

С. М. Яблоков-Кизурян

ОПЫТ ВОССТАНОВЛЕНИЯ
ГЕНЕЗИСА ФАУНЫ
ЖЕСТКОКРЫЛЫХ
АРМЕНИИ

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԳԵՄԻԱ
ԿԵՆԴՐԱՆԱՐԱՆԱԿԱՆ ԻՆՍՏԻՏՈՒՏ

Ս. Մ. ՅԱԲԼՈՎՈՎ-ԽՆԶՈՐՅԱՆ

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԱՐԿՐԱԹԵՎԱՎՈՐՆԵՐԻ
ՓԱՌԻՆԱՅԻ
ԳԵՆԵԶԻՍԻ ՎԵՐԱԿԱՆԻՆՄԱՆ ՓՈՐՁ

ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՌ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԳԵՄԻԱՅԻ ՀՐԱՏԱՐԱԿԶՈՒԹՅՈՒՆ
ԵՐԵՎԱՆ 1961

АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

С. М. ЯБЛОКОВ-ХНЗОРИАН

ОПЫТ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ГЕНЕЗИСА
ФАУНЫ
ЖЕСТКОКРЫЛЫХ АРМЕНИИ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР
ЕРЕВАН 1961

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Академии наук Армянской ССР

Книга представляет попытку выяснения генезиса сравнительно крупного элемента энтомофауны (более 3000 видов) определенной территории (Армянской ССР) и использует метод анализа, до сих пор не применявшийся в зоогеографии, с широким привлечением палеогеографических данных.

Она может быть полезной всем биологам, интересующимся вопросами зоогеографии, генезиса фаун или биоценологией, в особенности энтомологам, специалистам по жесткокрылым.

ПРЕДИСЛОВИЕ

«Ни морфология со своим блестящим и плодотворным сравнительным методом, ни физиология со своим еще более могущественным методом, не покрывают всей области биологии, не исчерпывают ее задач, и та и другая ищут дополнения в методе историческом».

Тимирязев*

До сих пор насекомые жесткокрылые мало использовались для целей зоогеографического анализа, несмотря на то, что в этом отношении они представляют очень большой интерес, в частности из-за богатства их видового состава. По сегодняшний день описано более трехсот тысяч видов жесткокрылых, следовательно, больше, чем в любом другом отряде животных; они более чем вдвое многочисленнее всех высших растений, а также более многочисленны, чем все прочие животные и растения вместе взятые, не считая насекомых. Это обилие форм создает возможность для гораздо более подробного зоогеографического анализа по жесткокрылым, чем по любой другой группе живых существ.

Но этим далеко не исчерпывается ценность этого отряда для зоогеографического анализа. Большая древность жесткокрылых, насчитывающих виды, сохранившиеся неизменными от палеогена до наших дней, иногда в пределах одного и того же ареала; их удивительная экологическая пластичность, позволившая им заселить все наземные биотопы, где только возможна жизнь, при одновременной, иногда чрезвычайно резкой степобионтности многих видов, обилие узко распространенных эндемиков—все это ряд свойств, обеспечивающих жесткокрылым привилегированное положение в глазах зоогеографа.

* Тимирязев К. А. 1943. Исторический метод в биологии. Изд. АН СССР, М.—Л., стр. 38.

Эти свойства вполне сохраняют свою ценность и при изучении небольшой территории, как, например, Армянской ССР, отличающейся исключительным разнообразием биотопов, чем оправдывается существенный научный интерес зоогеографического изучения этой страны.

Эти соображения побудили нас произвести анализ фауны жесткокрылых Армении и попробовать сделать вытекающие отсюда выводы.

Однако эта работа была связана с преодолением некоторых трудностей. Так, видовой состав жесткокрылых Армении был далеко не выявлен. Поэтому первой нашей задачей было составление каталога этой фауны. Для выяснения видового состава мы использовали все сборы, которые оказались нам доступными, в первую очередь коллекции Зоологического института АН Армянской ССР, а также материалы, хранящиеся в Секторе защиты растений АН Армянской ССР и в Государственном университете в Ереване. Поскольку эти сборы были произведены, в основном, случайными коллекторами и состояли почти исключительно из сравнительно крупных видов, они представляют лишь небольшую часть нашей фауны жесткокрылых. Мы также использовали все известные нам литературные данные, но эти последние немногочисленны, а иногда и недостаточно надежны; в частности, в прошлом многие, в особенности иностранные, коллекторы указывали на местонахождения видов очень приближенно. Так, есть немало видов с «Кавказа» или из «Армении», которые не встречаются в пределах СССР. Поэтому сводка, составленная нами с помощью перечисленных источников, оказалась недостаточной для установления видового состава фауны Армении. Для выяснения этого вопроса нами были предприняты многочисленные экспедиции во все районы Армении, а также в НахАССР, с 1948 по 1959 г. Площади обследованных местностей затушеваны на приложенной карте.

Собранный материал (более 3200 видов) и послужил основным фондом для нашего каталога, который, однако, представляет, вероятно, не более 80% фауны Армении.

Но собранный материал потребовалось определить. Для этого мы широко использовали коллекции Зоологического института АН СССР в Ленинграде, материалы музея Грузии, Зоологического института АН Армянской ССР, нашу собственную коллекцию и всю систематическую литературу. Тем не менее, ряд видов не смог быть определен с достаточной точностью и не учтен в нашей работе.

Выяснив видовой состав интересовавшей нас фауны, мы подвергли его зоогеографическому анализу. Этот вопрос можно было разрешить разными методами. Так, одной из целей зоогеографического анализа является районирование территории. Армянская ССР уже не раз подвергалась такому районированию как зоо-, так и фитогеографами. Попробовав, в свою очередь, разработать схему районирования Армении, мы очень быстро убедились в ее почти полном тождестве со схемой А. Л. Тахтаджяна для флоры, причем те незначительные расхождения, кото-

рые обнаруживались между обеими схемами, можно было приписать недостаточной изученности нашей фауны жесткокрылых. В этих условиях мы сочли бесполезным установление новой схемы районирования Армении и приступили к разрешению последующего очередного вопроса зоогеографии—к выяснению генезиса фауны.

Вопрос «генетического» зоогеографического анализа уже давно привлекал внимание ученых, однако мы не знаем ни одной работы по энтомологии, которая в этом отношении могла бы, на наш взгляд, считаться удовлетворительной. В частности, работы наиболее авторитетных зарубежных ученых ограничиваются изучением систематического родства организмов, расселение которых из некоторого предполагаемого центра образования прослеживается с помощью более или менее удовлетворительных палеогеографических карт и с учетом материковых очертаний во время того или иного геологического периода или века. Такие построения, проведенные в полном отрыве от учета взаимодействий организма и среды, заведомо не могли разрешить поставленного вопроса, и поэтому не удивительно, что они нашли лишь ограниченное признание. Наряду с этим существует ряд ценных отечественных и зарубежных работ биоценологического характера, но они не разрешают зоогеографических вопросов, хотя некоторые интересные соображения в этом направлении были высказаны С. И. Медведевым на третьей Экологической конференции в 1954 г. Мы считаем, что только метод, предложенный Медведевым, позволяет учесть решающую роль условий среды на эволюцию организмов и в становлении фауны. Соответственно, в нашей работе анализ фауны жесткокрылых проведен с учетом биоценотической приуроченности каждого вида и его пищевых связей. Однако такой анализ сам по себе еще не дает объяснения становлению фауны, которое следует искать с помощью исторического фактора, т. е. принимая во внимание преобразование биоты за предшествующие геологические периоды. Этими простыми соображениями мы и руководствовались для выяснения генезиса фауны жесткокрылых Армянской ССР.

При выполнении этой работы мы пользовались советами и помощью доктора биологических наук профессора Андрея Алексеевича Яценко-Хмелевского, которому считаем приятным долгом выразить сердечную благодарность.

Нам также следует поблагодарить профессора Аршавира Амбарцумовича Габриеляна за ценные указания по геологии Армении и нескольких энтомологов, помогших определить ряд видов жесткокрылых, а именно: Л. В. Арнольди, за определение около 20 видов скосарей и родственных форм; А. В. Богачева, за определение 3 видов чернотелок; В. А. Заславского, за определение десятка видов долгоносиков; Я. Д. Киришенблата, за определение десятка видов коротконадкрылых; О. Л. Крыжановского, за определение трех видов журулиц; Н. Н. Плавильщикова, за определение двух видов дворовосеков.

Остальные виды наших сборов определены нами. Что же касается растений, о которых мы упоминаем в дальнейшем, то большинство из них было нам любезно определено Е. В. Аветисян и Я. И. Мулкиджяном, которых мы благодарим за оказанную помощь (наименование указанных ниже растений приводится согласно «Флоре Кавказа» акад. А. А. Гроссгейма).

КАРТА АРМЯНСКОЙ ССР
С УКАЗАНИЕМ МЕСТ СБОРОВ АВТОРА.



Места сборов зачернены.

АНАЛИЗ ФАУНЫ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ АРМЯНСКОЙ ССР

«Статистический метод, являющийся одним из основных для зоогеографического районирования, сохраняет свое важное значение и для фаунистического районирования».

С. И. Медведев*

ВВЕДЕНИЕ

Основателем зоогеографии можно считать Ч. Дарвина, который первый обратил внимание на своеобразие расселения некоторых животных, в частности наземных черепах, во время своего кругосветного плавания на корабле «Бигл»; тогда уже (в 1839 году) Дарвин отмечает невозможность объяснить распространение организмов одними экологическими соображениями, как это допускалось в то время, и указывает на необходимость изучить закономерности, определяющие заселение видами их ареалов. Однако сам Дарвин в дальнейшем не возвращался к этому предмету. С другой стороны, еще задолго до Дарвина многие ученые так или иначе затрагивали вопросы, связанные с зоогеографией. Еще в 1777 г. Циммерманн опубликовал капитальную работу, посвященную распространению животных. Годом позже вышла книга Ж. Л. Бюффона: «Эпохи природы», в которой также приводится большое количество данных по ареалам разных позвоночных. В 1844 г. А. Вагнер предложил разделить сушу на три пояса (северный, средний и южный) и восемь подобластей, учитывая распространение животных. В 1846 г. Э. Форбе распределил фауну и флору Британских островов на 5 групп, которым

* С. И. Медведев. 1954. Принципы эколого-фаунистического районирования. Третья экологическая конференция, Тезисы докладов, 164.

приписал разное происхождение. В 1853 г. профессор Пражского университета Л. Шмарда издал большую сводку по распространению животных, в которой устанавливал 30 зоогеографических областей. Однако первая попытка географического районирования мира, согласно пониманию современной зоогеографии, принадлежит английскому орнитологу Склетеру, который дал целостную зоогеографическую схему, исходя из учета распространения птиц (1858). В 1876 г. Уоллес (A. R. Wallace) использовал эту схему с изменениями в обширной работе по мировому распространению позвоночных, которая приобрела широкую известность. В дальнейшем новые изменения этой схемы были внесены тем же Склетером, Маршалом и др. Многие границы зон были передвинуты, намечился ряд подчиненных делений и т. д., но в общем основные деления, установленные Склетером, оказались правильными и сохранились до нынешнего времени. В 1887 г. к ним прибавилась еще зона Голарктики, выделенная Гейлприном (A. Neilprin), которого поразило сходство фауны Евразии и Северной Америки.

Основателем отечественной зоогеографии является Н. А. Северцов, значительно улучшивший и уточнивший существовавшие зоогеографические деления Палеарктики в своем классическом труде: «О зоологических областях внетропических частей нашего материка» (1877). Северцову принадлежит удачный почин выделения особой области, названной им Китайско-Гималайской (*aemodo-serica*), переименованной в 1898 г. А. П. Семеновым Тянь-Шанским в Палеанарктическую область (нынешняя Палеарктика).

В 1867 г. зоогеография сделала еще один значительный шаг вперед: Рютимайер (L. Rüttimeyer), изучая происхождение животных, пришел к заключению о наличии разновозрастных фаун, связанных каждая с определенной территорией и соответствующих разным геологическим эпохам. Так, он причислял к мезозою современную фауну Австралии, Антарктики и Огненной земли, к эоцену—фауну Мадагаскара и Эфиопии, к раннему миоцену—индийскую фауну, к позднему миоцену—неотропическую, к плиоцену—фауну Центральной Америки и Средиземноморья и к постплиоцену—голарктическую. Сегодня эти воззрения значительно устарели, но сам принцип гетерохронного развития фаун не только не оспаривается, но оказался плодотворным для понимания законов эволюции.

Большим успехом явилось сходство биогеографических схем, установленных для разных групп живых существ, и, в особенности, почти полная согласованность зоогеографических и фитогеографических районирований, нашедших блестящее отражение в известной карте растительности Энглера (1882), сильно напоминающей зоогеографические карты той же эпохи. Эта согласованность продолжает существовать и сегодня, как это можно увидеть путем сравнения современных работ советских зоогеографов и геоботаников, например, Бобринского, Зенкевича и Бирштейна (1946) по животному миру, с картой растительности Алехина (1944).

что лишней раз доказывает тесную зависимость живых существ от условий среды. После установления основных зоогеографических делений было приступлено к их раздроблению. В частности, дробление Палеарктики было в основном разработано отечественными зоогеографами, следовавшими по пути, намеченному Северцовым. В этом разрезе нам следует указать на работы А. Н. Бартенева (1933, 1934), акад. Л. С. Берга (1913), В. Л. Бианки (1913), акад. М. А. Мензбира по птицам (1882), В. Ошанина (1891, 1893), Н. Я. Кузнецова (1929) по чешуекрылым, акад. П. П. Сушкина по птицам (1925, 1938), Б. А. Кузнецова (1950) по млекопитающим, А. В. Мартынова (1929) по ручейникам, Б. К. Штегмана (1938) по птицам Палеарктики и др. Особенно широкую известность приобрела схема А. П. Семенова Тянь-Шанского (1936), установившая пределы и подразделения Палеарктики на основании географического распределения насекомых жесткокрылых, работа, сохранившая всю свою ценность и по сегодняшний день и являющаяся одним из редких примеров использования насекомых для больших зоогеографических работ.

Наряду с зоологами, ботаники также провели значительную работу по установлению биогеографического районирования и, в частности, Кавказ подвергся в этом отношении исключительно тщательному изучению, намного опередившему здесь работы зоогеографов.

Однако по мере того, как продвигалось изучение ареалов, выявлялась недостаточность используемого метода для разрешения основной задачи зоогеографии: установления закономерностей, определяющих причины распространения того или иного вида. В самом деле, если биогеографические деления и отражали взаимосвязи живых существ со средой, они ни в коем случае не могли установить причин этих взаимосвязей. Поэтому скоро назрела необходимость создания отрасли науки, специально посвященной изучению этих взаимосвязей. Эта отрасль получила название биоценологии и развилась на основе понятия биоценоза.

В первый раз понятие о биоценозе было высказано в 1852 г., следовательно до зарождения зоогеографии как науки, московским профессором Рулье, который в своих публичных лекциях рекомендовал «исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных и исследовать их в постепенном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий», принцип, который впервые был применен Н. А. Северцовым в 1855 году.

Сам термин «биоценоз» был введен в науку в 1877 г. немецким зоологом Мебиусом (K. Möbius), изучавшим экологию устриц, а в отечественную—С. А. Зерновым, также в связи с изучением морской фауны (Черного моря). Однако этот термин из области гидробиологии быстро распространился в другие области зоологии и ботаники и скоро нашел общее признание. Таким образом, наряду с изучением распределения организмов в пространстве, было приступлено к изучению взаимосвязей видов, сожительствующих в одном сообществе. Но между этими двумя

научными дисциплинами оказалось необходимым установить связь. В этом направлении первые шаги были предприняты ботаниками, выработавшими схему общей классификации фитоценозов, которая была закреплена решением Интернационального конгресса в Брюсселе в 1910 г. Согласно этому решению, классификация ценозов учитывала три ступени, терминология которых была дана на французском и немецком языках. В 1917 г. В. Н. Сукачев предложил три параллельных термина на русском языке, а именно (в прогрессирующем порядке): сообщество (вместо station), ассоциация и формация (оба последних термина совпадают с соответствующими терминами на французском языке). Кроме этого, им же было предложено еще два термина для более общих группировок: фация и тип растительности. Однако как сами термины, так и соответствующие понятия далеко не нашли общего признания, и до сих пор не существует общепринятой системы классификации сообществ; только термин «формация» применяется широко и в определенном смысле. Этот вопрос еще усложняется при учете изменения фитоценоза с рельефом. Хорошо известно, что на горных склонах имеет место последовательное чередование ценозов, связанное с изменением микроклимата. Аналогичное явление наблюдается и в котловинах, где сообщества чередуются концентричными ярусами. Отечественным ботаником Н. А. Бушем для первого случая был предложен термин «этаж», а для второго «пояс». Но эти термины также не привились и заменяются у нас общим и расплывчатым термином зональности. Еще хуже обстоит дело у зоологов, где до сих пор ни одна из предложенных терминологий по классификации зооценозов не нашла сколько-нибудь широкого признания. Таким образом, вопрос классификации ценозов до сих пор еще не решен.

Также не решен вопрос возможности сочетания биоценологических и зоогеографических данных, и здесь также наблюдается значительное расхождение во мнениях.

Так, в 1946 г. И. В. Кожанчиков в свете изучения насекомых, в основном чешуекрылых, приходит к выводу, что «зоогеографические деления могут быть рассматриваемы как территории, имеющие общий тип экологических условий, определяемый по специфической реакции животных (их распространению). Они характеризуются общими чертами климатических условий и спецификой годичной динамики экологических факторов. Нет принципиальных различий для зоогеографических делений суши для разных групп животных, населяющих одну среду, но различия эти велики для животных, заселяющих разные среды (сушу, водную среду)». Мы видим, что в этом изложении роль исторического фактора игнорируется полностью. Однако давно уже К. А. Тимирязев, касаясь этого вопроса со свойственной ему продуманностью и всесторонностью, блестяще доказал решающее значение исторического фактора для понимания зоогеографических вопросов.

Интересно сравнить мнение Кожанчикова с воззрениями другого

специалиста по чешуекрылым, проф. Н. Я. Кузнецова, также много занимавшегося вопросами зоогеографии. В 1930 г., как и Кожанчиков, Кузнецов выдвигает на первое место экологический принцип: «только после того, как будут исчерпаны в своем применении эти методы объяснения географических факторов», т. е. расселения видов, «путем современных физико-биологических факторов станет возможным применение к вопросам зоогеографии метода исторического», пишет он со свойственной ему четкостью (стр. 62). Однако, взявшись в дальнейшем за анализ арктической фауны, он же был принужден убедиться в бесплодности своего подхода и пришел к заключению, что «историко-геологический метод всегда должен быть применен» (1938, стр. 30), так как «сводить все прошлые явления, особенно такие сложные, как явления биоценологические, к схемам, почерпнутым обязательно из современности, едва ли благоразумно» (там же). Более этого, в конце этой же работы Кузнецов стремится полностью освободиться от приемов классической зоогеографии и заключает, что «представление о зоогеографических областях получило ныне формалистический характер, носит признаки обветшалости и требует рациональной переработки» (там же, стр. 67). Заметим, что аналогичные воззрения высказывались у нас и раньше, например, Бартеневым или Мартыновым.

Что касается интересующего нас здесь вопроса: изучения фаунистического спектра небольшой, но крайне изменчивой и своеобразной территории, обладающей сильно расчлененным рельефом и богатой энтомофауной, то установление зоогеографического районирования согласно методу, предлагаемому Кожанчиковым, свело бы нашу схему к учету зональности и затушевало бы полностью историю становления нашей фауны. С другой стороны, геоботаническое изучение Армении привело проф. Тахтаджяна к районированию территории на базе биоценологического анализа. Наш анализ энтомофауны приводит нас опять-таки к выделению ценозов, как единственных естественных единиц группировки наших форм, следовательно, к такому же результату. Поэтому в этой главе мы попробуем произвести анализ видового состава наших биоценозов, а в последующих—восстановить историю их становления, так как, выражаясь словами акад. Б. А. Келлера, мы можем сказать, что биоценологические отношения (Келлер говорил это про фитоценологические отношения) вообще оказывали разнообразное и очень широкое влияние на эволюцию организмов (Келлер указывал только на растения) и на создание в этой эволюции особых крупных направлений (1938, стр. 12). Иными словами, мы видим в биоценологическом анализе ключ к познанию зоогеографических вопросов. В связи с этим подходом нам нужно уточнить наше понимание термина биоценоз и его изменчивости во времени и в пространстве.

Как известно, биоценоз есть сообщество живых существ, проживающих совместно на одной и той же территории (в биотопе) в одинако-

вых условиях среды и связанных между собой иногда очень сложными зависимостями. Мы можем высказаться еще яснее, присваивая биоценозу определение, данное акад. Сукачевым фитоценозу (1938, стр. 19), с соответствующими изменениями в терминологии, т. е.: под биоценозом надлежит понимать всякую совокупность организмов на данном однородном участке территории, находящуюся в состоянии взаимозависимости и характеризующуюся как определенным составом и строением, так и определенным взаимоотношением со средой. Эта взаимозависимость определяется тем, что организмы в биоценозе в той или иной степени ведут борьбу за существование из-за средств жизни и вместе с тем одни изменяют среду для существования других и иногда настолько, что этим определяется возможность существования известных организмов в биоценозе.

