	637
Словения / Slovenia	470
Югославия / Yugoslavia	610
Крым / Crimea	349
Кавказ / Caucasus	1494

Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Турция / Turkey	1302
Ливан / Lebanon	144
Сирия / Syria	332
Саудовская Аравия / Saudi Arabia	109
Иран / Iran	616
Афганистан / Afghanistan	305
Казахстан / Kazakhstan	927
Киргизия / Kyrgyzstan	578
Туркменистан / Turkmenistan	375
Таджикистан / Tajikistan	375
Узбекистан / Uzbekistan	421

Таблица 27

Общететийские роды чернотелок и их объемы (145 родов из 378)

Table 27

Common Tethys genera of the darkling beetles and their number (145 genera out of 378)

Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Алжир / Algeria	430
Испания / Spain	552
Италия / Italy	357
Албания / Albania	76
Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	82
Болгария / Bulgaria	117
Хорватия / Croatia	144
Греция / Greece	432
Македония / Macedonia	45
Румыния / Romania	129

Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Словения / Slovenia	54
Югославия / Yugoslavia	51
Крым / Crimea	47
Кавказ / Caucasus	338
Турция / Turkey	547
Ливан / Lebanon	84
Сирия / Syria	213
Саудовская Аравия / Saudi Arabia	178
Иран / Iran	413
Афганистан /	264



Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Afghanistan	
Казахстан / Kazakhstan	259
Киргизия / Kyrgyzstan	105
Туркменистан / Turkmenistan	229

Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Таджикистан / Tajikistan	152
Узбекистан / Uzbekistan	256

Таблица 28

Общетеетийские роды пластинчатоусых жуков и их объемы (134 рода из 263)

Table 28

Common Tethys genera of the dung beetles and their number (134 genera out of 263)

Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Алжир / Algeria	258
Испания / Spain	305
Италия / Italy	323
Албания / Albania	146
Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	166
Болгария / Bulgaria	219
Хорватия / Croatia	202
Греция / Greece	328
Македония / Macedonia	159
Румыния / Romania	204
Словения / Slovenia	147
Югославия / Yugoslavia	200
Крым / Crimea	151
Кавказ / Caucasus	381
Турция / Turkey	510

Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Ливан / Lebanon	128
Сирия / Syria	243
Саудовская Аравия / Saudi Arabia	103
Иран / Iran	381
Афганистан / Afghanistan	203
Казахстан / Kazakhstan	269
Киргизия / Kyrgyzstan	146
Туркменистан / Turkmenistan	234
Таджикистан / Tajikistan	145
Узбекистан / Uzbekistan	182

Таблица 29

Общетеетийские роды щелкунов и их объемы (72 рода из 112)

Table 29

Common Tethys genera of the click beetles and their number (72 genera out of 112)

Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Алжир / Algeria	163
Испания / Spain	220
Италия / Italy	237
Албания / Albania	51
Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	85
Болгария / Bulgaria	158
Хорватия / Croatia	112
Греция / Greece	213
Македония / Macedonia	63
Румыния / Romania	155
Словения / Slovenia	116
Югославия / Yugoslavia	71
Крым / Crimea	3

Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Кавказ / Caucasus	285
Турция / Turkey	371
Ливан / Lebanon	18
Сирия / Syria	79
Саудовская Аравия / Saudi Arabia	32
Иран / Iran	149
Афганистан / Afghanistan	34
Казахстан / Kazakhstan	126
Киргизия / Kyrgyzstan	95
Туркменистан / Turkmenistan	90
Таджикистан / Tajikistan	87
Узбекистан / Uzbekistan	73



Таблица 30

Общетеийские рода наземных моллюсков и их объемы (123 рода из 429)

Table 30

Common Tethys genera of the terrestrial mollusks and their number (123 genera out of 429)

Страны / Countries	Количество видов / Number of species	Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Алжир / Algeria	66	Ливан / Lebanon	42
Испания / Spain	183	Сирия / Syria	68
Италия / Italy	293	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	19
Албания / Albania	194	Иран / Iran	66
Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	72	Афганистан / Afghanistan	36
Болгария / Bulgaria	154	Казахстан / Kazakhstan	91
Хорватия / Croatia	152	Киргизия / Kyrgyzstan	98
Греция / Greece	459	Туркменистан / Turkmenistan	58
Македония / Macedonia	85	Таджикистан / Tajikistan	60
Румыния / Romania	133	Узбекистан / Uzbekistan	83
Словения / Slovenia	71		
Югославия / Yugoslavia	107		
Крым / Crimea	86		
Кавказ / Caucasus	196		
Турция / Turkey	391		

Таблица 31

Общетеийские рода панцирных клещей и их объемы (90 родов из 381)