Важным вопросом является представление о ходе эволюции биоценозов. Известна зарубежная теория Клементса, приписывающая каждому биоценозу определенные условия среды—климакс,—всякое отклонение от которых приводит к срыву создавшегося равновесия и к разрушению самого ценоза. Таким образом, согласно этой своеобразной теории, организм оказывается как бы под властью двух противоречивых направлений: с одной стороны, он тяготеет к свойственному ему ценозу (консервативное направление), с другой, изменяется согласно общему закону эволюции и, следовательно, антагонистически по отношению к ценозу. Ясно, что такая концепция не только приводит науку в тупик, но еще запрещает изучать именно тот момент, который наиболее важен для понимания хода эволюции, а именно, изменение ценоза под воздействием внешней среды. Нет сомнения, что эта концепция значительно затормозила развитие учения о биоценозах. На самом деле ясно, что, поскольку биоценоз включает множество (тысячи) разных организмов, обладающих каждый своими специфическими требованиями к среде, то и эволюция ценоза приводит к его постоянному изменению, причем основная роль выпадает на эдификатора, ритм эволюции которого и будет определять ход развития ценоза в целом. Соответственно и положение каждого компонента в ценозе, ход эволюции которого будет протекать согласно его собственным возможностям и, следовательно, в большинстве случаев по-иному, чем для эдификатора, будет постоянно изменяться, причем некоторые популяции уменьшатся и станут «реликтовыми», а другие, наоборот, размножатся. Эти простые соображения объясняют интерес изучения всех форм, связанных с определенным ценозом, так как редкие виды сплошь и рядом помогут определить характер ценоза в прошлом и ход его эволюции.

Следует напомнить, что советская наука давно уже стремится изучить динамику развития ценозов. В этом разрезе акад. Сукачев различает три момента: сингенез (фазу создания ценоза), экогенез (фазу изменения ценоза в связи с им же преобразуемой собственной средой) и

филогенез (фазу длительного изменения ценоза в связи с изменением географической среды). Изучение этой фазы и является основной задачей нашей работы. При этом мы будем придерживаться методики, указанной С. И. Медведевым (1954) в его докладе о принципах эколого-фаунистического районирования на III экологической конференции.

Для нашего анализа мы попробовали распределить изучаемых нами жесткокрылых по биоценозам и выделить здесь естественные группировки, учитывая связи их с тем или иным растением или с определенными условиями среды, которые часто отражаются и на растительности; соответственно, некоторые из наших делений будут напоминать ярусы и синузии геоботаников. Однако экология многих наших видов изучена недостаточно и нам придется их включать в сборные группы; биоценотическая принадлежность некоторых видов нам осталась неизвестной; эти виды нами в этой главе не учитываются. Следует также заметить, что многие виды заселяют разные биотопы, а иногда и почти евритопны. Однако, как пишет Б. П. Уваров (1927, стр. 19), «точные наблюдения показывают, что среди нескольких стаций, в которых вид может встречаться, всегда можно выделить наиболее им предпочитаемые, где он наиболее многочислен и обычен»; это замечание Уварова относится к саранчовым, но, без сомнения, приложимо ко всем насекомым; соответственно, там, где это оказалось возможным мы приписали каждый вид к тому ценозу, где он наиболее обилен и характерен в условиях природы Армянской ССР, которая только одна принималась нами во внимание, хотя многие виды, связанные у нас с определенными стациями, в других странах заселяют иные биотопы, например, многие виды, встречаемые в Армении лишь в густом лесу, в таежной зоне мезофильны.

Каждая из рассматриваемых нами групп подвергается зоогеографическому анализу и соответственно разбивается на ряд группировок в зависимости от распространения каждого вида. Всего нами выделена 21 группировка, каждая из которых определена своим ареалом. Однако при распределении видов по ареалам нами принимались во внимание не только пределы ареала вида, но, по возможности, и его условия обитания. Так, нахождение какого-нибудь сравнительно холодолюбивого вида в горных массивах теплых широт нам представляется недостаточным для причисления его к фауне этих широт. В частности, в фауне Европы мы отличаем более холодолюбивую фауну, характерную для зоны листопадных лесов, от более теплолюбивой средиземноморской, хотя ареалы многих видов этих фаун значительно перекрываются, так как многие лесные формы встречаются очагами в горных лесах Средиземноморья, а теплолюбивые элементы встречаются местами в теплых микро-стациях много севернее их основного ареала. Иными словами, в распределении видов по группировкам мы старались придерживаться методики акад. Мензбира (1882), которая широко применяется отечественными учеными: она стремится объединить виды, приуроченные к сходным усло-

виям среды; согласно этой же методики за исходное неделимое нами принимался вид, а подвидовые деления не учитывались.

В самом деле, приравнение в зоогеографическом анализе видов и подвидов (а тем более подчиненных внутривидовых делений), как это часто делается в зарубежной литературе, мы считаем нецелесообразным, — ведь эти понятия неравноценны, и полученный результат неизбежно порочен, — а проведение двойного подсчета особо для видов и особо для подвидов настолько сложно, что до сих пор никем не предлагалось, да и возможности использования такого подсчета весьма неопределенные. Наконец, можно указать и на практические трудности проведения такого подсчета, так как внутривидовые деления большинства изучаемых нами видов либо не изучены вовсе, либо установлены лишь грубо приближенно. В частности, во многих случаях невозможно понять, имеем ли мы дело с подвидом или с морфой (вариететом).

Нами приняты следующие зоогеографические группировки:

1) Армянские эндемики, к которым мы относим виды, известные пока лишь из Армянской ССР и Нахичеванской АССР, иногда также из бывшей Каресской области и с южного берега Аракса.

2) Закавказские виды, общие Грузии и Армянской ССР (некоторые из этих видов заходят также в долину Чороха или в Амасию).

3) Восточнокавказские виды, общие Армянской ССР и Азербайджану (некоторые из этих видов заходят также в восточную Грузию).

4) Панакавказские эндемики, распространенные в пределах Предкавказья, Закавказья, Гирканской провинции, иногда также в северо-восточной Турции на восток от Эрзерума.

Следует указать, что эти четыре группировки не являются естественными и не согласуются с установленными зоогеографическими делениями Кавказа; к сожалению, мы вынуждены к ним прибегнуть из-за отсутствия достаточно точных данных об ареалах большинства изучаемых нами видов; в частности, мы включаем в группировку панакавказских эндемиков многие виды, которые, несомненно, распространены много уже и могли бы, вероятно, уложиться в одну из наших предшествующих группировок.

5) Гиркано-армянские виды, распространенные, кроме Армении, в Гирканской провинции Семенова-Тян-Шанского от Талыша до Копет-Дага, изредка и в восточном Азербайджане.

6) Ирано-закавказские виды, распространенные в южном Закавказье и в Иране.

7) Араатские виды, к которым мы относим формы, известные из Передней Азии, Армянской ССР и НахАССР и в остальных странах Закавказья не встречающиеся, за исключением нескольких районов, непосредственно прилегающих к Армении. Эта группа частично соответствует сумерийскому элементу Семенова-Тян-Шанского, хотя многие виды

встречаются в Малой Азии, следовательно, за пределами Сумерийской провинции.

8) Восточносредиземноморские виды, распространенные в восточном Средиземноморье от Италии до Ирана, в Крыму и на Кавказе.

9) Крымско-кавказские эндемики, общие Крыму и Кавказу. Хотя в армянской фауне таких видов немного, но мы их выделяем особо из-за своеобразия ареала.

10) Древнесредиземноморские виды, распространенные от западного Средиземноморья до Средней Азии.

11) Средиземноморские виды, распространенные в Средиземноморье и на Кавказе, иногда и севернее, но характерные для средиземноморской фауны.

12) Эгеидо-туранские виды, свойственные Средней Азии и восточному Средиземноморью, включая и Кавказ.

13) Степные виды, характерные для степной зоны СССР. На восток многие из этих видов проникают в Казахстан, иногда и восточнее, вплоть до северного Китая; на запад — до Западной Европы, иногда и в северо-западную Африку; многие виды известны из Малой Азии.

Основная характеристика этой группы — тяготение к степным или, по крайней мере, к открытым ландшафтам, причем сюда же мы относим несколько видов, имеющих сходный ареал, но связанных с редколесьем, в особенности с розовым. Можно допустить, что эта группа образовалась из общего степного очага, но в дальнейшем распространилась широко.

14) Южнопалеарктические виды, распространенные в Средиземноморье, на Кавказе, в Передней и Средней Азии, на юге Европейской части СССР, иногда также в Индии или в Палеарктике. От предыдущих эти виды отличаются большей термофильностью, поэтому они не характерны для степной зоны.

15) Западносредиземноморско-кавказские виды свойственны западному Средиземноморью, на запад от Италии, и Кавказу, иногда известны и из Малой Азии; эта группа немногочисленна, но характерна наличием большой дизъюнкции в ареале.

16) Европейские виды распространены широко по Европе, включая Кавказ, и характерны для зоны листопадных лесов. Некоторые из них заходят в Средиземноморье, но придерживаются горных массивов, другие проникают в западную Сибирь.

17) Среднеевропейско-кавказские виды в пределах СССР известны лишь с Кавказа, но распространены также в Западной Европе; для них характерна большая дизъюнкция в ареале, напоминающая дизъюнкцию 15-й группы, но расположенная севернее. Некоторые из этих видов известны из юго-западной Украины, другие — из Малой Азии или северо-западной Африки.

18) Европейско-сибирские виды распространены в Европе (вместе

с Кавказом), Сибири, иногда и в северной Палеарктике, изредка также в горах Средней Азии. Большинство из этих видов связано с лесом.

19) Палеарктические виды широко распространены в Палеарктике, по крайней мере западной. Сюда же мы включаем виды, известные из части Палеарктики и Неарктики, так как для многих из этих видов трудно установить, проникли ли они в Северную Америку с человеком или же принадлежали издавна к неарктической фауне. К этой же группе мы относим виды, распространенные по всей Евразии.

20) Широко распространенные виды, ареал которых выходит из пределов Голарктики. Сюда относятся ряд видов, широко распространенных в тропических странах или на островах. Многие из этих видов несомненно развезены человеком, но их исходное распространение не уточнено. Эта группа не может рассматриваться как естественная и является сборной, но ее последовательное расчленение наталкивается на неразрешимые трудности.

21) Особо мы выделим несколько видов, ареал которых настолько своеобразен, что заслуживает особого внимания, хотя в некоторых случаях эти виды и могли бы быть включены в предыдущие группировки.

Одним из наиболее ценных зоогеографических методов, в прошлом так блестяще примененным акад. П. П. Сушкиным для анализа орнитофауны Сибири, является изучение расхождений между действительным ареалом вида и тем, который этот вид мог бы занять согласно своей экологии. Эти аномалии объясняются историческим фактором и позволяют пролить свет на историю развития фауны. В дальнейшем и мы попробуем применить этот метод там, где это окажется возможным; однако наряду с такими аномалиями существуют и другие, вызванные особенностями местной среды; учет этих аномалий также необходим для нашего анализа, и поэтому мы начнем его с рассмотрения именно этого момента.

1. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СРЕДЫ НА ТЕРРИТОРИИ АРМЯНСКОЙ ССР

Главными факторами, влияющими на распространение жесткокрылых, как и прочих насекомых, являются тепло и влажность.

Насчет первого из этих факторов нам следует сделать следующие замечания: в противоположность растениям, границы ареалов которых часто определяются наиболее низкими изотермами, насекомые, очевидно, довольно легко приспосабливаются к низким зимним температурам. Так, например, как на севере США, так и на Дальнем Востоке встречается значительное количество типично субтропических и даже тропиче-

ских видов, несмотря на низкие зимние минимумы температуры (до 40° ниже нуля). Однако холодоустойчивость у насекомых достигается не только физиологическими, но и, главным образом, экологическими приспособлениями, т. е. насекомое для зимовки выискивает себе подходящее убежище. Для этой цели широко используется почва, защищенная от холода снежным покровом. В условиях армянской природы под снежным покровом перезимовывает очень большое количество жесткокрылых, но снежный покров у нас зимой сохраняется далеко не повсеместно, в частности, южные склоны, даже на высоких уровнях, зимой часто оголены, так как снег тает днем на солнце; в целом, сплошной снежный покров, даже на северных склонах, всю зиму сохраняется обычно только начиная с 1500 м над уровнем моря. Соответственно почва промерзает глубже на южных склонах, чем на северных, и на низких уровнях, чем на высоких, чем объясняется парадоксальное распространение некоторых жесткокрылых в Армении.

Что же касается температурных оптимумов, также имеющих значение в экологии многих насекомых, то в Армении они играют подчиненную роль из-за интенсивности местной летней инсоляции даже на очень высоких уровнях и при любой экспозиции. Этим, очевидно, объясняется нахождение в Армении на высоте до 3000 м над уровнем моря и даже выше сугубо теплолюбивых видов, как некоторые златки, чернотелки и др., родственники которых в горах Европы нигде не поднимаются выше 1000 м над уровнем моря.

Но, если в Армении оптимальные температуры благоприятствуют развитию богатой энтомофауны, то, наоборот, частые весенние, а на больших высотах и летние заморозки являются резко отрицательным фактором, приводящим периодически к массовому уничтожению популяций. Очень вероятно, что многие виды у нас не уживаются именно из-за этого фактора, особенно в открытых ландшафтах, от горной пустыни до альпийской зоны, где под камнями можно часто найти целые слои остатков жесткокрылых, погибших от резких весенних или летних заморозков. Также отрицательную роль имеет позднее наступление теплой погоды, что сильно препятствует размножению видов, летающих в марте-апреле, которые особенно многочисленны в полупустынях стран, находящихся южнее Армении.

Второй основной фактор среды—влажность—в Армении также ограничивает расселение многих видов.

Характерным для климата Армении являются частые апрельские засухи, во время которых почва иногда полностью иссушается, а растительность в значительной мере сохнет. Эти засухи также часто приводят к высуханию лесной подстилки, чем, вероятно, и следует объяснить большую бедность ее фауны в Армении. Так как эта фауна состоит в основном из хищников, то ее бедность благоприятствует часто массовому развитию разных фитофагов—лесных вредителей. Роль дождливого перио-

да в мае, столь характерного для климата Армении, установить труднее; для большинства биотопов можно лишь отметить, что, создавая особые условия среды, отличные от таковых многих соседних стран, особенно европейских, он затрудняет акклиматизацию здесь некоторых форм; однако в одном случае его роль вполне отчетлива и сугубо отрицательна: проливные дожди, выпадающие в мае и, реже, в июне, в наших безлесных районах приводят к бурным паводкам и затоплению берегов наших рек на большей части их протяжения. При этом русло реки часто поднимается на один-два метра выше своего нормального уровня и с чрезвычайной быстротой. Такие разливы приводят к систематическому истреблению прибрежной фауны и, часто, растительности, которые могут сохраняться лишь на некоторых небольших участках в самой нижней части течений наших потоков или вдоль Аракса.

Одна из характерных черт армянских ландшафтов,—это бедность стоячими водоемами,—объясняемая рельефом, почвой и климатом; только на высоких горах водоемы местами обильны и представлены альпийскими озерами, обычно запрудного типа. Этим фактом естественно объясняется большая бедность водной и болотной фауны Армении. Но фауна альпийских озер в Армении также небогата, что можно, по крайней мере частично, приписать некоторым особенностям местной среды. Большинство наших озер питается за счет тающего снега. С июля поступление воды в них резко сокращается, а температура воды быстро поднимается под действием солнечного нагрева. Поэтому водные жесткокрылые этих озер должны быть приспособлены к развитию сначала в очень холодной, а летом в очень теплой воде. Прибавим, что многие плавуны перед окукливанием вылезают из воды, чтобы зарыться в землю у берега, и здесь часто гибнут от летних заморозков в стадии куколки. Возможно, что бедность видового состава водных жесткокрылых альпийских озер в Армении следует приписать именно этим обстоятельствам.

II. ПУСТЫНИ И ПОЛУПУСТЫНИ

Наши пустыни и полупустыни простираются вдоль среднего течения Аракса, от места впадения его притока Ахурия до восточной границы НахАССР и далее узкой лентой вниз по ущелью Аракса. Мы различаем здесь следующие группировки формаций:

1) формации, встречающиеся на каменистых или песчано-хрящеватых не засоленных почвах, часто залегающих на слоях туфа, эдификаторами которых являются сложноцветные; мы их обозначим как ценозы сложноцветной полупустыни. Эти ценозы широко распространены по всему контуру наших пустынь и часто поднимаются по склонам гор;

2) формации, свойственные засоленным почвам равнинной части долины Аракса; эти формации обычно встречаются на легких наносных суглинках и широко распространены в Араратской котловине, а также в НахАССР; их эдификаторами являются солянки. Мы их называем формациями солянковой пустыни;

3) формации, связанные с красными глинистыми почвами, простирающимися на небольшом участке от с. Джрвеж вниз по одноименному оврагу до с. Советашен. Вместе с Тахтаджяном мы назовем их растительностью пустыни красных глин;

4) формации, свойственные увлажненным участкам солянковой пустыни, произрастающие в условиях избыточного увлажнения, происходящего от обилия грунтовых вод. Мы назовем эти формации растительностью увлажненных солончаков; она по существу соответствует растительности лагун.

1. Сложноцветные полупустыни

Фитоценозы сложноцветных полупустынь состоят преимущественно из травянистых растений и образуют, хотя и простые, но типичные ассоциации, эдификаторами которых являются многолетние сложноцветные, чаще всего полынь (*Artemisia fragrans*), реже ахиллея (*Achillea tenuifolia*) и пиретрум (*Pyrethrum chiliophyllum*). Основными компонентами служат многочисленные эфемеры, а также некоторые злаки и однолетние двудольные. В Армении наиболее обычна каменистая полынная полупустыня, изученная Н. В. Мирзоевой (1956). Ахиллейная полупустыня приурочена к легким песчаным почвам и встречается, главным образом, в районе Эчмиадзина, ее богатый местный эндемизм свидетельствует о ее сравнительной древности. Пиретровая полупустыня располагается местами вдоль солянковой пустыни и на горных склонах.

К сложноцветным полупустыням близка своеобразная формация, в Армении встречающаяся лишь на нескольких десятках гектаров у западного подножья Урцского хребта, но широко распространенная по правому берегу Аракса и далее в Иране. Эдификатор этой формации, джужгун (*Calligonum polygonoides*)—пустынный кустарничек, растущий на мелко песчаных почвах; основные компоненты этой формации те же, что для ахиллейной полупустыни.

2. Солянковая пустыня

Наши солянковыи пустыни изучены А. В. Фоминым (1906), А. А. Гроссгеймом (1915, 1926), М. И. Котовым (1938) и А. Л. Тахтаджяном. В зависимости от засоления почв можно различать несколько формаций, причем настоящие ассоциации с наличием эдификатора и компонентов встречаются лишь на слабо засоленных почвах, где злаковая растительность местами настолько густая, что побудила к описанию особых пустынных «лугов».

При сильной засоленности почвы растительный покров сводится к негустому стоянию отдельных кустиков солянок с некоторой примесью других растений. Ниже мы приводим (табл. 1) основные формации наших солянковых пустынь (по Гроссгейму, 1926, с изменениями). В каче-

Таблица 1
Основные формации солянковых пустынь Армянской ССР

Формация	Характерные растения (эдикатор)	Примечания
1. Слабозасоленные почвы		
а) сухие	<i>Salsola dendroides</i> , <i>S. ericoides</i> , <i>S. nodulosa</i> , <i>S. glauca</i>	Часто с примесью бобовых
б) влажные	<i>Cynodon dactylon</i> ,	
в) на возвышенностях	<i>Aeluropus littoralis</i> <i>Halimione verrucifera</i>	
2. Солонцы	<i>Camphorosma lessingii</i> <i>Kalidium caspicum</i>	
3. Сухие солончаки		
а) бугристые	<i>Kalidium caspicum</i>	На легких почвах
б) сухие засоленные	<i>Petrosimonia brachiata</i>	
в) не солонцеватые	<i>Seidlitzia florida</i> , <i>Salsola crassa</i>	
г) пухлые солончаки	<i>Halostachys caspica</i> , <i>Salsola dendroides</i> , <i>S. ericoides</i>	
4. Влажные солончаки		
а) солонцеватые	<i>Frankenia hirsuta</i>	Ок. Эчмиадзина
б) временно избыточно увлажненные	<i>Suaeda altissima</i> , <i>Salsola soda</i>	
5. Мокрые солончаки	<i>Suaeda salsa</i> , <i>H. locnemum strobilaceum</i> , <i>Salicornia herb.cea</i>	Особенно у с. Араздаян
6. Водная среда	<i>Ruppia spiralis</i>	Единственное высшее водное растение солончаков

стве характерных компонентов этих формаций можно указать на *Lepidium crassifolium*, *Cressa cretica*, *Trifolium fragiferum*, *Gypsophila anatolica*, *Limonium (=Statice) spicatum*, *Limonium Meyeri*, *Plantago salsa*, *Iris musulmanica*, *Sphenopus*, *Aeluropus repens*, *Arisida*, *Stipa* etc.

В солянковой пустыне часто встречаются разнообразные кустарнички, образующие самостоятельные формации; к наиболее характерным из них можно причислить следующие:

Гребенщики. Хотя гребенщики наиболее характерны для приречных ценозов, они также часто встречаются отдельными кустиками или более или менее густыми зарослями в солянковой пустыне, там, где имеются не слишком глубоко грунтовые воды. К сожалению, гребенщики систематически вырубаются местным населением на топливо, так что в пустыне от них остается лишь низкая поросль. Наобо-

рот, в прошлом в долине Аракса гребенщики образовывали довольно высокоствольные насаждения и достигали десяти метров высоты.

Заросли многолетних бобовых. Эти заросли встречаются там, где грунтовые воды залегают неглубоко, а также вдоль канав и каналов, всюду в нашей пустынной и полупустынной зоне, но они более обычны в солянковой пустыне. Наиболее характерными растениями являются верблюжья колючка (*Alhagi pseudalhagi*), разные виды *Glycyrrhiza* и *Goebelia (=Sophora) alopescuroides*; вместе с ними часто встречаются *Zygophyllum atriplicoides*, *Vupleurum gracile* etc.

Нам следует упомянуть особо об одной своеобразной формации, связанной с муравейниками. Растения этой формации произрастают на площади, занятой муравейниками, образуя обычно довольно правильный круг диаметром в 2—5 м; их травостой состоит из форм, явственно предпочитающих эти условия среды; наиболее обычны: *Nepeta micrantha*, *Lepidium vesicarium*, *Euphorbia Marschalliana*, *Anthemis candidissima*, *Oligochaeta divaricata*, *Ziziphora tenuior*, *Erodium oxyrhynchum*. *Onobrychis subacaulis*, *Celsia*.

3. Растительность красных глин

Хотя эта формация иногда и причисляется к гаммаде (Гроссгейм), однако ее, несомненно, правильнее выделять особо, как это делает Тахтаджян. Только здесь произрастает характерное маревое *Halanthium rariflorum*, обладающее богатой энтомофауной; близкий род *Halimocnemis* свойствен „третичным гипсоносным глинам“ (по выражению Тахтаджяна) северо-восточного Ирана и Средней Азии. Здесь же встречаются *Consolida persica*, *Cousinia purpurea*, *Ambliopogon erivanensis*, разнообразные эфемеры и др.

4. Увлажненные солончаки

Растительность увлажненных солончаков соответствует указанной в нашей таблице растительности влажных и мокрых солончаков, но отличается очень богатой энтомофауной, сохранившейся здесь как реликт биоценозов лагун. В связи с работами по освоению засоленных почв в долине Аракса, участки с увлажненными солончаками стали большой редкостью и скоро исчезнут вовсе.

А. СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ ПОЛУПУСТЫНИ

Фауна сложноцветных полупустынь насчитывает, наряду с пустынными, также много чисто степных элементов, а в достаточно увлажненных участках и ряд мезофильных видов, придерживавшихся в основном склонов оврагов; соответственно эта фауна гораздо менее своеобразна, чем таковая остальных пустынных биотопов, особенно если учесть, что многие из ее пустынных элементов более характерны для прочих типов наших пустынь и поэтому рассматриваются нами с ними вместе.

В нашем анализе мы различаем: 1) фитофагов, 2) навозников, 3) хищников.

а) Фитофаги

Среди фитофагов особенный интерес представляет фауна эдификаторов; однако для данного биотопа она отличается удивительной бедностью; из олигофагов мы можем здесь указать лишь на следующие виды:

<i>Apion sulcifrons</i> Hrbst	<i>Cyphocleonus cenchrus</i> Pall.
<i>Coniocleonus crinipes</i> Falrs.	<i>Cyphocleonus tigrinus</i> Panz.
<i>Coniocleonus nigrosuturatus</i> Goeze	<i>Cyphocleonus achates</i> Gyll.
<i>Leucomigus candidatus</i> Pall.	<i>Baris artemisiae</i> Hrbst.

Кроме этого, в корнях полыни развиваются, вероятно многоядные, златки из рода *Sphenoptera*.

Все перечисленные виды встречаются на полыни, некоторые из них также на других сложноцветных. Из них два вида древнесредиземноморских, два—средиземноморских, один—степной, два—европейских и один палеарктический. *Baris* найден лишь на северной границе Армении.

Фауну компонентов мы разделим на олигофагов и полифагов. Первых из них мы сгруппируем согласно семействам их хозяев; заметим при этом, что многие виды в пределах определенного семейства многоядны.

1. Олигофаги

На сложноцветных

<i>Sphenoptera obsoleta</i> Jak.	<i>Lixus cardui</i> Ol.
<i>Sphenoptera detrita</i> Jak.	<i>Larinus latus</i> Hrbst
<i>Meliboëus amethystinus</i> Ol.	<i>Larinus turbinatus</i> Gyll.
<i>Melyboëus parvulus</i> Küst.	<i>Larinus onopordi</i> F.
<i>Olibrus affinis</i> Sturm	<i>Larinus planus</i> F.
<i>Olibrus bicolor</i> F.	<i>Larinus minutus</i> Gyll.
<i>Chrysomela marginata</i> L.	<i>Larinus serratulae</i> Cap.
<i>Bruchus tuberculatus</i> Hochh.	<i>Larinus nubeculosus</i> Schon.
<i>Apion detritum</i> Rey	<i>Bangasternus fausti</i> Reitt.
<i>Apion beckeri</i> Desbr.	<i>Bangasternus orientalis</i> Cap.
<i>Apion onopordi</i> Kirby	<i>Rhinocyllus conicus</i> Fröl.
<i>Apion macrorhynchum</i> Epp.	<i>Stenocarus cardui</i> Hrbst
<i>Mecaspis octosignatus</i> Gyll.	<i>Coryssomerus capucinus</i> Beck.

Большинство этих видов, в том числе и флячки, а также виды рода *Larinus*, за исключением одного, развиваются в разных чертополохах.

В нашем списке два вида эндемичных, один—панкавказский, один—

ирано-закавказский, три—восточносредиземноморских, два—древнесредиземноморских, один—средиземноморский, семь—степных, два—южнопалеарктических, два—среднеевропейско-кавказских, один—европейско-сибирский, четыре—палеарктических. В целом это фауна сборная.

На бурачниковых и губоцветных

<i>Oxyilia duponcheli</i> Brullé.	<i>Baris despicata</i> Fst
<i>Phytoecia coerulescens</i> Scop.	<i>Baris rugulipennis</i> Reitt.
<i>Chrysomela menthastris</i> Sulfr.	<i>Baris melaena</i> Boh.
<i>Longitarsus echii</i> Koch.	<i>Phrydiuchus topiarius</i> Germ.
<i>Longitarsus fuscoaeneus</i> Redt.	<i>Ceutorrhynchus uniformis</i> Gyll.
<i>Longitarsus waterhousei</i> Kutsch.	<i>Ceutorrhynchus sublineellus</i> Bris.
<i>Longitarsus aeneus</i> Kutsch.	<i>Ceutorrhynchus melanostictus</i>
<i>Dibolia femoralis</i> Redt.	Marsh.
<i>Bruchus obscuripes</i> Gyll.	<i>Gymnetron linkei</i> Reitt.
<i>Rhabdorrhynchus mixtus</i> F.	<i>Gymnetron vittipenne</i> Marsh.

В этом списке два вида эндемичных, один—ирано-закавказский, два вида восточносредиземноморских, один вид средиземноморский, три вида степных, один—западноевропейско-кавказский, два—европейских, шесть—среднеевропейско-кавказских, один—европейско-сибирский.

Хотя этот список также свидетельствует о сборном характере фауны, однако большинство видов тяготеет к среднеевропейской фауне. Кавказские и эгеидо-туранские элементы отсутствуют.

На крестоцветных

<i>Meligethes aeneus</i> F.	<i>Ceutorrhynchus pulvinatus</i> Gyll.
<i>Meligethes viridescens</i> F.	<i>Ceutorrhynchus pleurostigma</i>
<i>Meligethes lepidii</i> Mill.	Marsh.
<i>Cartallum ebulinum</i> L.	<i>Ceutorrhynchus roberti</i> Gyll.
<i>Entomoscelis adonidis</i> Pall.	<i>Ceutorrhynchus arator</i> Gyll.
<i>Entomoscelis sacra</i> L.	<i>Ceutorrhynchus inaffectatus</i> Gyll.
<i>Phyllotreta nemorum</i> L.	<i>Ceutorrhynchus coarctatus</i> Gyll.
<i>Phyllotreta caucasicola</i> Heik.	<i>Ceutorrhynchus senilis</i> Schze
<i>Phyllotreta sisymbrii</i> Wse	<i>Ceutorrhynchus languidus</i> Schze
<i>Phyllotreta discophora</i> Khnz.	<i>Ceutorrhynchus turbatus</i> Schze
<i>Phyllotreta latevittata</i> Kutsch.	<i>Ceutorrhynchus perversus</i> Schze
<i>Urodon hesperidis</i> Khnz.	<i>Ceutorrhynchus nigritarsis</i> Schze
<i>Urodon concolor</i> Faohr.	<i>Ceutorrhynchus fabrilis</i> Fst
<i>Urodon canus</i> Küst.	<i>Ceutorrhynchus picitarsis</i> Gyll.
<i>Lixus circumcinctus</i> Boh.	<i>Ceutorrhynchus erivanus</i> Schze
<i>Baris atramentaria</i> Boh.	<i>Ceutorrhynchus aeneicollis</i> Germ.
<i>Baris nigritarsis</i> Boh.	

В этом списке два вида эндемичных, один—западнокавказский, пять—панкавказских, один—средиземноморский, четыре—эгеидо-туранских, десять—степных, четыре—европейских, два—среднеевропейско-кавказских, один—европейско-сибирский, два—палеарктических.

На бобовых

<i>Bruchus dentipes</i> Baudi	<i>Sitona puncticollis</i> Steph.
<i>Bruchus hamatus</i> Thill.	<i>Sitona flavescens</i> Marsh.
<i>Bruchus emarginatus</i> Allard	<i>Sitona crinitus</i> Hrbst
<i>Bruchus brachialis</i> Fröl.	<i>Sitona fairmairei</i> Allard
<i>Bruchus lentis</i> Fröl.	<i>Sitona hispidulus</i> F.
<i>Bruchus nubilis</i> Boh.	<i>Sitona humeralis</i> Steph.
<i>Bruchus laticollis</i> Boh.	<i>Phytonomus farinosus</i> Boh.
<i>Bruchidius debilis</i> Gyll.	<i>Phytonomus variabilis</i> Hrbst
<i>Bruchidius unicolor</i> Ol.	<i>Phytonomus murinus</i> F.
<i>Bruchidius seminarius</i> L.	<i>Tychius quiquepunctatus</i> L.
<i>Bruchidius imbricornis</i> Panz.	<i>Tychius micaceus</i> Rey
<i>Bruchidius martinezi</i> Allard	<i>Tychius rufirostris</i> Schön.
<i>Bruchidius varius</i> Ol.	<i>Tychius meliloti</i> Steph.
<i>Apion tenue</i> Kirby	<i>Tychius suavis</i> Bris.
<i>Apion filirostre</i> Kirby	<i>Tychius paleolatus</i> Desbr.
<i>Sitona longulus</i> Gyll.	

В этом списке три вида средиземноморских, один—эгеидо-туранский, пять—степных, один вид южнопалеарктический, один—западноевропейско-кавказский, пять—европейских, три—среднеевропейско-кавказских, двенадцать—палеарктических. Здесь резко преобладает европейско-палеарктический элемент.

На маревых

<i>Lixus subtilis</i> Strm	<i>Lixus incanescens</i> Boh.
----------------------------	-------------------------------

Оба этих вида степные, вероятно туранского происхождения.

На *Atraphaxis*

<i>Labidostomis peregrina</i> Wse	<i>Titubaea macropus</i> Ill.
<i>Labidostomis armeniaca</i> Lac.	<i>Cryptocephalus richteri</i> L. Medv.
<i>Labidostomis elegans</i> Lef.	

Один вид (последний) эндемичен, один—западнокавказский, два вида ирано-закавказских, один вид степной.

На мальвовых

<i>Podagrica malvae</i> Ill.	<i>Apion malvae</i> F.
<i>Apion validum</i> Germ.	<i>Baris timida</i> Rossi
<i>Apion curvirostre</i> Gyll.	

Из этих видов два средиземноморских, один—европейский, один—южнопалеарктический и один—палеарктический.

На молочае

<i>Perotis cuprata</i> Klug	<i>Aphthona pygmaea</i> Kutsch.
<i>Oberea erythrocephala</i> Schrnk	<i>Aphthona venustula</i> Kutsch.

Из этих видов один араратский, один—степной и два—европейских.

На разных двудольных

<i>Capnodis excisa</i> Mén. (на <i>Calligonum polygonoides</i>)
<i>Epilachna argus</i> Geoffr. (на Cucurbitaceae)
<i>Phytoecia vittipennis</i> Reiche (на <i>Bunium</i>)
<i>Chrysochares asiatica</i> Pall. (на <i>Cynanchum acutum</i>)
<i>Longitarsus tabidus</i> F. (на <i>Verbascum</i>)
<i>Longitarsus foudrasi</i> Wse (ibid.)
<i>Longitarsus nigrofasciatus</i> Goeze (ibid.)
<i>Psylliodes hyoscyami</i> L. (на <i>Hyoscyamus</i>)
<i>Hypocassida subferruginea</i> Schrnk (на <i>Convolvulus</i>)
<i>Euspermophagus variolosopunctatus</i> Gyll. (ibid.)
<i>Euspermophagus sericeus</i> Geoffr. (ibid.)
<i>Euspermophagus caucasicus</i> Baudi (ibid.)
<i>Euspermophagus calystegiae</i> Luk. et T. M. (на <i>Calystegia</i>)
<i>Bruchidius holosericeus</i> Schönh. (на <i>Cistus helianthemum</i>)
<i>Pachymerus pallidus</i> Ol. (на <i>Lisaea</i>)
<i>Apion calligonicola</i> Khnz. (на <i>Calligonum polygonoides</i>)
<i>Acentrus histrio</i> Boh. (на <i>Glaucium</i>)
<i>Smicronyx scops</i> Tourn. (на <i>Cuscuta</i>)
<i>Smicronyx jungermaniae</i> Reiche (ibid.)
<i>Baris villae</i> Commoli (на <i>Bryonia</i>)
<i>Zacladus exiguus</i> Ol. (на <i>Geranium</i>)
<i>Ceutorrhynchus quercicola</i> Payk. (на <i>Fumaria</i>)
<i>Ceutorrhynchus herbsti</i> Fst (на <i>Papaver</i>)
<i>Ceutorrhynchus nigrinus</i> Marsh. (на <i>Fumaria</i>)
<i>Sibinia pelluscens</i> Scop. (на <i>Silene</i>)
<i>Sibinia lactaria</i> Reitt. (на <i>Silene chlorifolia</i>)
<i>Sibinia unicolor</i> Fahr. (на <i>Gypsophila</i>)
<i>Sibinia phalerata</i> Stev. (в Армении на <i>Gypsophila</i>)
<i>Mecinus pyraister</i> Hrbst (на <i>Plantago</i>)
<i>Gymnetron littoreum</i> Bris. (на <i>Linaria simplex</i>)
<i>Miarus longirostris</i> Gyll. (на <i>Campanulaceae</i>)

Сюда же можно отнести ряд видов, хозяева которых нам неизвестны, но, несомненно, принадлежат к двудольным:

<i>Acmaeodera cuprifera</i> Lap.	<i>Bruchidius bythinocerus</i> Reitt.
<i>Acmaeodera boryi</i> Brullè	<i>Bruchidius bagdasarjani</i> Luk. et T.-Min.
<i>Acmaeodera subcyanea</i> Reitt.	<i>Bruchidius richteri</i> Luk. et T.-Min.
<i>Acmaeodera obscura</i> Reitt.	<i>Bruchidius orchestoides</i> Heyd.
<i>Sphenoptera artemisiae</i> Reitt.	<i>Bruchidius quinqueguttatus</i> Ol.
<i>Sphenoptera dryadis</i> Obenb.	<i>Apion gibbiceps</i> Desbr.
<i>Coraebus sinuatus</i> Creutz.	<i>Apion uncinatum</i> Khnz.
<i>Paracylindromorphus subuliformis</i> Mnh.	<i>Apion filirostre</i> Kirby
<i>Brachyleptus canescens</i> Motsch.	<i>Apion armeniacum</i> Desbr.
<i>Meligethes maurus</i> Strm	<i>Apion delagrangi</i> Desbr.
<i>Meligethes coracinus</i> Strm	<i>Rhitirrhinus gibbus</i> Kol.
<i>Meligethes maculatus</i> Schils.	<i>Phytonomus validus</i> Petri.
<i>Meligethes pectinatus</i> Schils.	<i>Phytonomus jucundus</i> Cap.
<i>Phytoecia scutellata</i> F.	<i>Hypera fasciculata</i> Hrbst
<i>Phytoecia armeniaca</i> Friv.	<i>Pachytychius ancora</i> Gyll.
<i>Chrysomela sahlbergi</i> Mén.	<i>Baris hochhuti</i> Fst
<i>Chrysomela lurida</i> L.	<i>Baris semistriata</i> Reitt.
<i>Longitarsus ballotae</i> Marsh.	<i>Ceutorrhynchus gerhardti</i> Schze
<i>Longitarsus violentus</i> Wse	<i>Sibinia bipunctata</i> Kirsch
<i>Longitarsus obliterated</i> Rosenh.	<i>Mecinus andalusicus</i> Fst
<i>Longitarsus dichrous</i> Khnz.	<i>Gymnetron caucasicum</i> Hochh.
<i>Longitarsus lopatini</i> Khnz.	<i>Gymnetron rotundicollis</i> Gyll.
<i>Hispella atra</i> L.	<i>Thamnurgus brylinskyi</i> Reitt.

В этом списке восемь эндемиков, пять видов панкавказских, три—ирано-закавказских, два—араратских, девять—восточносредиземноморских, три—древнесредиземноморских, пять—средиземноморских, четыре—эгейско-туранских, тринадцать—степных, два—южнопалеарктических, один—западносредиземноморско-кавказский, девять—европейских, четыре—среднеевропейско-кавказских, четыре—европейско-сибирских, пять—палеарктических, один вид широко распространённый.

На однодольных

<i>Anisoplia leucaspis</i> Lap.	<i>Aphanisticus emarginatus</i> Ol.
<i>Anisoplia segetum</i> Hrbst	<i>Chaetocnema hortensis</i> Geoffr.
<i>Anisoplia reitteriana</i> Sem.	<i>Chaetocnema aridula</i> Gyll.
<i>Anisoplia austriaca</i> Hrbst	

Из этих видов один эндемичный, один—восточносредиземноморский, два—степных, один вид европейский, один—среднеевропейско-кавказский, один—палеарктический. К этому списку следует прибавить фауну дикой спаржи, в Армении представленную тремя видами, а именно:

<i>Crioceris 12-punctata</i> L.	<i>Crioceris bicrucata</i> Sahlb.
<i>Crioceris asparagi</i> L.	

Один из этих видов степной, другой—европейско-сибирский и один—палеарктический. Кроме этого, зернами злаков питаются разные многоядные жуки, отнесенные нами к группе хищников.

2. Полифаги

1. Эндемики

<i>Pharaonus caucasicus</i> Reitt.	<i>Pachyscelis musiva</i> Mén.
<i>Tanyproctus araxidis</i> Reitt.	<i>Stenosis motschulskii</i> Bog.
<i>Tanyproctus antennatus</i> Khnz.	<i>Otiorrhynchus hajastani</i> Arnoldi
<i>Leptoschema buyssoni</i> Reitt.	<i>Ptochus antoniae</i> Reitt.
<i>Anaspis caucasica</i> Schils.	<i>Mylacorrhina vernalis</i> Khnz.
<i>Laena constricta</i> Khnz.	<i>Archeophloeus hypocrita</i> Khnz.
<i>Helops bogatschevi</i> Khnz.	<i>Trachyploeus planophthalmus</i> Reitt.
<i>Scaurus araxinus</i> Richter	<i>Epiphanops dohrni</i> Fst

Из этих видов первые три, скосары и *Ptochus* туранского происхождения, следующие три, а также *Trachyploeus*—выходцы из Средиземноморья, род *Mylacorrhina* типично эгейский, остальные виды, вероятно, древнесредиземноморского происхождения.

2. Западнокавказские виды

<i>Trichocele fulvopilis</i> Reitt.	<i>Cteniopus elegans</i> Fald.
<i>Mycteris articulatus</i> Reitt.	

3. Восточнокавказские виды

<i>Amphimallon jubatus</i> Reitt.	<i>Leptodes semenovi</i> Reitt.
<i>Tanyproctus ovatus</i> Motsch.	<i>Aspidocephalus desertus</i> Motsch.
<i>Trichocele schilskyi</i> Reitt.	<i>Gnathosia modesta</i> Fald.
<i>Adelphinus ordubadensis</i> Reitt.	<i>Hymenalia basalis</i> Fst
<i>Ocnera setosa</i> Mén.	<i>Omoplus oblongus</i> Znojko
<i>Heterophylus picipes</i> Fald.	<i>Ptochus desertorum</i> L. Arnoldi
<i>Heterophylus parvulus</i> Reitt.	

4. Панкавказские виды

<i>Amphimallon erivanicus</i> Reitt.	<i>Hedyphanes clavimanus</i> Reitt.
<i>Epicometis seniculus</i> Mén.	<i>Dendarus crenulatus</i> Mén.
<i>Potosia asiatica</i> Fald.	<i>Podonta elongata</i> Mén.

6. Ирано-закавказские виды

<i>Oryctes latipennis</i> Motsch.	<i>Julodella globithorax</i> Stev.
<i>Tanyproctus carbonarius</i> Fald.	<i>Sphenoptera glabrata</i> Mén.
<i>Tanyproctus confinis</i> Motsch.	<i>Dichillus rugatus</i> Bdi

Dichillus angelicae Reitt.
Calyptopsis harpaloides Bdi
Mytecops araxidis Reitt.