Table 31

Common Tethys genera of the oribatid mites and their number (90 genera out of 381)

Страны / Countries	Количество видов / Number of species	Страны / Countries	Количество видов / Number of species
Алжир / Algeria	3	Крым / Crimea	12
Испания / Spain	99	Кавказ / Caucasus	503
Италия / Italy	30	Турция / Turkey	44
Албания / Albania	5	Ливан / Lebanon	3
Босния и Герцеговина / Bosnia and Herzegovina	3	Сирия / Syria	
Болгария / Bulgaria	3	Саудовская Аравия / Saudi Arabia	8
Хорватия / Croatia	2	Иран / Iran	120
Греция / Greece	28	Центральная Азия / Central Asia	46
Македония / Macedonia	1		
Румыния / Romania	48		
Словения / Slovenia	2		
Югославия / Yugoslavia			

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши материалы демонстрируют, что рассматриваемая фауна является фундаментом, сплетенной общетеийскими родами и видами, составляя единое целое – Те-

тийский пустынно-степной пояс Палеарктики, на фоне которого выделяются достаточно четко очерченные региональные комплексы с ярко выраженными эндемичными ядрами.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М.: Наука, 1982. 40 с.
2. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 1. Stenstrup: Apollo Books, 819 p.
3. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 3. Stenstrup: Apollo Books, 690 p.
4. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 4. Stenstrup: Apollo Books, 935 p.



5. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Stenstrup: Apollo Books, 670 p.
6. Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В. Определитель и каталог жуков-чернотелок. Москва, Изд-во КМК, 2011. 361 с.
7. Акрамовский Н.Н. Фауна Армянской ССР. Моллюски (Mollusca). Ереван: Изд. АН АрмССР, 1976. 268 с.
8. Лихарев И.М. Фауна СССР. Моллюски. Клаузилиды (Clausiliidae). 1962. Т. 3. вып. 4. М.; Л.: Изд. АН СССР. 317 с.
9. Лихарев И.М., Виктор А.И. Фауна СССР. Моллюски. Слизни *Gastropoda terrestria nuda*. 1980. Т. 3. вып. 5. М.-Л.: Изд. АН СССР. 438 с.
10. Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. Москва: КМК, 2005. 627 с.
11. Sysoev A., Shileyko A., Land snails and slugs of Russian and adjacent countries. Sofia-Moscow: Pensoft, 2009. 312 p.
12. Шилейко А.А. Фауна СССР. Моллюски. Наземные моллюски подсемейства Helicoidea. 1978. Т.3. вып.6. Л.: Наука, 384 с.
13. Шилейко А.А. Фауна СССР. Моллюски. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР. 1984. Т. 3. вып. 3. Л.: Наука, 399 с.
14. WMSDB (Worldwide mollusk species data base URL: <http://www.bagniliggia.it/WMSD/WMSDhome.htm> (дата обращения: 14.09.2016).
15. Крыжановский О.Л. Жуки-жужелицы рода *Carabus* Средней Азии. М.; Л.: изд-во «Наука», 1953. 135 с.
16. Яблоков-Хнзорян С.М. Опыт восстановления генезиса фауны жесткокрылых Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1961, 248 с.
17. Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., Абдурахманов А.Г., Иванушенко Ю.Ю., Даудова М.Г. Географические связи жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Тетийской пустынно-степной области Палеарктики с историческим обзором // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11, N3. С. 35-89. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-3-35-89
18. Fattorini S., Leo P., Salvati L. Biogeographical observations of the darkling beetles of the Aegean Islands (Coleoptera, Tenebrionidae). *Fragmenta Entomologica*. 1999, vol. 31, no. 2, pp. 339–375.
19. Condamine F.L., Soldati L., Clamens A.-L., Rasplus J.-Y., Kergoat G.J. Diversification patterns and processes of wingless endemic insects in the Mediterranean Basin: historical biogeography of the genus *Blaps* (Coleoptera: Tenebrionidae) // *Journal of Biogeography*. 2013. Vol. 40, iss. 10. P. 1899–1913.
20. Popov N.P., Shcherba I.G. Stolyarov A.S. Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys. Moscow – Frankfurt am Main: Paleontological Institute RAS – Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, 2004. 51 pl.
21. Крыжановский О.Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.; Л.: Наука, 1965. 419 с.
22. 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.
23. 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
24. 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. 11, N 2, С. 9-31. DOI: 10.18470/1992-1098-2016-2-9-31