Helops clavicornis Allard
Pimelia dubia Fald.

7. Араратские виды

Glaphyrus festivus Mén.
Pedinus strabonis Seidl.
Dichillus araxidis Reitt.

Tentyria tessulata Tausch.
Cryptocephalus curda Jacobs.
Coniocleonus mesopotamicus Ol.

8. Восточносредиземноморские виды

Amphicoma bombylifformis Pall.
Epicometis suturalis Reitt.
Dasytiscus fulvipes Reitt.
Helops bosphoranus Allard
Opatrum geminatum Brullé

Dailognatha caraboides Sol.
Galeruca spectabilis Fald.
Xylinophorus scobinatus Kol.
Tanymecus dilaticollis Gyll.

10. Древнесредиземноморские виды

Zophosis punctata Brullé

11. Средиземноморские виды

Cardiophorus eleonoraе Gené
Julodis onopordi F.
Monotoma spinicollis Aubé

Strophomorphus porcellus Schön.
Hypera fasciculata Hrbst

12. Эгеидо-туранские виды

Epicometis spinifrons Reitt.
Stalagmopygus albella Pall.
Aethiessa rugipennis Burm.
Potosia funebris Gory
Dasytiscus fausti Reitt.
Agriotes lapicida Fald.

Arthrodisia globosa Fald.
Platamodes dentipes Mén.
Omophilus pilicollis Mén.
Pachnephopterus weisei Reitt.
Diorhabda fischeri Fald.

13. Степные виды

Pentodon sulcifrons Küst.
Pentodon idiota Hrbst
Blitopertha lineata F.
Homaloptia spiraea Pall.
Dasytiscus affinis F.
Cardiophorus megathorax Fald.
Cardiophorus decorus Fald.
Helops faldermanni Fald.

Blaps taeniolata Mén.
Cyphogenia lucifuga Ad.
Cossyphus tauricus Stev.
Plagionotus floralis Pall.
Ptochus porcellus Stev.
Mylacus rotundatus F.
Psalidium maxillosum F.

14. Южнопалеарктические виды

Drasterius bimaculatus Rossi
Gonocephalum pusillum F.
Gonocephalum rusticum Ol.

Clytra atraphaxidis Pall.
Galeruca interrupta Ill.
Menecleonus anxius Gyll.

17. Среднеевропейско-кавказские виды

Orthocerus crassicornis Er.

19. Палеарктические виды

Potosia cuprea F.
Henicopus pilosus Scop.
Monotoma bicolor Villa

Coptocephala unifasciata Scop.
Lixus ascanii L.

Спектр полифагов отличается от спектра олигофагов обилием эндемиков и узкораспространенных видов, которые почти все связаны с зоной древнего Средиземноморья. Поэтому он носит характер гораздо большей древности. Создается впечатление, что большая часть современной растительности сложноцветных пустынь проникла сюда сравнительно недавно вместе со своей фауной олигофагов; что же касается древней энтомофауны, то от нее уцелели в основном лишь некоторые полифаги, которым оказалось легче приспособиться к нынешним фитоценозам; однако значительная часть этой фауны приспособилась очень посредственно к новым для нее условиям среды и представлена сегодня лишь обедненными популяциями.

В конце этого раздела мы даем спектр фитофагов сложноцветных пустынь в целом; для этого спектра характерно обилие эндемиков, а также передне- и среднеазиатских форм, и сравнительная бедность европейского элемента.

б) Навозники

Навозники по существу питаются травостоем, правда, в переработанном виде, поэтому стоят с ним в некоторой связи. Наоборот, хищники, встречающиеся на навозе, включены нами в следующую группу.

Навозников можно распределить следующим образом:

- | | |
|-----------------------------------|--|
| 6. Ирано-закавказские виды | <i>Onthophagus persianus</i> Ols. |
| 7. Араратские виды | <i>Onthophagus dorsosignatus</i> Orb., O. |
| 8. Восточносредиземноморские виды | <i>parvatus</i> Reitt.
<i>Aphodius cribrarius</i> Brullé, <i>Onthophagus lucidus</i> Ill., <i>O. cruciatus</i> Mén. |
| 10. Древнесредиземноморские виды | <i>Copris hispanus</i> L. |

10. Средиземноморские виды

12. Эгеидо-туранские виды

13. Степные виды

Heptaulacus sus Hrbst
 Aphodius conjugatus Panz.
 Aphodius sulcatus F.
 Aphodius thermicola Er.
 Aphodius gresseri Sem.
 Gymnopleurus mopsus Pall.
 Onthophagus furcatus F.

14. Южнопалеарктические виды

Aphodius hydrochaeris F.
 Aphodius quadriguttatus Hrbst
 Scarabaeus sacer L.
 Gymnopleurus coriarius Hrbst

16. Европейские виды

20. Широкораспространенные виды

Aphodius ictericus Laich., A. satellitius Hrbst
 Onthophagus orcas Mén., O. marginalis Gebl.
 Chironitis haroldi Ball.

Onthophagus amyntas Ol.
 Onthophagus truchmenus Kol.
 Onthophagus suturellus Brullè
 Onthophagus fissicornis Kryn.
 Caccobius histeroides Mén.
 Onitis damoetas Stev.
 Chironitis hungaricus Hrbst

Sisyphus schaefferi L.
 Oniticellus fulvus Goeze
 Oniticellus pallidipes F.
 Onitis humerosus Pall.

Aphodius luridus F., A. merdarius F.
 A. varians Dult.

Aphodius lividus Ol., A. granarius L.

Этот спектр отличается отсутствием местных и панкавказских видов, при сравнительном обилии степных и южнопалеарктических форм.

в) Хищники

В эту группу мы включаем, кроме хищников и видов, развивающихся за счет других насекомых, также некоторых сапрофагов и зерноядных жуков, которые часто полифаги. Эта фауна распределяется следующим образом:

1. Эндемики

Pristonychus piceus Motsch.	Aleochara fugax Khnz.
Eocatops ursus Khnz.	Ebaeus speciosus Khnz.
Catopomorphus magnicollis Reitt.	Lydus araxidis Reitt.
Stenichnus kambarskyi Reitt.	Apalus erevanensis Khnz.
Medon praecursor Khnz.	Anthicus paralleliceps Reitt.
Xantholinus araxidis Reitt.	Cryptophagus opacosericus Reitt.
Piochardia aleocharina Reitt.	

2. Западнокавказские виды

Leptolinus caucasicus Fleisch.

3. Восточнокавказские виды

Platyderus umbratus Mén. Malachus duplicatus Kol.
 Chilopora antennata Epp.

4. Панкавказские виды

Trichocellus discolor Fald. Anthicus reitteri Pic
 Pterostichus subsimilis Tschitsch. Anthicus leptostemma Kol.
 Ochthebius caucasicus Kuw. Lithophilus weisei Reitt.
 Anthicus vittatus Laf.

5. Гиркано-армянские виды

Formicomus tinctus Reitt. (принадлежит, может быть, к следующей группе).

6. Ирано-закавказские виды

Laccobius sulcatulus Reitt. Cerocoma scovitzi Fald.
 Trichodes persicus Kr. Nemognatha flavicornis Stierl.
 Cerocoma festiva Fald.

7. Араратские виды

Scarites salinus Dej.	Attumbra praeusta Kr.
Carterus rufipes Chd.	Staphylinus syriacus Bdi
Zabrus rotundicollis Mén.	Piochardia reitteri Wasm.
Pterostichus festivus Chd.	Aleochara cingulata Epp.
Eocatops incisipennis Saulcy	Hypocacculus fausti Schm.
Catopomorphus judaeus Saulcy	Cerocoma barthelemii Bdi
Catopomorphus michoni Saulcy	Oenas tenuicorne Aubè

8. Восточноевропейские виды

Ditomus obscurus Dej.	Pselaphus acuminatus Motsch.
Carterus angustipennis Chd.	Saprinus submarginatus Sahlb.
Carterus longipennis Chd.	Spatochus coyei Mars.
Penthus tenebrioides Waltl	Trichodes longissimus Ab.
Ophonus oblongus Schaum	Cerocoma kunzei Friv.
Harpalus metallinus Mén.	Cerocoma dahli Kr.
Calathus pluriseriatus Putz.	Zonitis rubida Mén.

10. Древнесредиземноморские виды

Scarites eurytus Fisch.	Saprinus maculatus Rossi
Scarites planus Bon.	Saprinus niger Motsch.
Amblystomus metallescens Dej.	Saprinus algericus Payk.
Amblystomus levantinus Reitt.	Attagenus bifasciatus Ol.
Metabletus fuscomaculatus Motsch.	Thorictus grandicollis Germ.
Ctenistes palpalis Reichb.	Zonitis sexmaculata Ol.
Astenus thoracicus Bdi	Myrmecoxenus picinus Aubè
Scimbalium anale Nordm.	Cryptophagus hexagonalis Tourn.

11. Средиземноморские виды

Bembidion atlanticum Woll.	Cymindis lineola Duft.
Tachyura parvula Dej.	Brachinus plagiatus Reiche
Tachyura haemorrhoidalis Dej.	Stenus mendicus Epp.
Acinopus picipes Ol.	Heterothops binotatus Grav.
Ophonus rupicola Sturm	Saprinus prasinus Er.
Ophonus similis Dej.	Hypebaeus flavicollis Er.
Ophonus planicollis Dej.	Rhipiphorus subdipterus Bosc
Harpalus scaritides Sturm	Metoecus paradoxus L.
Harpalus litigiosus Dej.	Anthicus niger Ol.
Harpalus attenuatus Steph.	Coluocera formicaria Motsch.
Gynandromorphus etruscus Quens.	Scymnus palidivestis Muls.

12. Эгейдо-туранские виды

Paussus turcicus Friv.	Achenium planum Er.
Bembidion piceocyaneum Sols.	Physetops giganteus Sem.
Acinopus striolatus Zubk.	Saprinus angoranus Bickh.
Amara ambulans Zimm.	Hister peyroni Mars.
Amara saxicola Zimm.	Malachius versicolor Fald.
Sphodrus cellarum Ad.	Trichodes insignis Fisch.
Chlaenius aeneocephalus Dej.	Trichodes sipylus L.
Microlestes politulus Reitt.	Trichodes quadriguttatus Ad.
Microlestes apfelbecki Hold.	Attagenus quadrimaculatus Kr.
Microlestes exilis Schmidt	Globicornis quadriguttata Reitt.
Cymindis andreae Mèn.	Mylabris marginata Fisch.
Eocatops suturalis Murray	Mylabris fusca Ol.
Phyllodrepa caucasica Kol.	Anthicus tenuipes Laf.
Scimbalium pallidum Reitt.	

13. Степные виды

Carterus calydonius Rossi	Acinopus megacephalus Rossi
Acinopus ammophilus Dej.	Ophonus obscurus F.
Acinopus laevigatus Mèn.	Ophonus subquadratus Dej.

Ophonus hospes Sturm	Astenus pulchellus Heer
Harpalus flavicornis Dej.	Chilopora rubicunda Er.
Harpalus brachypus Stev.	Gnathoncus suturifer Reitt.
Zabrus tenebrioides Goeze	Saprinus subvirescens Mèn.
Amara tescicola Zimm.	Saprinus externus Fisch.
Amara crenata Dej.	Hister sepulchralis Er.
Amara equestris Duft.	Petaerius ferrugineus Ol.
Chlaenius decipiens Duf.	Ochodaeus integriceps Sem.
Licinus cassideus F.	Dermestes coronatus Stev.
Brachinus bipustulatus Quens.	Mylabris festiva Pall.
Potamonectes airumilus Kol.	Meloe glazunovi Plig.
Catops nigriclavus Gerh.	Zonitis adustipennis Motsch.
Thanatophilus terminatus Hampe	Monotoma spinicollis Aubé

14. Южнопалеарктические виды

Ophonus sabulicola Panz.	Staphylinus ophthalmicus Scop.
Dolichus halensis Schall.	Tachinus discoideus Er.
Chlaenius cruralis Fisch.	Saprinus georgicus Mars.
Chlaenius festivus F.	Saprinus tenuistrius Mars.
Microlestes plagiatus Duft.	Chalcionellus blanchei Mars.
Microlestes fulvibasis Reitt.	Mylabris decempunctata Pet.
Metabletus obscuroguttatus Duft.	Mylabris cincta Ol.
Brachinus brevicollis Motsch.	Macrosiagon bimaculata F.
Aulonogyrus concinnus Klug	Anthicus transversalis Villa
Astenus nigromaculatus Motsch.	Nitidula flavomaculata Rossi

16. Европейские виды

Bembidion properans Steph.	Anthicus longicollis Schmidt
Ophonus parallelus Dej.	Anthicus floralis L.
Medon brunneus Er.	Anthicus hispidus Rossi
Staphylinus globulifer Geoffr.	Endomia tenuicollis Rossi
Laccobius nigriceps Thoms.	Exochomus quadripustulatus L.
Trichodes apiarius L.	

17. Среднеевропейско-кавказские виды

Ophonus signaticornis Duft.	Aleochara bellonata Krasa
Harpalus caspius Stev.	Meloe hungarus Schrank
Staphylinus flavopunctatus Latr.	Meloe scabriusculus Brndt

18. Европейско-сибирские виды

Pterostichus macer Marsh.	Hister cadaverinus Hoffm.
Pterostichus nigrita F.	Helophorus brevipalpis Bed.
Stenus incanus Er.	Dermestes mustellinus Er.
Leptacinus fornicetorum Maerk.	Megatoma pubescens Zett.
Oxypoda elongatula Aubè	Anthrenus fuscus Ol.

19. Палеарктические виды

<i>Ophonus cordatus</i> Duft.	<i>Chalcionellus decemstriatus</i> Rossi
<i>Harpalus distinguendus</i> Duft.	<i>Hister duodecimstriatus</i> Schrnk
<i>Amara eurynota</i> Panz.	<i>Hister sinuatus</i> Ill.
<i>Amara consularis</i> Duft.	<i>Hister quadrimaculatus</i> L.
<i>Calathus ambiguus</i> Payk.	<i>Laccobius bipunctatus</i> F.
<i>Lamprias cyanocephala</i> L.	<i>Necrobia rufipes</i> Deg.
<i>Metabletus pallidipes</i> Dej.	<i>Dermestes frischii</i> Kugel.
<i>Metabletus truncatellus</i> L.	<i>Dermestes undulatus</i> Brahm
<i>Cymindis axillaris</i> F.	<i>Anthrenus pimpinellae</i> F.
<i>Cymindis variolosa</i> F.	<i>Anthrenus scrophulariae</i> L.
<i>Drypta dentata</i> Rossi	<i>Anthrenus verbasci</i> L.
<i>Ptenidium evanescens</i> Matth.	<i>Mylabris variabilis</i> Pall.
<i>Stenus carbonarius</i> Gyll.	<i>Mylabris quadripunctata</i> L.
<i>Staphylinus picipennis</i> F.	<i>Nitidula carnaria</i> Schall
<i>Staphylinus aeneocephalus</i> Deg.	<i>Clitostethus arcuatus</i> Rossi
<i>Heterothops dissimilis</i> Grav.	<i>Stethorus punctillum</i> Wse
<i>Falagria nigra</i> Grav.	<i>Scymnus subvillosus</i> Goeze
<i>Aleochara moesta</i> Grav.	<i>Scymnus frontalis</i> F.
<i>Aleochara laevigata</i> Gyll.	<i>Scymnus quadrimaculatus</i> Hrbst
<i>Saprinus semistriatus</i> Scriba	<i>Chilocorus bipustulatus</i> L.

20. Широко распространенные виды

<i>Rhantus pulverosus</i> Steph.	<i>Necrobia ruficollis</i> F.
<i>Eretes sticticus</i> L.	<i>Dermestes lardarius</i> L.
<i>Cybister tripunctatus</i> Ol.	<i>Attagenus piceus</i> L.
<i>Aleochara lata</i> Grav.	<i>Laemophloeus minutus</i> Ol.
<i>Saprinus semipunctatus</i> F.	<i>Sericoderus lateralis</i> Gyll.
<i>Hypocacculus rubripes</i> Er.	<i>Omosita colon</i> L.
<i>Hypocacculus metallescens</i> Er.	<i>Bulaea lichatschevi</i> Humm.
<i>Carcinops quatuordecimstriatus</i> Steph.	<i>Coccinella 11-punctata</i> L.
<i>Hister bimaculatus</i> L.	<i>Coccinella quatuordecimpustulata</i> L.
	<i>Echiochomus flavipes</i> Thnb.

21. Виды особого распространения

Polyderis brevicornis Chd. (восточное Средиземноморье, Кавказ, восточная Африка до мыса Доброй Надежды).

В целом фауна сложноцветных полупустынь долины Аракса довольно однородна, однако ее можно распределить по трем округам: округ Арабатской котловины от берегов Ахуряна до реки Веди; Нахичеванский—от Веди до Джульфы; Ордубадский—от Джульфы до

Нювади. Для каждого из этих округов можно привести ряд характерных видов, например:

Для Арабатской котловины

Scarites salinus, *Bembidion piceocyaneum*, *Pterostichus subsimilis*, *Pristonychus piceus*, *Catopomorphus judaeus*, *Medon praecursor*, *Aphodius gresseri*, *Glaphyrus festivus*, *Pharaonus caucasicus*, *Tanyproctus antennatus*, *Mylabris festiva*, *Phytoecia kurdistanica*, *Phytoecia armeniaca*, *Apion uncinatum*, *Mylacorrhina vernalis*, *Mylacus rotundatus*, *Sitona fairmairei*, *Archeophloeus hypocrita*, *Gymnetron littoreum*.

Кроме этого, нам известно из этого округа очень большое количество видов, которые больше нигде в долине Аракса нами не обнаружены, но которые, по всей вероятности, здесь распространены более широко.

Для Нахичеванского округа

Scarites eurytus, *Spatochus coyei*, *Capnodis excisa*, *Nemognata flavicornis*, *Orthocerus crassicornis*, *Apion calligonicola*.

Для Ордубадского округа

Harpalus scaritides, *Calathus pluriseriatus*, *Catopomorphus magnicollis*, *Ochodaeus integriceps*, *Tanyproctus rufidens*, *Dichillus angelicae*, *Aspidocephalus desertus*, *Calyptopsis harpaloides*, *Ptochus antoniae*.

Сюда же, вероятно, можно причислить несколько видов, описанных из Ордубада, но биотоп которых нам остался неизвестным.

В фауне сложноцветных полупустынь можно найти несколько видов, распространенных лишь в двух из указанных нами округов, например, лишь двум первым свойственны *Tanyproctus araxidis*, *Heterophylus picipes*, *Dichillus rugatus*, лишь двум последним—*Heterophylus parvulus*, *Arthrodisia globosa*, *Trigonoscelis armeniaca*, *Mylacops araxidis*.

Б. СОЛЯНКОВАЯ ПУСТЫНЯ

Солянковая пустыня долины Аракса характеризуется как своей почвой (аллювиального происхождения), так и своим климатом, который немного теплее и суше, чем в сложноцветной полупустыне.

На эдификаторах (солянках) встречаются следующие олигофаги:

1. На зейдлиции

Conorrhynchus faldermanni Fährs. *Lixus excellens* Fst
Temnorhynchus elongatus Gebl.

2. На прочих солянках

<i>Sphenoptera latesulcata</i> Jak.	<i>Chromoderus fasciatus</i> Müll.
<i>Sphenoptera sancta</i> Reitt.	<i>Temnorhinus hololeucus</i> Pall.
<i>Cryptocephalus rubi</i> Mèn.	<i>Stephanophorus strabus</i> Gyll.
<i>Cryptocephalus glazunovi</i> Jacobs.	<i>Stephanophorus armeniacus</i> Fst
<i>Chaetocnema tibialis</i> Ill.	<i>Bothynoderes steveni</i> Fst
<i>Ischironota desertorum</i> Gebl.	<i>Bothynoderes punctiventris</i> Germ.
<i>Ischironota elevata</i> Reitt.	<i>Lixus subulatus</i> Fst
<i>Cassida nobilis</i> L.	<i>Lixus flavescens</i> Boh.
<i>Phaeophorus argyrostomus</i> Gyll.	<i>Lixus astrachanicus</i> Fst
<i>Epiphanops jucundus</i> Reitt.	<i>Lixus kraatzi</i> Cap.
<i>Chromonotus vittatus</i> Zubk.	<i>Baris scolopaceae</i> Germ.
<i>Chromonotus confluens</i> Fahrs.	<i>Baris memnonia</i> Bon.
<i>Conorrhynchus nigrivittis</i> Pall.	<i>Elasmobaris nigropicta</i> Reitt.
<i>Conorrhynchus lacerta</i> Chev.	<i>Ulobaris loricata</i> Boh.

Из этих видов три эндемичных, три—восточнокавказских, один вид панкавказский, один—ирано-закавказский, один—древнесредиземноморский, десять—эгейдо-туранских, девять—степных, три—южнопаlearктических. В основном это фауна туранского происхождения, но обе златки являются восточнокавказскими эндемиками; к сожалению, мы не знаем, насколько они приурочены к солянкам.

Из прочих элементов изучаемого биотопа мы выделим особо фауну верблюжьей колючки; к ней можно причислить:

<i>Sphenoptera scovitzi</i> Fald.	<i>Bruchidius pallidulus</i> Reitt.
<i>Sphenoptera beckeri</i> Dohrn	<i>Lepidotychius sulfureus</i> Fst
<i>Pachybrachys scripticollis</i> Fald.	<i>Lepidotychius morawitzi</i> Beck.
<i>Pachybrachys nigropunctatus</i> Suffr.	

Здесь два вида восточносредиземноморских, четыре — эгейдо-туранских, один вид степной; преобладает туранский элемент. Следует отметить, что обе златки полифаги, но предпочитают верблюжью колючку.

Отдельно мы рассмотрим также пустынных навозников, а именно:

<i>Aphodius diffidens</i> Reitt.	<i>Aphodius suturinigra</i> Schmidt
<i>Aphodius praeustus</i> Ball.	<i>Aphodius fumigatulus</i> Reitt.
<i>Aphodius clathratus</i> Reitt.	<i>Aphodius mendidoides</i> Reitt.
<i>Aphodius aequalis</i> Schmidt	<i>Scarabaeus pius</i> Ill.

В этом списке два вида эндемичных, один—восточносредиземноморский, пять—эгейдо-туранских; здесь опять-таки преобладает туранский элемент, а местные эндемики явно туранского происхождения.

Что же касается остальных форм, то мы их распределим по следующим группировкам:

1. Эндемики

<i>Glaphyrus calvaster</i> Zaitz.	<i>Boromorpha armeniacus</i> Reitt.
<i>Glaphyrus caucasicus</i> Kr.	<i>Calypsoptis caucasica</i> Kr.
<i>Amphicoma eichleri</i> Zaitz.	<i>Coeiopterus armeniacus</i> Wse
<i>Sphenoptera antoniae</i> Reitt.	<i>Ptochus setosus</i> Boh.
<i>Anthrenus zebra</i> Reitt.	<i>Ptochus vittatus</i> Reitt.
<i>Lydus nigricornis</i> Escher.	<i>Tychius reitteri</i> Fst
<i>Lydus reitterianus</i> Sem.	<i>Tychius obductus</i> Hochh.
<i>Belopus armeniacus</i> Motsch.	<i>Sibinia reitteri</i> Desbr.

Хотя все эти виды близки к туранским формам, однако генетическое родство многих из них намечается также с эгейдской фауной.

3. Восточнокавказские виды

<i>Anisoplia parva</i> Kr.	<i>Pimelia capito</i> Kryn.
<i>Arrhaphipterus schelkovnikoffi</i> Reitt.	<i>Oogaster picea</i> Mèn.
<i>Blaps ominosa</i> Mèn.	<i>Tentyria striatopunctata</i> Mèn.
	<i>Hymenalia basalis</i> Fst

4. Панкавказские виды

<i>Myllocerus satunini</i> Suv.	<i>Baris semiopaca</i> Reitt.
<i>Baris suffriani</i> Hochh.	

6. Ирано-закавказские виды

<i>Glaphyrus micans</i> Fald.	<i>Cyphostethe semenovi</i> A. Bog.
<i>Julodis faldermanni</i> Mnnh.	<i>Adesmia maillei</i> Sol.
<i>Microphylla paupera</i> Hampe	<i>Zophosis rugosa</i> Fald.
<i>Ocnere christophi</i> Fst	<i>Ptochus circumcinctus</i> Boh.

7. Араратские виды

<i>Glaphyrus superbus</i> Champ.	<i>Myllocerus damascenus</i> Mill.
----------------------------------	------------------------------------

8. Восточносредиземноморские виды

<i>Helichus angulicollis</i> Reitt.	<i>Larinus curtus</i> Hochh.
<i>Lixus speciosus</i> Mill.	<i>Baris janthina</i> Boh.

10. Древнесредиземноморские виды

<i>Hypocacculus tigris</i> Mars.	<i>Scymnus biguttatus</i> Muls.
<i>Anemia sardoa</i> Gené	<i>Baris picturata</i> Mèn.
<i>Gonocephalum setulosum</i> Fald.	<i>Tychius argentatus</i> Chev.
<i>Opatroides punctulatus</i> Brullè	

11. Средиземноморские виды

<i>Saprinus subnitidus</i> Mars.	<i>Tomoderus compressicollis</i> Motsch.
<i>Pholioxenus quedenfeldti</i> Schm.	<i>Gonocephalum costatum</i> Brullè

12. Эгейдо-туранские виды

<i>Chalcionellus tyrius</i> Mars.	<i>Hedyphanes menetriesi</i> Fald.
<i>Platytomus variolosus</i> Kol.	<i>Catomus antoniae</i> Reitt.
<i>Pentodon latifrons</i> Reitt.	<i>Scleropatrum seidlitzi</i> Reitt.
<i>Pentodon bidens</i> Pall.	<i>Lobodera rufescens</i> Muls.
<i>Polyphylla adpersa</i> Motsch.	<i>Microdera transversicollis</i> Reitt.
<i>Cyphonotus testaceus</i> Pall.	<i>Corticaria aequalis</i> Reitt.
<i>Cyphosoma tataricum</i> Pall.	<i>Scymnus argutus</i> Muls.
<i>Lampetis argentata</i> Mnnh.	<i>Apatophysis caspica</i> Sem.
<i>Attagenus lynx</i> Muls.	<i>Chlorophorus faldermanni</i> Fald.
<i>Mylabris sexmaculata</i> Ol.	<i>Microlarinus rhinocylloides</i> Hochh.
<i>Hedyphanes mannerheimi</i> Fald.	<i>Baris kirschi</i> Fst

13. Степные виды

<i>Broscus cephalotes</i> L.	<i>Endomia unifasciata</i> Boh.
<i>Cymindis decora</i> Fisch.	<i>Mycetocharina orientalis</i> Fst
<i>Cymindis picta</i> Pall.	<i>Exochomus melanocephalus</i> Zubk.
<i>Saprinus cribellatus</i> Mars.	<i>Haltica glycyrrhizae</i> Oglobl.
<i>Hypocaccus speculum</i> Schm.	<i>Phyllotreta fucata</i> Wse
<i>Epicauta erythrocephala</i> Pall.	<i>Bruchidius glycyrrhizae</i> Fahr.
<i>Mylabris scabiosae</i> Ol.	<i>Scheloptus planifrons</i> Fahr.
<i>Mylabris olivieri</i> Bilb.	<i>Hypera distinguenda</i> Boh.
<i>Steropus caspius</i> Stev.	<i>Sibinia staticis</i> Beck.

14. Южнопалеарктические виды

<i>Rhyssemodes orientalis</i> Muls.	<i>Corticaria illaesa</i> Mnnh.
<i>Mylabris calida</i> Pall.	<i>Brumus octosignatus</i> Gebl.

17. Среднеевропейско-кавказские виды

<i>Pachycerus madidus</i> Ol.

19. Палеарктические виды

<i>Helophorus minutus</i> F.

20. Широкораспространенные виды

<i>Saprinus chalcites</i> Ill.	<i>Hybosorus illigeri</i> Reiche
<i>Hister scutellaris</i> Er.	<i>Anisosticta 19-punctata</i> L.

В этом списке, как и в предыдущих, богато выражен туранский элемент, но здесь также хорошо представлен местный эндемизм и кавказская фауна, причем многие из этих форм генетически тяготеют к эгейскому элементу, который представлен довольно богато и несколькими характерными формами (например, среди родов *Glarhugus* и *Cerocosma*). Таким образом, между генетическим спектром эдификаторов и компонентов имеется расхождение, которое можно объяснить допущением, что в долине Аракса сохранились остатки более древней пустынной фауны малоазиатского происхождения, в дальнейшем преобразовавшейся и обогатившейся за счет туранских форм.

Что же касается районирования солянковой пустыни, то ее фауна представляет довольно однородное целое на протяжении своего, правда небольшого, ареала. Однако из НахАССР, особенно из Орду-бадского района, известен ряд видов, не включенных в наш список из-за отсутствия нужных биоценологических данных, но которые, несомненно, принадлежат, по крайней мере частично, к изучаемому биотопу. Поэтому можно полагать, что в видовом составе западной и восточной частей солянковой пустыни долины Аракса существуют некоторые различия. Следует также указать, что вокруг Эчмиадзина обнаружен ряд видов, в том числе и эндемичных, в долине Аракса больше нигде не найденных. К эндемичным формам принадлежат *Glarhugus calvaster*, *Amphicoma eichleri*. *Pharaonus caucasicus* известен от Эчмиадзина до Веди, где он очень обыкновенен в зарослях джузгуна. В целом численность видового состава убывает с востока на запад, а количество эндемиков — с запада на восток.

В. ПУСТЫНЯ КРАСНЫХ ГЛИН

Мы выделим особо группу видов, известных нам в Армении лишь из пустыни красных глин из-за ее большого своеобразия, хотя эта группа и немногочисленна. Прибавим, что многие из этих видов найдены здесь лишь единичными экземплярами; это свидетельствует об их угнетенном состоянии в нынешних условиях обитания, что только отчасти можно приписать антропогенному фактору. К этой группе мы относим:

Эндемики

<i>Amara punctipennis</i> Reitt.	<i>Argoptochus reitteri</i> Form.
<i>Eremodromius takhtajani</i> Khnz.	<i>Araxia mucronata</i> Khnz.
<i>Zyras urartu</i> Khnz.	<i>Cyclobaris richteri</i> Ter-Min.
<i>Melanotus atricapillus</i> Reitt.	<i>Mylacorrhina modesta</i> Khnz.
<i>Acmaeodera fulvinaeva</i> Reitt.	<i>Baris mirifica</i> Khnz.
<i>Nemonyx griseus</i> Reitt.	<i>Rhynchaenus subcinereus</i> Reitt.

В этом списке два вида (2-й и 8-й) принадлежат к эндемичным монотипическим родам, филогенетические связи которых неясны. *S. richteri* самый восточный представитель этого сахарского рода; род *Mylacorrhina* типично эгеидский. *Zygas* лесного происхождения, *Nemopanax*—средиземноморского, а *Amara*—туранского.

Из прочих видов этой пустыни *Zonitis nigricollis* Mén. известен из Джрвежа и восточного Азербайджана (тип), *Tanymecus telephus* Reitt. имеет сходный ареал, *Miccotrogus lederi* Pic принадлежит к эгеидской фауне, *Falagria paevula* Eg. относится к араратской группе, *Astaoderia gibbifera* Mén.—к эгеидо-туранской, *Baris convexicollis* Boh. и *Zabrus morio* Mén.—к степной, *Temnorhinus conicicollis* Ol.—к средиземноморской, *Procas armillatus* F. известен из Западной Европы на запад от Рейна и Еревана, *Nylophilus pruinosus* Kiesw.—южнопалеарктический вид.

Из анализа видового состава нашего списка можно заключить, что пустыня красных глин представляет местный реликт древней, но когда-то обширной формации, заселившейся за счет выходцев из Средиземноморья, но претерпевшей в дальнейшем значительное преобразование и обеднение. Характерно здесь почти полное отсутствие туранского элемента.

Г. УВЛАЖНЕННЫЕ СОЛОНЧАКИ

Наличие неглубоких грунтовых вод обуславливает на некоторых участках пустынь долины Аракса образование своеобразных ценозов, связанных с сильно засоленными водоемами. Многие виды этих ценозов встречаются также в сазах, и мы здесь упомянем лишь те из них, которые наиболее обычны именно у соленых вод. Есть основание полагать, что еще в недалеком прошлом эти ценозы были широко распространены по долине Аракса, но сейчас, в связи с проводимыми мелиоративными работами, они сохранились лишь в некоторых микростациях, которые, вероятно, также скоро исчезнут. Соответственно обеднена и их энтомофауна, так что приводимый нами список должен представлять лишь малую часть этой фауны в прошлом. Этот список можно распределить следующим образом:

1. Эндемики

Tachys tschitscherini Khnz. *Cataphronetis plagiocnema* Khnz.
Amara bradytoides Reitt.

10. Древнесредиземноморские виды

Cicindela melancholica F. *Apotomus testaceus* Dej.
Graniger semelederi Chd. *Zuphium olens* F.
Apotomus rufithorax Pess.

11. Средиземноморские виды

Sibinia meridionalis Bris.

12. Эгеидо-туранские виды

Cicindela deserticola Fald. *Paracymus chaldeolus* Sols.
Pterostichus nitens Chd. *Belopus trogositata* Motsch.
Achenium caucasicum Lap. *Dilamus fausti* Reitt.
Philonthus velatipennis Sols.

13. Степные виды

Pogonus punctulatus Dej. *Brachinus hamatus* Fisch.
Amara convexiuscula Marsh. *Brachinus cruciatus* Quens.
Glycia ornata Klug

14. Южнопалеарктические виды

Acupalpus elegans Dej. *Xyletinus formosus* Mnnh.
Bledius spectabilis Kt.

19. Палеарктические виды

Chlaenius spoliatus Rossi *Pogonus iridipennis* Nic.

В этом списке преобладает туранский элемент, а затем средиземноморский. Что же касается эндемиков, то один из них (*C. plagiocnema*) принадлежит к древнесредиземноморскому роду, а второй (*A. bradytoides*)—туранского происхождения, род *Tachys* распространен широко, но местный эндемик тяготеет к туранской фауне.

В заключение мы приводим сравнительную таблицу всех рассмотренных нами спектров (табл. 2).

В полупустынях Армении преобладают четыре элемента: кавказский в целом (наши группы 1—5, итого 144 вида), восточносредиземноморский (наши группы 6, 7 и 8, итого 111 видов), степной (143 вида) и широко распространенные в пустынях Палеарктики (наши группы 10, 11 и 14, итого 138 видов); несколько беднее эгеидо-туранский элемент (98 видов); остальные группы имеют подчиненное значение. Однако указанные элементы распределены различно по различным спектрам. Так, среднеазиатский элемент пропорционально богаче всего представлен в солянковом пустыне, особенно среди ее эдификаторов, а также в увлажненных солончаках; он относительно гораздо беднее в сложноцветных полупустынях и почти отсутствует в пустынях красных глин, где преобладает кавказский (68%), правда, в ос-

Таблица 2

Фаунистические спектры жесткокрылых пустынь и полупустынь
Армянской ССР

№№ групп	Сложноцветная полупустыня				Соляно-красная пустыня	Пустыня красных глин	Увлажненные солончаки	Итого
	фитофаги	навозники	хищники	итого				
1	32	—	13	45	21	11	3	80
2	5	—	1	6	—	—	—	6
3	13	—	3	16	10	3	—	29
4	17	—	7	24	4	—	—	28
5	—	—	1	1	—	—	—	1
6	18	1	5	24	9	—	—	33
7	9	2	14	25	2	2	—	29
8	26	3	14	43	7	—	—	50
10	8	1	16	25	8	—	5	38
11	20	2	22	44	4	1	—	49
12	19	3	27	49	41	1	7	98
13	61	14	32	107	28	2	6	143
14	12	8	20	40	7	1	3	51
15	3	—	—	3	—	—	—	3
16	25	3	11	39	—	—	—	39
17	18	—	6	24	1	1	—	26
18	8	—	10	18	—	—	—	18
19	32	—	40	72	1	—	2	75
20	1	2	19	22	4	—	—	26
21	—	—	1	1	—	—	—	1
Итого	327	39	261	628	146	22	26	823

новном за счет местных эндемиков, в соляноковой пустыне составляет приблизительно одну четверть всей фауны, а в остальных биотопах гораздо беднее; прибавим, что большая половина этого элемента составлена местными эндемиками. Восточномедиземноморский элемент, наоборот, почти полностью принадлежит к фауне сложноцветных полупустынь, в которой также наиболее богато представлены широко распространенные виды. Эти данные свидетельствуют о различной истории становления этих ценозов, отражающей особый процесс развития каждого из них.

III. АРАКСИНСКАЯ ФРИГАНА

Под этим термином мы понимаем совокупность ксерофитных формаций, покрывающих склоны скелетных гор бассейна Аракса и придающих им столь своеобразный отпечаток. Этот ценоз получил разнообразные наименования, начиная с термина „нагорные ксерофиты“, предложенного Кузнецовым, и кончая выражением „фриганоидная растительность“, на котором остановилась, не без колебаний,

комиссия, разработавшая последнюю карту растительности Кавказа (Тахтаджян и др., 1945).

Араксинская фригана, издавна привлекавшая внимание ботаников своим богатым эндемизмом и хорошо изученная Тахтаджяном (1937), так же, как и солончаки не образует настоящих сообществ, но „бесструктурную группировку растений“ (Тахтаджян), и в ней можно признать лишь условных эдификаторов, каковыми являются виды с мощной корневой системой, способной закрепить осыпи скал.

Тахтаджян различает два типа фриганы: настоящую, растущую на скалистых грунтах, и томилляры, свойственные глинисто-щебнистой почве, однако эти типы отражают, очевидно, лишь эдафические моменты, поэтому мы будем рассматривать эти формации совместно.

Как справедливо указывает Тахтаджян, в Армении фригана является молодым пришельцем, отвоевавшим свою территорию у архевников, а местами даже у леса; в значительной степени этому способствовала деятельность человека. Однако, наряду с доказательствами ее молодости, можно привести и доводы в пользу ее большой древности. Поэтому следует различать две фриганы: молодую, в основном антропогенную, и древнюю. К первой относятся все ксерофильные станции Зангезура и части бассейна Арпы. Ко второй — станции Мегринского района с многочисленными характерными видами, как: *Amygdalus nairica*, *Cousinia meghrica*, *Caragana grandiflora*, *Alcea tabrisiana*, *Asperula glomerata*, *Veronica microcarpa*, *Centaurea aggregata*, *Anthemis Grossheimii*, *Isatis ornithorrhynchus*, *Satureia macrantha*, *Teucrium polium*, *Stachys Schtschegleevii*, *Telephium orientale* etc.

Древними станциями следует также признать южное предгорье бассейна Арпы (эндемик *Cousinia daralaghesisca* и др.) и долину Азата (эндемик *Cousinia armena* и др.).

Видовой состав растений фриганы очень разнообразен и состоит, главным образом, из многолетних двудольных.

Из деревьев и кустов здесь встречаются: миндаль, иволжистая груша, каркас, эфедра, *Cercasus incana*, *C. mahaleb* (на осыпях) и др.

Очень характерны для фриганы колючие подушкообразные полукустарнички; в Армении наиболее обычны траганы, разнообразные *Acantholimon* и *Onobrychis cornuta*. Очень богато представлены губоцветные, особенно типичные для томилляров, как-то *Salvia dracoscephaloides*, *Stachys lanata*, *Eremostachys macrophylla*, *Ziziphora*, *Marrubium*, *Teucrium*, *Thymus*, *Onosma*, *Phlomis*. Можно также указать на многие астрагалы, *Coluteocarpus*, *Artemisia*, *Pyrethrum*, *Lactuca*, *Cousinia*, *Serratula*, *Echinops horridus*, *Cirsium congestum*, *Helichrysum*, *Rubia*, *Silene*, *Satureia*, *Zozimia absinthifolia*, *Bupleurum*, *Astrodaucus*, *Eryngium*, *Ferula*, *Prangos ferulacea*, *Helianthemum*, *Michauxia*, *Alcea*, *Plumbago*, *Galium*, *Glaucium*, *Papaver*, *Orobancha*, *Isatis*, *Eurotia*, *Euphorbia*, *Arenaria*, *Caccinia Rauwolfii*, *Phlomis orientalis*, *Sempervivum*, на многие луковичные и некоторые злаковые.

В противовес ее богатой флоре, фауна фриганы очень бедна и состоит, главным образом, из фитофагов, связанных с определенными растениями. Из олигофагов здесь можно указать:

На *Cerasus mahaleb*

Coenorhinus phryganophilus Khnz. (эндемик).

На диком миндале

<i>Capnodis henningi</i> Fald.	<i>Rhynchites amygdali</i> Khnz.
<i>Anthaxia superba</i> Ab.	<i>Polydrosus astutus</i> Gyll.
<i>Rhynchites zaitzevi</i> Kies.	<i>Anthonomus amygdali</i> Hust.

Кроме этого, на диком миндале развиваются плодовой усач и несколько многоядных златок; эти виды мы рассмотрим с фауной аридного редколесья.

В нашем списке три эндемика, один восточносредиземноморский, один средиземноморский и два эгеидо-туранских вида. Три вида распространены по всей долине Аракса, в том числе и эндемичный *Rh. amygdali*; *Rh. zaitzevi* и *P. astutus* не встречаются в Мергинском районе, тогда как эндемичный *A. superba* известен лишь оттуда;

На *Prangos ferulacea*

<i>Mallosia scovitzii</i> Fald.	<i>Phytoecia manicata</i> Reiche
<i>Mallosia herminae</i> Reitt.	<i>Lixus furcatus</i> Ol.
<i>Mallosia imperatrix</i> Ab.	<i>Lixus obesus</i> Petri

Первые три вида, вероятно, монофаги и принадлежат к типично восточносредиземноморскому роду; первый из них более обычен на западе от реки Раздан, второй в Армении найден лишь к востоку от нее, а третий известен здесь из бассейна Касаха, занимая как бы промежуточный ареал по отношению к двум предыдущим. Три остальных вида полифаги, из них один панакавказский, другой восточносредиземноморский, а третий средиземноморский вид. Кормовое растение *P. manicata* под вопросом.

На эфедре из жесткокрылых известны лишь долгоносики из рода *Охуопух* и родственных родов; из трех видов этих родов, указанных для Армении, нами найден *Perioхуопух lunatus* Reitt., эндемик, очень обычный в апреле во всей долине Аракса, и *Neохуопух massageta* Kirsch, известный из западного Средиземноморья, юга Европейской части СССР, с Кавказа и из Ирана (группа 14).