REFERENCES

1. Shimanskii V.N., Solov'ev A.N. *Rubezh mezozoya i kainozoya v razvitii organicheskogo mira* [The boundary of the Mesozoic and Cenozoic in the development of the organic world]. Moscow, Nauka Publ., 1982. 40 p. (In Russian)
2. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 1. Stenstrup: Apollo Books, 819 p.
3. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 3. Stenstrup: Apollo Books, 690 p.
4. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 4. Stenstrup: Apollo Books, 935 p.
5. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 5. Stenstrup: Apollo Books, 670 p.
6. Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V. *Opredelitel' i katalog zhukov-chernotelok* (Coleoptera: Tenebrionidae. str.) Kavkaza i yuga evropeyskoy chasti Rossii [Keys and catalogue to darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae. str.) of the Caucasus and South of European part of Russia]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2011, 361 p. (In Russian).
7. Akramovskii N.N. *Fauna Armyanskoi SSR. Mollyuski (Mollusca)* [The fauna of the Armenian SSR. Mollusks (Mollusca)]. Yerevan, AN ArmSSR Publ., 1976. 268 p.
8. Likharev I.M. *Fauna SSSR. Mollyuski. Klauziliidy (Clausiliidae)* [Fauna of the USSR. Molluscs. Clausiliidae]. Moscow, Leningrad, 1962, Vol.3, iss.4. AN SSSR Publ., 317 p.
9. Likharev I.M., Viktor A.I. *Fauna SSSR. Mollyuski. Slizni Gastropoda terrestria nuda* [Fauna of the USSR.



- Molluscs. Sludge Gastropoda terrestria nuda]. 1980. vol. 3. iss. 5. AN SSSR Publ., 438 p.
10. Kantor Yu.I., Sysoev A.V. *Katalog mollyuskov Rossii i sopredel'nykh stran* [Catalog of mollusks of Russia and neighboring countries]. Moscow, KMK Publ., 2005. 627 p.
11. Sysoev A., Shileyko A., Land snails and slugs of Russian and adjacent countries. Sofia-Moscow, Pensoft, 2009. 312 p.
12. Shileiko A.A. *Fauna SSSR. Mollyuski. Nazemnye mollyuski podsemeistva Helicoidea* [Fauna of the USSR. Molluscs. Ground mollusks of the subfamily Helicoidea]. Moscow, Nauka Publ., 1978. vol. 3. iss.6. 384 p.
13. Shileiko A.A. *Fauna SSSR. Mollyuski. Nazemnye mollyuski podotryada Pupillina fauny SSSR* [Fauna of the USSR. Molluscs. Terrestrial mollusks of the suborder Pupillina of the USSR fauna]. Leningrad, Nauka Publ., 1984. vol. 3. iss. 3. 399 p.
14. WMSDB (Worldwide mollusk species data base. Available at: <http://www.bagniliggia.it/WMSD/WMSDhome.htm> (accessed 14.09.2016).
15. Kryzhanovskii O.L. *Zhuki-zhuzhelitsy roda Carabus Srednei Azii* [Ground beetles of the genus Carabus of Central Asia]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1953, 135 p. (In Russian)
16. Yablokov-Khnzoryan S.M. Opyt vosstanovleniya genezisa fauny zhestkokrylykh Armenii [Experience in restoring the genesis of the coleopteran fauna of Armenia]. Yerevan, Academy of Sciences of the Armenian SSR Publ., 1961, 248 p.
17. Abdurakhmanov G.M., Nabozhenko M.V., Abdurakhmanov A.G., Ivanushenko Yu.Yu., Daudova M.G. Geographic relations of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) of the Palaearctic Tethys desert-steppe region with the historical review. *South of Russia: ecology, development*. 2016, vol. 11, no. 3, pp. 35-89. (In Russian). DOI: 10.18470/1992-1098-2016-3-35-89
18. Fattorini S., Leo P., Salvati L. Biogeographical observations of the darkling beetles of the Aegean Islands (Coleoptera, Tenebrionidae). *Fragmenta Entomologica*. 1999. Vol. 31, No. 2. 339–375 pp.
19. Condamine F.L., Soldati L., Clamens A.-L., Rasplus J.-Y., Kergoat G.J. Diversification patterns and processes of wingless endemic insects in the Mediterranean Basin: historical biogeography of the genus *Blaps* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Biogeography*. 2013. Vol. 40, iss. 10. 1899–1913 pp.
20. Popov N.P., Shcherba I.G. Stolyarov A.S. Lithological-Paleogeographic maps of Paratethys. Moscow – Frankfurt am Main: Paleontological Institute RAS – Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, 2004. 51 pl.
21. Kryzhanovskiy O.L. *Sostav i proiskhozhdenie nazemnoy fauny Sredney Azii (glavnym obrazom na materiale pozhestkokrylym nasekomym)* [Composition and origin of terrestrial fauna of Middle Asia (based on material of beetles)]. Moscow – Leningrad, Nauka Publ., 1965, 419 p. (In Russian).
22. Kryzhanovskiy 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).
23. 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
24. 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 Tethys 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

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, Дагестанский государственный университет; ул. Дахадаева, 21, г. Махачкала, 367001 Россия. E-mail: abgairbeg@rambler.ru

Максим В. Набоженко – к.б.н., ведущий научный сотрудник ПИБР ДНЦ РАН и доцент кафедры биологии и биоразнообразия Института экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, Махачкала, Россия.