На трагантах и рогатом эспарцете

<i>Chaetomalachius marginicollis</i> Reitt.	<i>Anthaxia igockii</i> Obenb.
---	--------------------------------

<i>Anthaxia tragacanthi</i> Khnz.	<i>Sitona callosus</i> Gyll.
<i>Neogonus hampei</i> Reitt.	<i>Edmundia claviceps</i> Reitt.
<i>Bruchidius gilvoides</i> Luk. et G.—M.	<i>Tychius bisquamosus</i> Pic
<i>Apion astragali</i> Payk.	

К этому списку следует прибавить несколько видов из рода *Sphenoptera*. Из приведенных нами видов—три эндемичных, три восточнокавказских, один восточносредиземноморский, один европейский и один палеарктический; оба этих последних вида мало характерны для фриганы. Возможно, что к фауне трагантов следует отнести нами не найденного долгоносика *Gyratogaster larinoides* Reitt. (Малая Азия, долина Аракса).

В целом, хотя фауна трагантов в Армении бедна, она в значительной мере самобытна и насчитывает даже эндемичный род (*Edmundia*). Наоборот, на акантолимонах, также считающихся эдификаторами фриганы, нами ни одного характерного жесткокрылого не обнаружено, несмотря на длительные поиски.

Из прочих элементов фриганы эндемичны следующие:

<i>Bembidion ordubadense</i> Khnz.	<i>Heliotaurus emmae</i> Khnz.
<i>Trechus phryganobius</i> Khnz.	<i>Mycetocharina rjabovi</i> Khnz.
<i>Pristonychus onthoporus</i> Khnz.	<i>Luperus perlucidus</i> Khnz.
<i>Apristus zaitzevi</i> Eichl.	<i>Aphthona grossa</i> Khnz.
<i>Glycia onobrychidis</i> Khnz.	<i>Apion chioneum</i> Khnz.
<i>Attumbria femoralis</i> Reitt.	<i>Foucartia conicicollis</i> Reitt.
<i>Catops cribroides</i> Khnz.	<i>Pholicodes araxidis</i> Reitt.
<i>Zyras argus</i> Khnz.	<i>Larinus brevisrostris</i> Hochh.
<i>Pselaphotychus onobrychidis</i> Khnz.	<i>Larinus fucatus</i> Fst
<i>Dasytiscus ruficollis</i> Reitt.	<i>Larinus khnzoriani</i> Ter-Min.
<i>Agrilus araxenus</i> Khnz.	<i>Baris araxicola</i> Reitt.
<i>Globicornis sunica</i> Khnz.	<i>Tychius armeniacus</i> Pic
<i>Lydus caucasicus</i> Maran	<i>Miarus araxidis</i> Reitt.
<i>Mylabris inculta</i> Escher.	

Среди этих видов некоторые должны были образоваться на месте за счет менее сухолюбивых форм, например: *Pristonychus onthoporus* близок к эндемичному *P. piceus*, *T. phryganobius*—к эндемичному лесному *T. infuscatus*, *Luperus perlucidus*—к более влаголюбивому *L. caucasicus*; *Catops cribroides* может считаться промежуточной формой между *C. cribratus* Jeann. и *hybridus* Reitt. из Эрзерума и „Армении“. Вероятно туранского происхождения виды рода *Apion* и *Larinus*, а также *Glycia*. К древним эндемичным формам можно причислить *A. zaitzevi* (на самом деле этот вид следует выделить в самостоятельный род), монотипический род *Pselaphotychus*, лесного про-

исхождения, и *Globicornis sunica* (особый подрод). *Bembidion* тяготеет к иранской фауне, *Agrilus* представляет промежуточную форму между алжирскими и туранскими видами. Происхождение прочих видов менее ясное.

Остальные виды фауны фриганы можно распределить следующим образом:

3. Восточнокавказские виды

<i>Sphenoptera eugenii</i> Jak.	<i>Lytta optabilis</i> Fald.
<i>Sphenoptera hypocrita</i> Mnh.	<i>Hlavena subconstricta</i> Reitt.

4. Панкавказские виды

<i>Danacaea flava</i> Proch.	<i>Bruchidius incipiens</i> Kol.
<i>Sphenoptera subtilis</i> Jak.	<i>Lixus motacilla</i> Boh.

6. Ирано-закавказские виды

<i>Tanyproctus satanas</i> Reitt.	<i>Thelyterotarsus fausti</i> Wse.
<i>Sphenoptera cribrata</i> Fald.	<i>Larinus darsi</i> Redt.

7. Араратские виды

<i>Amphicoma lineata</i> Fald.	<i>Catomus acutangulus</i> Seidl.
<i>Trichodes reitteri</i> Champ.	<i>Catomus hesperidis</i> Reiche
<i>Trichodes heydeni</i> Escher.	<i>Phyllobrotica frontalis</i> Wse.

8. Восточнесредиземноморские виды

<i>Sphenoptera coracina</i> Mén.	<i>Dorcadion mniszehi</i> Kr.
<i>Melibaeus robustus</i> Küst.	<i>Bruchus venustus</i> Fahr.
<i>Plagionotus speciosus</i> Ad.	<i>Baris pertusa</i> Kiesw.

Plagionotus развивается на *Alcea*, а *Baris* на *Isatis*.

10. Древнесредиземноморские виды

<i>Scarabaeus puncticollis</i> Latr.	<i>Macrocoma rubripes</i> Schauff.
--------------------------------------	------------------------------------

11. Средиземноморские виды

<i>Sphenoptera lapidaria</i> Brullé	<i>Bruchidius sericatus</i> Germ.
<i>Aphthona flaviceps</i> Alld.	

12. Эгеидо-туранские виды

<i>Glycia circumdata</i> Reitt.	<i>Sphenoptera oporina</i> Jak.
<i>Cerallus pilosus</i> Reitt.	<i>Sphenoptera foveola</i> Gebl.

<i>Lasioderma costulatum</i> Schils.	<i>Larinus ochroleucus</i> Cap.
<i>Anthrenus picturatus</i> Sols.	<i>Larinus bardus</i> Gyll.
<i>Calyptopsis pulchella</i> Fald.	<i>Bangasternus araxidis</i> Reitt.
<i>Aphthona armenijaca</i> Wse.	<i>Alexiola cuprifera</i> Petri
<i>Cassida undecimnotata</i> Gebl.	<i>Mononychus ireos</i> Pall.

Замечательно нахождение в Армении, на восточном склоне Урцского хребта *A. cuprifera*, образующего здесь особый подвид; типичная форма свойственна Центральной Азии и отделена от армянской дизъюнкцией в 4000 километров.

13. Степные виды

<i>Bembidion menetriesi</i> Kol.	<i>Mylabris pusilla</i> Ol.
<i>Xyletinus sareptanus</i> Kiesw.	<i>Ceutorrhynchus effrons</i> Fst.
<i>Lasioderma thoracicum</i> Mor.	<i>Apion atomarium</i> Kirby
<i>Xyletinus laticollis</i> Duft.	

15. Западнесредиземноморско-кавказские виды

<i>Apion argentatus</i> Gerst.	<i>Larinus rusticanus</i> Gyll.
--------------------------------	---------------------------------

16. Европейские виды

Catops fuscus Panz.

17. Среднеевропейско-кавказские виды

<i>Cycloderes pilosum</i> F.	<i>Lixus lutescens</i> Cap.
------------------------------	-----------------------------

К этому списку следует прибавить несколько златок из рода *Sphenoptera*; поскольку мы могли судить, все златки этого рода, за исключением подрода *Chrysoblemma*, либо характерны для фриганы, либо встречаются также и в полупустыне, по крайней мере в условиях Армянской ССР. К сожалению, эти виды обычно ловятся единичными экземплярами и морфологически очень изменчивы, что, вероятно, можно объяснить большой многоядностью этих златок. Так, в Армении один из немногочисленных обычных видов—*S. glabrata*—часто встречается как на трагантах, так и в стациях, где они полностью отсутствуют, например, к востоку от селенья Веди в зарослях джугуна, растущих в чистом песке. В этой станции эта златка удивительно обильна и изменчива как по габитусу и окраске, так и по структуре покровов.

Принимая во внимание, что из 64 видов рода *Sphenoptera*, указанных для Армении, большинство описано по единичным экземплярам, сейчас невозможно себе составить представление о действительном объеме видового состава этих златок в бассейне Аракса, а тем более, об их биоценологических принадлежностях.

Как бы то ни было, в араксинской фригане сфеноптеры представлены многочисленными эндемичными, иранскими, или араратскими, видами.

Фаунистический спектр араксинской фриганы характеризуется бедностью видового состава, обилием местных эндемиков и преобладанием переднеазиатского и туранского элементов при почти полном отсутствии европейских форм и очень слабой связи с остальными странами Закавказья.

Что же касается районирования территории, то мы здесь можем отметить лишь следующее: наиболее богата фауна фриганы в бассейне Арпы; Мегринский район беден, но отличается наличием одного эндемика (*Anthaxia superba*). Наконец, в Сисианском районе обнаружено два эндемика—*G. sunica* и *H. emmae*. В целом, однако, фауна фриганы приблизительно однородна.

IV. ПРИБРЕЖНЫЕ И ВОДНЫЕ ЦЕНОЗЫ

В эту группировку мы включаем ценозы, связанные с берегами рек, озер, прудов и болот. Обычно такие ценозы расцениваются как интразональные, но в условиях Армянской ССР они, как правило, связаны с определенными ландшафтами. Мы рассмотрим отдельно приречные ценозы, сазы и болота.

1. Приречные ценозы

Характерным эдификатором этих ценозов являются ивовые: ивы и тополя; ивовые встречаются и в других биотопах, например в лесу произрастают козьи ивы и осина; эти породы мы причислим к лесным растениям. Что же касается стоячих вод, то в пределах Армении их берега, как правило, лишены древесной растительности, если только она не посажена искусственно.

Растительность берегов рек значительно меняется с зональностью. В зоне пустынь под пологом ивовых встречаются многие характерные растения, как гребенщик, *Cynanchum acutum*, *Equisetum ramosissimum*, *Typha Laxmannii*, *Scrophularia*, *Calystegia* и др. Соответствующие формации часто называют тугаями. В более мезофильных условиях среды появляются длинностебельчатый дуб, облепиха (*Hipporhae rhamnoides*), в лесной зоне также лещина, кизил и другие породы. В травяном покрове вдоль берегов рек здесь встречаются виды родов *Oenanthe*, *Epilobium*, *Butomus*, *Ranunculus*, *Lythrum* и др.

От тугаев следует отличать галерейные леса, также растущие по поймам рек, но эдификаторами которых являются лесообразующие породы. В Армении галерейных лесов не существует.

2. Сазы

Эдификатором саз является тростник, *Phragmites communis*, предки которого произрастали в долине Аракса уже в миоцене, что свидетельствует о давнишнем существовании здесь соответствующего ценоза. В сазях часто встречаются: *Sium sisaroides*, *Veronica anagallis-aquatica*, *Alisma plantago-aquatica*, *Typha*, *Sparganium*, *Mentha longifolia*, *Roripa islandica*, *Nasturtium officinale*, *Epilobium hirsutum*, *Puccinellia distans*, *Juncus*, *Bolboschoenus*, *Potamogeton*, *Myriophyllum spicatum*, *Lemna minor*, *Schenoplectus* etc.

В Армении заросли тростника встречаются главным образом в пустынных ландшафтах, их флора довольно однообразна, но вокруг этих зарослей можно наблюдать растительность лугового типа, более или менее быстро сменяющуюся полупустынной.

3. Болота

Болота обычно обладают богатыми и своеобразными биоценозами, но в Армении они сохранились в таком незначительном количестве, что едва заслуживают упоминания. В Степанаванском районе в голой степи имеется несколько прудов, заросших кувшинками и лишённых всякой древесной и даже кустарниковой растительности. В лесной зоне отрицательные формы рельефа местами заболочены и там можно найти заросли рогоза, ежеголовника, осок и других характерных растений болот; незначительные заболоченные участки сохранились местами у берегов озера Севан и в Гукасянском районе; наконец, в пустынной зоне существует несколько прудов. В противовес остальным нашим зонам, альпийская зона богата озерами высокогорного типа. Фауну этих озер мы будем рассматривать как элемент альпийских биоценозов, имеющий общее с ними генетическое прошлое.

Ввиду незначительной площади наших болот трудно говорить о местных болотных биоценозах. Но их элементы, особенно в энтомофауне, довольно многочисленны; в большинстве случаев они связаны со степными ландшафтами.

А. ПРИРЕЧНЫЕ ЦЕНОЗЫ

Мы рассмотрим здесь отдельно, с одной стороны, фитофагов, а с другой—прочие элементы ценоза, начиная с фауны ивовых; в наш список не включены те виды этой фауны, которые более характерны для лесной среды.

1. Эндемики

Scymnus plagiatus Wse (на тополе с *Diaspidiotus armeniacus* Borchs.)

Balaninus excellens Khnz. (на иве)

2. Западнокавказские виды

Trichonyx georgicus Motsch. *Phyllobius schneideri* Schils.

Первый из этих видов встречается в тополевых пнях.

4. Панакавказские виды

Zeugophora weisei Reitt. *Eremotes patagiatus* Reitt.

6. Ирано-закавказские виды

Bedelia angustata Lef.

8. Восточномедиземноморские виды

Rhesus serricollis Motsch. *Cryptocephalus variceps* Wse

11. Средиземноморские виды

Melanophila decastigma F. *Mesites cunipes* Boh.
Cryptocephalus macellus Suffr. *Rhyncolus cylindricus* Boh.

12. Эгейско-туранские виды

Melanotus sobrinus Mèn. *Luperus orientalis* Fald.
Ancylochira salomoni Thoms. *Rhynchaenus seriatopilosus* Ter-Min.
Capnodis miliaris Klug

Последний из этих видов найден нами у берега Аракса в Меринском районе на евфратском тополе; до сих пор он был известен лишь по одному экземпляру из Казахстана. Все виды этого списка, кроме четвертого, свойственны тополям.

13. Степные виды

Procaerus transcausicus Strl. *Agrilus lineola* Redt.
Melanotus fusciceps Gyll. *Pachybrachys scriptidorsum* Mars.
Synaptus filiformis F. *Rhyncolus culinaris* Germ.
Eurythyrea aurata Pall. *Megopis scabricorne* Scop.

14. Южнопалеарктические виды

Hylophilus populneus Panz. *Labidostomis pallidipennis* Gebl.

15. Западномедиземноморско-кавказские виды

Tropideres muniti Bed. (в Армении эндемичный подвид *interruptus* Reitt., который развивается также на орехе и плодовых).

16. Европейские виды

Poecilonota variolosa Payk. *Pselaphorhynchites tomentosus* Gyll.
Diaclina testudinea Pill. *Cossonus parallelipedus* Hrbst
Palorus ratzeburgi Wissm. *Magdalis nitidipennis* Boh.
Alphitophagus bifasciatus Say *Rhynchaenus populi* F.
Cyaniris xanthaspis Germ.
Melasoma vigintipunctata L.

17. Среднеевропейско-кавказские виды

Agrilus aurichalceus Redt. *Cossonus linearis* F.
Cryptocephalus ochroleucus Fairm. *Dorytomus schönherri* Fst

18. Европейско-сибирские виды

Hololepta plana Sulz. *Phytodecta viminalis* L.
Trachys minuta L. *Dorytomus validirostris* Gyll.
Neatus picipes Hrbst *Dorytomus hirtipennis* Bed.
Lamia textor L. *Balaninus salicivorus* Payk.
Saperda populnea L.

19. Палеарктические виды

Teretrius picipes F. *Aromia moschata* L.
Elater coenobita Costa *Xylotrechus rusticus* L.
Elater pomorum Hrbst *Plagiodera versicolor* Laich.
Elater praeustus F. *Melasoma populi* L.
Dicerca aenea L. *Chalcoides plutus* Latr.
Ptilinus fuscus Geoffr. *Dorytomus longimanus* Forst.

20. Широко распространенные виды

Alphitobius piceus Ol. *Tribolium madens* Charp.

Эти два вида развезены человеком, но в Армении встречаются и в природе.

Интересен ареал *Elater coenobita*, известного из южной Европы, Закавказья и Дальнего Востока; в Армении этот вид найден в Мерги, в ходах златки *Eurythyrea aurata*, а также в Ленинакане.

В целом фаунистический спектр ивовых в Армении отличается бедностью узкораспространенных видов и обилием широко-распространенных. Совсем иным спектром обладает фауна гребенщика; этот спектр напоминает спектр пустынной фауны и состоит из следующих элементов:

1. Один эндемик—*Sphenoptera hispidula* Reitt.
 3. Один восточнокавказский вид—*Sphenoptera venusta* Jak.
 4. Один панкавказский вид—*Coniatus steveni* Cap.
 8. Один восточносредиземноморский вид—*Cyaniris unipunctata* Ol.
 10. Один древнесредиземноморский вид—*Geranorrhinus pusillus* Motsch.
 11. Четыре средиземноморских вида—*Schistocerus bimaculatus* Ol., *Apion tamarisci* Gyll., *Geranorrhinus rufirostris* Chev., *Nanophyes fausti* Reitt.
 12. Пять эгеидо-туранских видов—*Sphenoptera mesopotamica* Mars., *Hyperaspis transversoguttata* Wse., *Cryptocephalus undatus* Suffr., *Coniatus splendidulus* F., *Nanophyes fausti* Reitt.
 13. Четыре степных вида—*Stylosomus flavus* Mars., *Cryptocephalus tamarisci* Sols., *Coniatus schrenki* Gebl., *Nanophyes languidus* Boh.
 14. Один южнопалеарктический вид—*Liocleonus clathratus* Ol.
 19. Один палеарктический вид—*Halica tamaricis* Schrnk
 20. Один широко-распространенный вид—*Diorhabda elongata* Brullè
- Кроме этого, у комля гребенщиков постоянно встречаются: *Megamecus variegatus* Gebl. (эгеидо-туранский вид) и *Lobodera dilectans* Fald. (степной вид).

Лоху свойствен заболонник *Scolytus jaroshevskii* Shev., эндемичный для долины Аракса, где он обычен. Для Армении указан также *S. kostini* Sokan, который в Средней Азии развивается на лохе.

Фитофаги, связанные с травянистой растительностью, здесь немногочисленны, из них три вида эндемичны, это:

Lixus farinifer Reitt. (на *Libanotis*)

Memptorrhynchus ripicola Khnz.

Gymnetron germari Fst (на *Veronica*)

Из прочих видов один восточнокавказский: *Arthrostenus ignotus* Fst (на *Turpha Laxmannii*).

Один туранский: *Picianus sieversi* Pic, на *Equisetum ramosissimum*

Один вид степной: *Lasioderma obscurum* Sols.

Один вид средневропейско-кавказский: *Pachnephorus villosus* Duft.

Один вид европейский: *Vagous glabrirostris* Hrbst.

К фитофагам принадлежат также корнегрызы, из них один (*Curhopoxia majuzhenkoi* Zaitz.) эндемичен и туранского происхождения. Этот вид известен в трех экземплярах, найденных Малюженко у берега Аракса около селения Алишари в НахАССР. Прочие виды распределяются следующим образом:

3. Восточнокавказские виды

Prionus asiaticus Fald.

4. Панкавказские виды

Anomala abchasica Motsch.

Pachychirus paradoxus Fald.

Melolontha aceris Fald.

Chlorophanus voluptificus Gyll.

8. Восточносредиземноморские виды

Polyphylla olivieri Lap.

12. Эгеидо-туранские виды

Esamus mniszechi Hochh.

Maladera punctatissima Fald.

Agriotes meticulosus Cand.

13. Степные виды

Cardiophorus nigropunctatus
Motsch.

Phalacrus frater Flach

18. Европейско-сибирские виды

Lepyru palustris Scop.

19. Палеарктические виды

Trogoxylon impressum Comoli (известен также из Nearктики).

Для этой фауны характерно обилие узкораспространенных форм и бедность переднеазиатского элемента.

Остальные представители приречной фауны заселяют прибрежные пляжи. Их можно распределить следующим образом:

1. Эндемики

Dyschirius sevanensis Khnz.

Psammobius generosus Reitt.

Harpalus brevisculus Chd.

Rhyssenus reitteri Kosh.

Limnebius setifer Khnz.

Malachius basalis Ab.

Geodromicus convexus Khnz.

Hypolithus araxicola Reitt.

Geodromicus rivularis Khnz.

Hypolithus murinus Reitt.

Geodromicus striatus Khnz.

Anthicus araxicola Reitt.

Actobius nigriceps Gemm.

Corticaria subpilosula Reitt.

Pronomaea araxicola Reitt.

Coccidula lithophiloides Reitt.

В целом фаунистический спектр ивовых в Армении отличается бедностью узкораспространенных видов и обилием широкораспространенных. Совсем иным спектром обладает фауна гребенщика; этот спектр напоминает спектр пустынной фауны и состоит из следующих элементов:

1. Один эндемик—*Sphenoptera hispidula* Reitt.
 3. Один восточнокавказский вид—*Sphenoptera venusta* Jak.
 4. Один панкавказский вид—*Coniatus steveni* Cap.
 8. Один восточномедиземноморский вид—*Cyaniris unipunctata* Ol.
 10. Один древнемедиземноморский вид—*Geranorrhinus pusillus* Motsch.
 11. Четыре средиземноморских вида—*Schistocerus bimaculatus* Ol., *Apion tamarisci* Gyll., *Geranorrhinus rufirostris* Chev., *Nanophyes fausti* Reitt.
 12. Пять эгеидо-туранских видов—*Sphenoptera mesopotamica* Mars., *Hyperaspis transversoguttata* Wse., *Cryptocephalus undatus* Suffr., *Coniatus splendidulus* F., *Nanophyes fausti* Reitt.
 13. Четыре степных вида—*Stylosomus flavus* Mars., *Cryptocephalus tamarisci* Sols., *Coniatus schrenki* Gebl., *Nanophyes languidus* Boh.
 14. Один южнопалеарктический вид—*Liocleonus clathratus* Ol.
 19. Один палеарктический вид—*Haltica tamaricis* Schrnk
 20. Один широкораспространенный вид—*Diorhabda elongata* Brullé
- Кроме этого, у комля гребенщиков постоянно встречаются: *Megamecus variegatus* Gebl. (эгеидо-туранский вид) и *Lobodera dilectans* Fald. (степной вид).

Лоху свойствен заболонник *Scolytus jaroshevskii* Shev., эндемичный для долины Аракса, где он обычен. Для Армении указан также *S. kostini* Sokan, который в Средней Азии развивается на лохе.

Фитофаги, связанные с травянистой растительностью, здесь немногочисленны, из них три вида эндемичны, это:

Lixus farinifer Reitt. (на *Libanotis*)

Memptorrhynchus ripicola Khnz.

Gymnetron germari Fst (на *Veronica*)

Из прочих видов один восточнокавказский: *Arthrostenus ignotus* Fst (на *Typha Laxmannii*).

Один туранский: *Picianus sieversi* Pic, на *Equisetum ramosissimum*

Один вид степной: *Lasioderma obscurum* Sols.

Один вид среднеевропейско-кавказский: *Pachnophorus villosus* Duft.

Один вид европейский: *Vagous glabrirostris* Hrbst.

К фитофагам принадлежат также корнегрызы, из них один (*Cyrtopoxia maluzhenkoi* Zaitz.) эндемичен и туранского происхождения. Этот вид известен в трех экземплярах, найденных Малюженко у берега Аракса около селения Алишари в НахАССР. Прочие виды распределяются следующим образом:

3. Восточнокавказские виды

Prionus asiaticus Fald.

4. Панкавказские виды

Anomala abchasica Motsch.

Pachychirus paradoxus Fald.

Melolontha aceris Fald.

Chlorophanus voluptificus Gyll.

8. Восточномедиземноморские виды

Polyphylla olivieri Lap.

12. Эгеидо-туранские виды

Esamus mniszechi Hochh.

Maladera punctatissima Fald.

Agriotes meticulosus Cand.

13. Степные виды

Cardiophorus nigropunctatus
Motsch.

Phalacrus frater Flach

18. Европейско-сибирские виды

Lepyryus palustris Scop.

19. Палеарктические виды

Trogoxylon impressum Comoli (известен также из Nearктики).

Для этой фауны характерно обилие узкораспространенных форм и бедность переднеазиатского элемента.

Остальные представители приречной фауны заселяют прибрежные пляжи. Их можно распределить следующим образом:

1. Эндемики

Dyschirius sevanensis Khnz.

Psammobius generosus Reitt.

Harpalus brevisculus Chd.

Rhyssenus reitteri Kosh.

Limnebius setifer Khnz.

Malachius basalis Ab.

Geodromicus convexus Khnz.

Hypolithus araxicola Reitt.

Geodromicus rivularis Khnz.

Hypolithus murinus Reitt.

Geodromicus striatus Khnz.

Anthicus araxicola Reitt.

Actobius nigriceps Gemm.

Corticaria subpilosula Reitt.

Pronomaea araxicola Reitt.

Coccidula lithophiloides Reitt.

Все эти виды принадлежат к широко распространенным родам, их происхождение спорное, за исключением первого из них, который близок к *D. caspius*, известному с побережья Каспия.

2. Западнокавказские виды

Lathrobium styliferum Reitt.

3. Восточнокавказские виды

Tachyura decolorata Chd. *Trogophloeus dilaticollis* Epp.
Pselaphus caspius Reitt. *Pachypterus serrulatus* Reitt.

4. Панкавказские виды

Dyschirius hemiolcus Chd. *Heterocerus scutellatus* Motsch.

5. Гиркано-армянские виды

Hypolithus pilosellus Reitt.

6. Ирано-закавказские виды

Bembidion apicale Motsch. *Chlaenius coeruleus* Stev.
Bembidion persicum Mén. *Heterocerus minimus* Kiesw.

7. Арапатские виды

Abacetus quadripustulatus Peyr. *Cardiophorus syriacus* L.
Orectochilus involvens Fald. *Heterocerus obliterated* Kiesw.
Gauropterus sanguinipes Reitt.

8. Восточносредиземноморские виды

Elaphropus caraboides Motsch. *Ataenius horticola* Harold
Harpalus tristis Tschitsch. *Pelochares murinus* Baudi
Homaeotarsus chaudiroi Hochh. *Anthicus ornatus* Truqui
Gauropterus sanguinipennis Kol. *Loberogosmus fasciatus* Kol.

10. Древнесредиземноморские виды

Ophonus hirsutulus Dej. *Bledius fossor* Er.
Egadroma marginata Dej. *Philonthus dimidiatipennis* Er.
Platyтарus famini Dej. *Cnemeplatia atropos* Costa
Trogophloeus mannerheimi Kol. *Scymnus testaceus* Motsch.
Trogophloeus politus Kiesw.

11. Средиземноморские виды

Bembidion leucoscelis Chd. *Scydmaenus cornutus* Motsch.
Bembidion latiplaga Chd. *Ochtebius foveolatus* Germ.
Bembidion siculum Dej. *Bledius verres* Er.
Tachys micros Fisch. *Scopaeus debilis* Hochh.
Apristus subaeneus Chd. *Pseudobium labile* F.
Ancyrophorus emarginatus Fauv. *Aleochara laticornis* Kr.
Trogophloeus dilatatus Er. *Georyssus costatus* Er.

12. Эгейдо-туранские виды

Cicindela caucasica Ad. *Philonthus formosus* Motsch.
Hemiolax morio Mén. *Heterothops laeticolor* Reitt.
Chlaenius steveni Quens. *Exaesiopus atrovirens* Rchdt
Chlaenius flavipes Mén. *Heterocerus euphraticus* Kiesw.
Lamprias punctata Gebl. *Dryops caspius* Mén.
Metabletus paracentesis Motsch. *Notoxus excisus* Küst.
Pselaphopterus kubischekiae Reitt. *Tomarus pilifer* Reitt.
Trogophloeus kiesenwetteri Hochh.

13. Степные виды

Cicindela fischeri Ad. *Ochtebius marinus* Payk.
Omophron limbatum F. *Trogophloeus arcuatus* Steph.
Clivina ypsilon Dej. *Bledius tricornis* Hrbst
Dyschirius punctatus Dej. *Paederus rubrothoracicus* Goeze
Dyschirius bonellii Putz. *Scopaeus minimus* Er.
Dyschirius ruficornis Putz. *Philonthus rufimanus* Er.
Bembidion quadricolle Motsch. *Georyssus laesicollis* Germ.
Bembidion testaceum Duft. *Cantharis quadripunctata* Müll.
Tachys quadrisignata Duft. *Charopus thoracicus* F.
Pterostichus subcoeruleus Quens. *Notoxus hirtus* Laf.
Chlaenius chrysothorax Kryn. *Anthicus biformis* Motsch.
Demetrius monostigma Sam. *Scleropatrum brevisculum* Reitt.
Mastax thermarum Stev. *Cryptophagus skalitzkyi* Reitt.

14. Южнопалеарктические виды

Scarites terricola Bon. *Scopaeus gracilis* Sperk.
Tachyura quadrisignata Duft. *Falagria thoracica* Curt.
Peryleptus areolatus Creutz. *Notoxus brachycerus* Fald.

15. Западномедиземноморско-кавказские виды

<i>Brachygluta guillemardi</i> Sauley	<i>Thinobius obscurus</i> Epp.
<i>Trogophloeus apicalis</i> Er.	<i>Bledius angustus</i> Muls.

16. Европейские виды

<i>Dyschirius lucidus</i> Putz.	<i>Medon bicolor</i> Ol.
<i>Asaphidion flavipes</i> L.	<i>Aleochara crassicornis</i> Lac.
<i>Bembidion punctulatum</i> Drap.	<i>Psammobius sulcicollis</i> Ill.
<i>Bembidion azureum</i> D. Torre	<i>Hypolithus dermestoides</i> Hrbst
<i>Limnebius atomus</i> Duft.	<i>Limnichus pygmaeus</i> Duft.
<i>Bledius dissimilis</i> Er.	<i>Helmis maugei</i> Bed.
<i>Bledius crassicornis</i> Boisd.	<i>Limnius tuberculatus</i> Müll.
<i>Oxytelus pumilus</i> Er.	<i>Anthicus flavipes</i> Panz.

17. Среднеевропейско-кавказские виды

<i>Tachyura sexstriata</i> Duft.	<i>Bledius tibialis</i> Er.
<i>Lionychus quadrillum</i> Duft.	<i>Lathrobium bicolor</i> Er.
<i>Ochthebius aeneus</i> Steph.	<i>Stenelmis consobrina</i> Duft.
<i>Stilicus mixtus</i> Lohse	

18. Европейско-сибирские виды

<i>Callistus lunatus</i> F.	<i>Scopaeus minutus</i> Er.
<i>Trogophloeus impressus</i> Lac.	<i>Limnichus sericeus</i> Duft.
<i>Stenus ater</i> Mnnh.	

19. Палеарктические виды

<i>Baudia peltata</i> Panz.	<i>Philonthus fulvipes</i> F.
<i>Laccophilus hyalinus</i> Deg.	<i>Philonthus tenuis</i> F.
<i>Trogophloeus rivularis</i> Motsch.	<i>Tachyusa coarctata</i> Er.
<i>Oxytelus tetracaratus</i> Block	<i>Hypocaccus rugifrons</i> Payk.
<i>Bledius nanus</i> Er.	<i>Georyssus crenulatus</i> Rossi
<i>Bledius atricapillus</i> Germ.	<i>Aphodius plagatus</i> L.
<i>Bledius fracticornis</i> Payk.	<i>Heterocerus fenestratus</i> Thnb.
<i>Scopaeus laevigatus</i> Gyll.	<i>Aglenus brunneus</i> Gyll.
<i>Astenus angustatus</i> Payk.	<i>Semiadalia undecimnotata</i> Schneid.

20. Широко распространённые виды

<i>Bembidion niloticum</i> Dej.	<i>Trogophloeus bilineatus</i> Steph.
<i>Platystethus cornutus</i> Grav.	<i>Trogophloeus exiguus</i> Er.

<i>Neobisnius procerulus</i> Grav.	<i>Corticaria serrata</i> Payk.
<i>Atanygnathus terminalis</i> Er.	<i>Corticaria fulva</i> Commoli
<i>Notoxus trifasciatus</i> Rossi	

Ареал первого из этих видов своеобразен (Египет, Передняя и Средняя Азия, Кавказ, Индия, Филиппины, Китай, Япония, Египет).

В целом фаунистический спектр фауны приречных пляжей можно охарактеризовать следующим образом:

Богатый местный эндемизм, генетически ближе всего стоящий к средиземноморской фауне, главным образом среди очень древних родов.

Ничтожное влияние кавказского, иранского и эгейского элементов, гораздо более значительное—туранского.

Средиземноморский элемент представлен богато, в том числе и видами с разорванным ареалом; один из этих видов известен лишь из Корсики и долины Аракса.

Большинство видов распространено широко, по крайней мере по Европе.

В целом можно допустить, что эта фауна возникла из древнего средиземноморского очага и обогатилась в дальнейшем за счет пришельцев из Средней Азии и с севера.

Что же касается районирования приречных ценозов, то их можно разделить на два округа:

1. Округ северной Армении, отличающийся бедностью фауны и отсутствием эндемичных форм. Однако только здесь, в Армении, найдены: *Dyschirius hemiolcus* (также на озере Севан), *Pseudobium labile*, *Georyssus crenulatus*.

2. Округ бассейна Аракса: здесь наиболее богата фауна берегов самого Аракса, в особенности в Мегринском районе, затем берегов Арпы; однако вряд ли возможно расчленить этот округ на ряд подчиненных единиц.

Б. С А З Ы

Почти все заросли тростников, сохранившиеся в Армении, находятся в долине Аракса; наиболее значительные из них расположены вокруг озера Айгерлич, где природа существенно преобразована человеком, что привело к сильному обеднению местной фауны. Большие заросли тростника имелись раньше у станции Араздаян и местами около озера Севан, но они сейчас почти полностью уничтожены. Фауну саз можно распределить следующим образом:

1. Эндемики

<i>Amara strandi</i> Lutshn.	<i>Pronomaea subterranea</i> Khnz.
<i>Lepidolimus nanus</i> Khnz.	<i>Helophorus araraticus</i> Khnz.

Dolichopyga sieversi Gnglb. *Cycloderes armeniacum* Khnz.
Donacia fastuosa Khnz. *Ita kirschi* Tourn.

Большинство этих видов средиземноморского происхождения, но Амага, вероятно, бореального происхождения, а *Dolichopyga*—эгейского. Радужница, выделенная в особый подрод, очевидно, древний местный элемент, как и *Pronotaea*, принадлежащая к роду, широко распространенному за пределами Палеарктики и, вероятно, тропического происхождения.

3. Восточнокавказские виды

Berosus lenkoranus Kuw. *Asmenychus caucasicus* Heyd.
Stenalia araxicola Khnz.

4. Панкавказские виды

Arthrostenus fullo Stev. *Bagous minutus* Hochh.

7. Араратские виды

Anthicus rhagis Mars.

8. Восточносредиземноморские виды

Brachinus bayardi Dej. *Anthicus cerastes* Truqui
Enochrus caspius Kuw. *Airaphilus siculus* Reitt.

10. Древнесредиземноморские виды

Tachys scutellaris Steph. *Falagria splendens* Kr.
Dichotrichus ustulatus Dej. *Heteroderes crucifer* Rossi
Bidessus signatellus Klug *Migneauxia crassiuscula* Aubé

11. Средиземноморские виды

Pterostichus elongatus Duft. *Cardiophorus ruficruris* Brullé
Zuphium chevrolati Lap. *Melanophthalma fuscipennis* Mnnh.
Hapalochrus flavolimbatus Muls. *Gymnetron melinum* Reitt.

12. Эгейдо-туранские виды

Amara fedtschenkoi Tschitsch. (=armeniaca Lutshn.)
Platyprosopus elongatus Mnnh. *Throscus turkestanicus* Reitt.
Emmepus arundinaceus Motsch. *Heteroderes candezei* Reitt.

Heteroderes bicarinatus Reitt. *Coccidula unicolor* Reitt.
Anthicus ataensis Pic *Hydronomus sinuaticollis* Fst

13. Степные виды

Stenolophus steveni Kryn. *Telmatophilus brevicollis* A.
Anisodactylus pseudoaeneus Dej. *Plateumaris braccata* Scop.
Limnebius truncatellus Thoms. *Pachnephorus canus* Wse
Reichenbachia melina Sols. *Epithrix pubescens* Koch
Brachygluta furcata Motsch. *Chloëbius immeritus* Boh.
Staphylinus pliginskyi Bernh. *Lixus caucasicus* Petri
Hydrophilus flavipes Stev. *Sphenophorus piceus* Pall.
Heteroderes rossii Germ.

14. Южнопалеарктические виды

Cicindela lunulata F. *Brachinus exhalans* Rossi
Daptus vittatus Fisch. *Bidessus nasutus* Sharp
Demetrias imperialis Germ. *Gaurodytes conspersus* Marsh.
Siagona depressa F. *Platyprosopus bagdadensis* Stierl.

16. Европейские виды

Demetrias atricapillus L. *Corylophus cassidoideus* Marsh.
Brachygluta haematica Reichb. *Orthoperus atomus* Gyll.
Throscus obtusus Curt. *Pria dulcamariae* Scop.
Dryops rufipes Kryn. *Pachnephorus tessellatus* Duft.
Telmatophilus typhae Fall. *Amalorrhynchus melanarius* Steph.

17. Среднеевропейско-кавказские виды

Cerapheles terminatus Mén. *Psammoecus bipunctatus* F.

18. Европейско-сибирские виды

Bembidion octomaculatum Goeze *Cryptocephalus janthinus* Germ.
Hydroporus angustatus Strm *Chrysomela polita* L.
Stenus salinus Bris. *Cassida beroliniensis* Suffr.

19. Палеарктические виды

Bembidion varium Ol. *Odacantha melanura* L.
Bembidion dentellum Thunb. *Laccophilus minutus* Strm.
Chlaenius tristis Schall *Bidessus pusillus* Grav.

Coelambus impressopunctatus Schall	Anacaena limbata F. Enochrus melanocephalus Ol.
Troglophloeus pusillus Grav.	Hydrous piceus L.
Dolicaon biguttulus Lac.	Donacia clavipes F.
Cryptobium fracticorne Payk.	Mantura rustica L.
Acylophorus glaberrimus Hrbst	Longitarsus lycopi Foudr.

Нахождение в сазах Айгерлица бореального вида—*Hydroporus angustatus*—довольно неожиданно; прибавим, что единственный найденный там экземпляр, определенный Зайцевым, мало похож на своих северных сородичей.

Интересно распространение *Acylophorus glaberrimus*; этот вид известен из Средиземноморья, средней Европы, юга Европейской части СССР, Кавказа, США и Мексики. В условиях средней Европы он часто встречается в торфяных болотах, в Средиземноморье— у устьев рек, в Армении—в сазах и у берега Аракса; экология его неизвестна.

Для фаунистического спектра армянских саз характерно обилие эндемиков, особенно если учесть, что большинство из них обнаружено лишь недавно и что их число сможет обогатиться в дальнейшем; крайняя бедность закавказского и переднеазиатского элемента, обилие туранских и южнопалеарктических форм.

В целом почти всю эту фауну можно вывести частично из Средиземноморья и частично из Средней Азии, причем для многих из здесь встречающихся широкораспространенных видов сазы могли служить исходным биотопом.

В. БОЛОТА

В Армянской ССР немногочисленные сохранившиеся болота преобразованы человеком настолько, что от болотной энтомофауны остались лишь следы; так, наиболее обширные из наших болот, располагавшиеся вокруг озера Гилли на восток от Севана и у Артанышского полуострова, совершенно высохли в связи с понижением уровня озера; значительно заболоченные участки на север от Арпа-лич сейчас затоплены из-за искусственного повышения уровня этого озера; долина Мармарика, где имелся ряд заболоченных участков, сейчас полностью осушена. Так как в этих болотах до их исчезновения почти никаких сборов жесткокрылых не производилось, то их бывшая фауна никогда не сможет быть выяснена. Сейчас в болотах Армении нам известны следующие виды:

1. Эндемики

Lathrimaeum melanochromum Khnz.

Этот вид найден нами у берега озера Севан, его приуроченность к болотной фауне сомнительна; возможно, что это исходно лесной вид.

2. Западнокавказские виды

Agonum hexacoelum Chd.

Этот вид, вероятно, бореального происхождения, он распространен по центральному Закавказью.

3. Восточнокавказские виды

Stenichnus ellipticus Reitt.

Найден под камнем у края болота.

4. Панкавказские виды

Coelambus armeniacus Zaitz. *Hydaticus schelkovnikovi* Zaitz.

Оба этих вида водные и известны: первый— „из горнолесной зоны Закавказья и северной Турции“ (Зайцев), а второй—главным образом из Армении, откуда оба этих вида и описаны.

11. Средиземноморские виды

Bembidion rivulare Dej.
Hydroporus jonicus Mill.

Paederus meridionalis Fauv.
Enochrus agrigentinus Rottb.

13. Степные виды

Dyschirius intermedius Putz.
Amara chaudi Putz.
Haliplus lineaticollis Marsh.
Noterus clavicornis Dej.
Dytiscus dimidiatus Brgst.
Hydrophilus sartus Sem.

Enochrus quadripunctatus Hrbst
Atomaria rubricollis Bris.
Chaetocnema coyei Allard
Limnobaris sculpturata Fst
Phytobius granatus Gyll.

14. Южнопалеарктические виды

Peltodytes caesus Duft.
Laccophilus variegatus Strin
Coelambus confluens F.

Medon melanocephalus F.
Chaetocnema conducta Motsch.

16. Европейские виды

Bembidion guttula F.

Helochares griseus F.

Diachromus germanus L.	Cateretes pedicularius L.
Gaurodytes nebulosus Forst.	Scirtes orbicularis Panz.
Limnebius papposus Muls.	Ephistemus globulus Payk.
Olophrum assimile Payk.	Prasocuris junci Brahm
Medon piceus Kr.	Phytonomus trilineatus Marsh.
Hydrochus elongatus Schall.	Hydronomus alismatidis Marsh.
Hydrobius subrotundatus Steph.	Gymnetron veronicae Germ.
Enochrus fuscipennis Thoms.	

17. Среднеевропейско-кавказские виды

Brachygluta xanthoptera Reichb.	Cateretes rufilabris Latr.
Actobius subopacus Hochh.	Chaetocnema procerula Rosenh.