Абдурахман Г. Абдурахманов – член-корреспондент РЭА, к.б.н., доцент кафедры рекреационной географии и устойчивого развития, Ин-

AUTHORS 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. 21 Dakhadaeva st., Makhachkala, 367001 Russia.

E-mail: abgairbeg@rambler.ru

Maxim V. Nabozhenko – Ph.D., leading scientific researcher of Caspian Institute of Biological Resources RAS, Associate professor of the department of biology and biodiversity of Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University. Makhachkala, Russia.

Abdurakhman G. Abdurakhmanov – corresponding member of REA, Ph.D., Associate professor of the department of recreation geography and sustainable devel-



ститут экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, г. Махачкала, Россия.

Абдуламид А. Теймуров – член-корреспондент РЭА, к.б.н., доцент кафедры биологии и биоразнообразия Института Экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, г. Махачкала, Россия.

Азиза Г. Гасангаджиева – д.б.н., профессор кафедры биологии и биоразнообразия Института экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, г. Махачкала, Россия.

Алимурад А. Гаджиев – член-корреспондент РЭА, к.б.н., доцент кафедры экологии Института экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, г. Махачкала, Россия.

Мадина Г. Даудова – член-корреспондент РЭА, к.б.н., доцент кафедры биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, г. Махачкала, Россия.

Мадина З. Магомедова – член-корреспондент РЭА, к.б.н., доцент кафедры экологии Дагестанского государственного университета; м.н.с. лаборатории экологии животных Прикаспийского института биологических ресурсов ДНЦ РАН, г. Махачкала, Россия.

Юлия Ю. Иванушенко – аспирант кафедры биологии и биоразнообразия, Институт экологии и устойчивого развития Дагестанского государственного университета, г. Махачкала, Россия.

Сабина М. Клычева – докторант кафедры биологии и биоразнообразия, Дагестанский государственный университет, г. Махачкала, Россия.

Критерии авторства

Гайирбег М. Абдурахманов сформулировал концепцию, написал большую часть текста. Максим В. Набоженко, Абдуламид А. Теймуров, Абдурахман Г. Абдурахманов, Азиза Г. Гасангаджиева и Алимурад А. Гаджиев принимали участие в разработке концепции и написали часть текста. Мадина Г. Даудова, Мадина З. Магомедова, Юлия Ю. Иванушенко и Сабина М. Клычева составили таблицы, сделали кладистический анализ, оформили часть иллюстраций и подготовили рукопись к опубликованию в соответствии с правилами журнала. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата и других неэтических проблем.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила 11.01.2017
Принята в печать 27.02.2017

opment, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

Abdulgamid A. Teymurov – corresponding member of REA, Ph.D., Associate Professor of the department of biology and biodiversity of the Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

Aziza G. Gasangadzhieva – Doctor of Biological Sciences, professor of the department of biology and biodiversity of Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University. Makhachkala, Russia.

Alimurad A. Gadzhiev – Ph.D., Associate Professor of the department of ecology of the Dagestan State University, corresponding member of REA, Makhachkala, Russia.

Madina G. Daudova – corresponding member of REA, Ph.D., Associate professor of the department of biology and biodiversity of Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

Madina Z. Magomedova – corresponding member of REA, Ph.D., Assistant professor of the Department Ecology Dagestan State University; Junior research worker of the Laboratory of Animal Ecology Pre-Caspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia.

Yuliya Yu Ivanushenko – postgraduate of Department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

Sabina M. Klycheva – Doctoral student of Department of biology and biodiversity, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University, Makhachkala, Russia.

Contribution

Gayirbeg M. Abdurakhmanov formulated the concept. Maxim V. Nabozhenko, Abdulgamid A. Teymurov, Abdurakhman G. Abdurakhmanov, Aziza G. Gasangadzhieva and Alimurad A. Gadzhiev participated in the creation of the concept. Madina G. Daudova, Madina Z. Magomedova, Yulia Yu. Ivanushenko and Sabina M. Klycheva made tables, conducted cladistic analysis, created illustrations and prepared the manuscript for publication in accordance with the rules of the journal. All authors are equally responsible for avoiding the plagiarism and other unethical problems.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Received 11.01.2017
Accepted for publication 27.02.2017