18. Европейско-сибирские виды

Carabus clathratus L.	Megarthus affinis Mill.
Bembidion obliquum Strm	Hydrophilus caraboides L.
Tachys bistriatus Duft.	Hydrous aterrimus Eschsch.
Stenolophus discophorus Fisch.	Heterocerus fuscus Kiesw.
Acupalpus exiguus Dej.	Donacia versicolora Brahm
Agonum livens Gyll.	Donacia bicolora Zschach.
Agonum versutum Gyll.	Donacia thalassina Germ.
Agonum thoreyi Dej.	Donacia vulgaris Zschach.
Haliplus ruficollis Dej.	Donacia cinerea Hrbst
Colymbites fuscus L.	Lema puncticollis Curt.
Dytiscus circumflexus F.	Phyllobrotica quadrimaculata L.
Stenus bupthalmus Grav.	Phyllotreta ochripes Curt.
Lathrobium elongatum L.	Litodactylus leucogaster Marsh.
Lathrobium longulum Grav.	Rhinoncus inconspectus Hrbst

19. Палеарктические виды

Elaphrus uliginosus F.	Ilibius fuliginosus F.
Elaphrus cupreus Duft.	Graphoderes austriacus Strm
Dyschirius arenosus Steph.	Graphoderes cinereus L.
Dyschirius aeneus Dej.	Graphoderes zonatus Hoppe.
Dyschirius globosus Hrbst	Rhantus notatus F.
Bembidion minimum F.	Rhantus bistriatus Brgstr.
Amara similata Gyll.	Acilius sulcatus L.
Pterostichus vernalis Panz.	Dytiscus marginalis L.
Synuchus nivalis Panz.	Gyrinus distinctus Aubé
Panagaeus crux major L.	Bryaxis longicornis Leach.
Hygrotus inaequalis Klug	Stenus providus Er.

Stenus palliditarsis Steph.	Chaetarthria seminulum Hrbst
Paederus litoralis Grav.	Berosus signaticollis Charp.
Lathrobium fulvipenne Grav.	Berosus luridus L.
Gauropterus fulgidus F.	Atomaria atricapilla Steph.
Leptacinus batychrus Gyll.	Atomaria analis Fr.
Tachyporus pusillus Grav.	Atomaria linearis Steph.
Tachyporus nitidulus F.	Plateumaris sericea L.
Tachyporus chrysomelinus L.	Galerucella calmarimensis L.
Spercheus emarginatus Schaum	Cassida denticollis Suffr.
Hydrobius fuscipes L.	Cassida vibex L.
Enochrus testaceus F.	Notaris bimaculatus F.
Enochrus bicolor F.	Phytobius quadrituberculatus F.

20. Широко распространённые виды

Tachyporus hypnorum F.	Coelostoma orbiculare F.
------------------------	--------------------------

В целом фауна болот Армении представляется как обеднённая европейская фауна, с легкой примесью более южных форм и нескольких более узкораспространённых видов, в основном среди водных жуков.

Таблица 3
Фаунистические спектры жесткокрылых прибрежных биоценозов Армении

№№ групп	Приречные	Сазы	Болота	Итого
1	23	8	1	32
2	3	—	1	4
3	7	3	1	11
4	9	2	2	13
5	1	—	—	1
6	5	—	—	5
7	5	1	—	6
8	12	4	—	16
10	10	6	—	16
11	22	6	4	32
12	31	9	—	40
13	43	15	11	69
14	9	8	5	22
15	5	—	—	5
16	27	10	17	54
17	12	2	4	18
18	15	6	28	49
19	32	17	46	95
20	12	—	2	14
Итого	283	97	122	502

В заключение этого раздела мы даем таблицу (табл. 3) спектров прибрежных ценозов, из которой явствует полное различие в составе элементов спектра болот, с одной стороны, и саз и приречных ценозов— с другой.

V. РЕДКОЛЕСЬЕ

В редколесьях мы различаем: светлые леса, шибляки, аридные редколесья.

Под довольно расплывчатым термином «светлые леса» мы здесь будем понимать редколесья, эдификаторы которых состоят из широколиственных пород, при низкой полноте древостоя (ниже 0,5). В таких лесах часто хорошо развит кустарниковый ярус. Можно здесь различать две формации: изреженные дубняки и розоцветные редколесья.

Первая формация широко распространена в бассейне Аракса, на горных отрогах долин Касаха и Раздана, в верховьях Арпы и ее притоков, а также в нижнем Зангезуре (Мегринский район, долины Цава и Вохчи). Эти леса часто разрастаются на месте неумело вырубленных дубрав и носят тогда порослевый характер, но они местами образуют естественные насаждения, а в южном Зангезуре обычны заросли араксинского дуба, приуроченного лишь к этой формации.

Кустарниковый ярус состоит обычно из роз и таволги, местами встречается скумпия (*Cotinus coggygia*) и другие кустарники, в травяном покрове изобилуют злаки, особенно *Andropogon ischaemum*, и клевер *Trifolium canescens*, очень обычный в Зангезуре. Изредка вместо дуба преобладающей породой становится ясень, обычны также клен грузинский, боярышники, карагач и даже каркас.

Розоцветные редколесья часто окаймляют зону фриганы и распространены в бассейнах рек Азат, Веди и Арпа. Здесь обычны: *Prunus divaricata*, *Malus orientalis*, *Viburnum lantana*, *Rosa*, *Rhamnus cathartica*, *Lonicera caucasica*, *Pyrus salicifolia*, *Cerasus macrocarpa*, *Crataegus orientalis*, *Spiraea hypericifolia*, *Fraxinus*, клены, кизил, свидина (*Svida* (= *Cornus*) *australis*), в травяном покрове часто встречаются ковыль и *Purethrum myriophyllum*. Иногда растительность развивается так пышно, что образует непроходимые заросли.

Термин «шибляк» пришел к нам с Балканского полуострова, где он разными ботаниками применяется разно. Здесь мы будем его понимать в самом узком смысле, как заросли держи-дерева (*Paliurus Spina-Christi*).

Шибляки принадлежат к древним формациям, и предки держи-дерева известны из меловых отложений Армении. В Армении и во всем Закавказье шибляк произрастает вдоль нижней опушки леса, образуя довольно постоянный горизонт, если только он не уничтожается человеком. У нас он обычен в лесных районах северной Армении и в Зангезуре и возникает часто на месте вырубленных лесов. В большинстве случаев он, как и фригана, молодого и антропогенного происхождения, но в южном Зангезуре есть и древние станции шибляка.

Вместе с держи-деревом встречаются деревья и кустарники, свойственные всем нашим редколесьям, но некоторые из них типичны именно

для этой формации. В Армении таковыми являются пузырник (*Colutea cilicica*) и гранат (*Punica granatum*), обычен здесь также грузинский клен, *Rhus coriaria* и др.

Травяной покров мало характерен, здесь преобладают злаки, зонтичные (*Daucus*, *Astrodaucus*) и сложноцветные (*Centaurea ovina*, *C. solstitialis*, *C. Sosnowskyi*, *Xeranthemum squarrosum*, *Leucanthemum*).

Аридные редколесья состоят из хвойных (арчевники) и лиственных пород.

Арчевые редколесья в Армении распространены главным образом в ущельях рек Азат, Арпа и ее притоков, Агстева, Дебеда, в Мегринском районе и по Гюнейскому берегу озера Севан. Они обладают, как правило, низкой полнотой и слабым бонитетом. По данным Ивановой (1946), они почти не возобновляются, что связано с их современными условиями произрастания; нормальное возобновление возможно только при значительной густоте древостоя и при заглушении травяного покрова. Можно полагать, что в прошлом наши арчевники образовали именно такие «леса» и покрывали обширные пространства. Однако местами можно наблюдать возобновление арчи и в наших редколесьях. В Армении эдификатором арчевников являются можжевельники: *Juniperus foetidissima* и *J. polycarpos*.

Лиственные аридные редколесья распространены в тех же станциях, как и арчевники, но только в низменных участках со сравнительно мягким климатом. В древостое встречаются: кедровое дерево (*Pistacia turtica*), *Amygdalus Fenzliana*, *Rhamnus Pallasii*, *Cerasus incana*, кизильник, каркас и др. Кустарники мало характерны, травяной покров всецело состоит из элементов фриганы и степи.

Большинство ботаников приписывает аридным редколесьям средиземноморское происхождение, однако Д. И. Сосновский сравнивал их с африканскими саваннами.

Фауна жесткокрылых редколесий Армянской ССР довольно богата. Мы сначала рассмотрим фауну, связанную с древесными породами, учитывая при этом лишь олигофагов; эта фауна немногочисленна.

На клене нам известен лишь один вид (*Bradybatus grandis* Ter-Min.), который встречается во всей долине Аракса от Гехарда до Мегри; этот вид, очевидно, приурочен к грузинскому клену.

На каркасе нам также известен лишь один вид (*Anthonomus königi* Pic), развивающийся в его плодах и обнаруженный в Грузии, Нахичеванской АССР, (Ордубад) и в северной Армении около Ахталы.

На ясеневых встречаются два вида.

Lignyodes enucleator Panz. (палеарктический вид)

Hylesinus oleiperda F. (европейский вид)

Кроме этого, на этой породе развиваются несколько, очевидно спе-

цифических, точильщиков и короедов, которых мы относим к лесной фауне.

На дубе развивается довольно богатая энтомофауна, частично более характерная для леса; к фауне редколесья мы относим:

<i>Nalanda aeneicollis</i> Vill.	<i>Coeliodes dryados</i> Gmel.
<i>Agrilus biguttatus</i> F.	<i>Coeliodes trifasciatus</i> Bach
<i>Cerambyx cerdo</i> L.	<i>Coeliodes erythroleucus</i> Gmel.
<i>Cerambyx miles</i> Bon.	<i>Coeliodes rubricus</i> Gyll.
<i>Lasiorynchites cavifrons</i> Gyll.	<i>Balaninus venosus</i> Grav.
<i>Lasiorynchites sericeus</i> Hrbst	<i>Balaninus glandium</i> Marsh.
<i>Coenorrhinus aeneovirens</i> Marsh.	<i>Magdalis flavicornis</i> Gyll.
<i>Involvulus pubescens</i> F.	<i>Rhynchaenus pilosus</i> F.
<i>Attelabus nitens</i> Scop.	<i>Rhynchaenus quercus</i> L.
<i>Gasterocercus depressirostris</i> F.	<i>Rhynchaenus avellanae</i> Don.
<i>Coeliodes ruber</i> Marsh.	

Из этих видов один восточномедиземноморский, два средиземноморских, два степных, один южнопалеарктический, одиннадцать европейских, три средневропейско-кавказских, один европейско-сибирский. Таким образом, эта фауна состоит исключительно из видов, широко распространенных по крайней мере в Европе.

Фауна ильмовых небогата, она состоит лишь из олигофагов, местами значительно повреждающих эти деревья; сюда относятся:

<i>Lebia scapularis</i> Geoffr.	<i>Magdalis serricollis</i> Reitt.
<i>Lampra mirifica</i> Mars.	<i>Rhynchaenus saltator</i> Geoffr.
<i>Anthaxia intermedia</i> Obenb.	<i>Scolytus orientalis</i> Reitt.
<i>Aulonium trisulcum</i> Geoffr.	<i>Scolytus fasciatus</i> Reitt.
<i>Saperda punctata</i> L.	<i>Pteleobius vittatus</i> F.
<i>Galerucella luteola</i> Müll.	<i>Pteleobius kraatzi</i> Eichh.
<i>Magdalis armigera</i> Geoffr.	

Кроме этого, на ильмовых развиваются четыре вида, более характерных для лесной фауны (*Anthaxia manca*, *Scolytus scolytus*; *S. laevis*, *S. rugmaeus*).

В нашем списке один вид эндемичен, один панкавказский, один эгеидо-туранский, три степных, пять европейских, один европейско-сибирский, один палеарктический.

Фауна кевогого дерева в Армении насчитывает лишь три вида, встречающихся здесь всюду, где растет их хозяин; это:

- Carpodis cariosa* Pall. (восточномедиземноморский вид)
- Chaetoptelius vestitus* Rey (древнемедиземноморский вид)
- Carphoborus perrisi* Rey (степной вид)

На арче в Армении нам известно шесть видов, а именно:

<i>Anthaxia discicollis</i> Lap.	<i>Phloeosinus bicolor</i> Brullé
<i>Anthaxia caucasica</i> Ab.	<i>Phloeosinus thuyae</i> Perr.
<i>Semanotus ruscicus</i> F.	<i>Phloeosinus transcaspicus</i> Sem.

Все эти виды, кроме последнего, известны из долины Аракса; в северной Армении не найдены *S. ruscicus* и *P. thuyae*. В этом списке один вид панкавказский, один средиземноморский, один эгеидо-туранский, два степных и один европейский.

Фауна розоцветных богата, особенно если к ней отнести ряд златок из рода *Anthaxia*, которые связаны с редколесьем и заселяют древесину очень разнообразных пород, но предпочитают розоцветные. С этой оговоркой мы можем составить следующий список:

<i>Anthaxia flavicomis</i> Ab.	<i>Coenorrhinus aequatus</i> L.
<i>Anthaxia tractata</i> Ab.	<i>Coenorrhinus ruber</i> Fairm.
<i>Anthaxia bicolor</i> Fald.	<i>Involvulus coeruleus</i> Deg.
<i>Anthaxia muliebris</i> Obenb.	<i>Involvulus hungaricus</i> Füssly
<i>Anthaxia holoptera</i> Obenb.	<i>Rhynchites bacchus</i> L.
<i>Anthaxia ephippiata</i> Redt.	<i>Rhynchites lenaeus</i> Fst
<i>Anthaxia brevis</i> Lap.	<i>Rhynchites auratus</i> Scop.
<i>Anthaxia passerinii</i> Pecch.	<i>Rhynchites giganteus</i> Kryn.
<i>Anthaxia krüperi</i> Gnglb.	<i>Rhynchites macrocarpa</i> T-Min.
<i>Anthaxia mirabilis</i> Zhich.	<i>Anthonomus pomorum</i> L.
<i>Anthaxia sponsa</i> Kiesw.	<i>Anthonomus spilotus</i> Redt.
<i>Tropeopeltis anthaxoides</i> Reitt.	<i>Anthonomus rufus</i> Gyll.
<i>Lampra bella</i> Gory	<i>Anthonomus piri</i> Boh.
<i>Carnodis tenebrionis</i> L.	<i>Magdalis cerasi</i> L.
<i>Carpodis porosa</i> Kug.	<i>Rhamphus pulicarius</i> Hrbst
<i>Perotis lugubris</i> F.	<i>Scolytus rugulosus</i> Ratz.
<i>Cerambyx dux</i> Fald.	<i>Scolytus mediterraneus</i> Egg.
<i>Coenorrhinus interpunctatus</i> Steph.	<i>Scolytes mali</i> Bechst.
<i>Coenorrhinus pauxillus</i> Germ.	

В этом списке три местных эндемика, явно тяготеющих к средиземноморской фауне, один западнокавказский вид, два ирано-закавказских, восемь восточномедиземноморских, два средиземноморских, один эгеидо-туранский, семь степных, четыре южнопалеарктических, один западносредиземноморско-кавказский, шесть европейских и три палеарктических. В целом преобладает восточномедиземноморский элемент.

Остальную фауну редколесий Армении можно разделить на фауну аридных редколесий, встречающихся, как правило, ниже зоны дуба, фауну шибляка и фауну светлых лесов.

Фауну аридных редколесий можно распределить следующим образом:

1. Эндемики

<i>Claviger antoniae</i> Reitt.	<i>Airaphilus depressus</i> Reitt.
<i>Phyllodrepa armena</i> Khnz.	<i>Psylliodes aristata</i> Khnz.
<i>Quedius xanthurus</i> Khnz.	<i>Bruchidius elegans</i> Khnz.
<i>Mycetoporus completus</i> Luze	<i>Bruchidius spathopus</i> Khnz.
<i>Tachinus kirschenblatti</i> Khnz.	<i>Bruchidius fallactosus</i> Khnz.
<i>Amphimallon medvedevi</i> Khnz.	<i>Baris licens</i> Reitt.
<i>Ebaeus luctuosus</i> Ab.	<i>Ceutorrhynchus plastus</i> Fst
<i>Dasytiscus aeneolus</i> Reitt.	<i>Ceutorrhynchus nematorrhinus</i> Khnz.
<i>Cylindromorphus araxidis</i> Reitt.	<i>Tychius splendens</i> Khnz.
<i>Omophilus obscurus</i> Reitt.	<i>Tychius procerus</i> Khnz.
<i>Hedyphanes corax</i> Khnz.	<i>Thamnurgus armeniacus</i> Reitt.
<i>Rhinosimus megricus</i> Khnz.	

К этой же группе следует, вероятно, отнести два эндемичных вида из рода *Claviger*, описанных из Нахичеванской АССР.

Большинство из приведенных видов тяготеет к средиземноморской фауне; однако хрущ *A. medvedevi* принадлежит к изолированному подроду *Erythrotrogus* Khnz.

3. Восточнокавказские виды

<i>Tanyproctus persicus</i> Mén.	<i>Isomira antennalis</i> Reitt.
<i>Haplocnemus flavicornis</i> Schils.	<i>Neogonus fausti</i> Reitt.

Первый из этих видов придерживается, вероятно, нижней опушки леса.

4. Панкавказские виды

<i>Ditomus semicylindricus</i> Pioch.	<i>Isomira granifera</i> Kiesw.
<i>Adoretus discolor</i> Fald.	<i>Apion königi</i> Desbr.
<i>Colotes schneideri</i> Ab.	<i>Gymnetron pseudomelanarium</i> Reitt.
<i>Pachychirus axillaris</i> Mén.	<i>Cassida reitteri</i> Wse
<i>Oedemera rostralis</i> Reitt.	<i>Longitarsus albineus</i> Wse

5. Гиркано-армянские виды

<i>Thorictus myrmecophilus</i> Reitt.	<i>Cerambyx multiplicatus</i> Motsch.
<i>Cortodera pseudomophilus</i> Reitt.	<i>Labidostomis subfasciata</i> Wse

6. Ирано-закавказские виды

<i>Phytoecia kurdistanica</i> Guglb.	<i>Aomus pubescens</i> Schön.
<i>Cyaniris biornata</i> Lef.	

7. Араратские виды

<i>Cicindela asiatica</i> Brullé	<i>Stenalia brunneipennis</i> Muls.
<i>Carterus oxygonus</i> Chd.	<i>Omophilus laciniatus</i> Seidl.
<i>Homalium cribriceps</i> Fauv.	<i>Omophilus tumidipes</i> Kirsch
<i>Potosia funesta</i> Mén.	<i>Agapanthia walteri</i> Reitt.
<i>Trichodes zebra</i> Fald.	<i>Diorhabda nigrifrons</i> Lab.
<i>Sphenoptera jordani</i> Ab.	

8. Восточноевропейские виды

<i>Stenus cyaneus</i> Baudi	<i>Phytoecia diademata</i> Fald.
<i>Acmaeodera mimonti</i> Boild.	<i>Phytoecia puncticollis</i> Fald.
<i>Lytta dives</i> Brullé	<i>Bruchidius plagiatus</i> Reiche
<i>Psoa viennensis</i> Hrbst	<i>Otiorrhynchus ovalipennis</i> Boh.
<i>Cybocephalus metallicus</i> Baudi	<i>Larinus centaureae</i> Ol.
<i>Anaglyptus arabicus</i> Küst.	<i>Gymnetron amictum</i> Germ.
<i>Coptosia compacta</i> Mén.	<i>Brachycerus sinuatus</i> Ol.

9. Крымско-кавказские виды

Attaephilus paradoxus Motsch.

10. Древнесредиземноморские виды

<i>Zonitis flava</i> F.	<i>Hesperophanes sericeus</i> F.
<i>Macrosiagon praeusta</i> Gebl.	

11. Средиземноморские виды

<i>Agrilus derasofasciatus</i> Lac.	<i>Scobicia chevrieri</i> Vill.
<i>Agrilus roscidus</i> Kiesw.	<i>Sinoxylon sexdentatum</i> Ol.
<i>Attagenus obtusus</i> Gyll.	<i>Trichoferus cinereus</i> Vill.
<i>Anoncodes ruficollis</i> Latr.	<i>Trichoferus griseus</i> F.
<i>Evaniocera dufouri</i> Latr.	<i>Callimelum femoratum</i> Germ.
<i>Nemognatha chrysolina</i> F.	<i>Larinus australis</i> Cap.
<i>Xyloniites praeustus</i> Germ.	<i>Larinus immitis</i> Schön.

12. Эгейско-туранские виды

<i>Hister planulus</i> Mén.	<i>Exochomus undulatus</i> Wse
<i>Malachius ambiguus</i> Peyr.	<i>Chrysomela grata</i> Fald.
<i>Ptinus quadrisignatus</i> Mén.	<i>Chrysomela turanica</i> Reitt.
<i>Lytta menetriesi</i> Fald.	<i>Psylliodes persica</i> Alld

13. Степные виды

<i>Onthophagus verticicornis</i> Laich.	<i>Stenodera caucasica</i> Pall.
<i>Drilus concolor</i> Ahr.	<i>Labidostomus decipiens</i> Fald.
<i>Melibaeus reitteri</i> Sem.	<i>Cryptocephalus trimaculatus</i> Rossi
<i>Orphilus niger</i> Rossi	<i>Colaphellus sophiae</i> Schall.

Polydrosus ponticus Fst *Baris concinna* Boh.
Larinus syriacus Schön. *Ceutorrhynchus sophiae* Stev.

14. Южнопалеарктические виды

Onthophagus taurus Schreb *Lasioderma redtenbacheri* Bach
Capnodis tenebricosa Ol.

15. Западномедиземноморско-кавказские виды

Clerus mutillaroides Reitt.

16. Европейские виды

Aleochara spissicornis Er. *Apion elongatum* Germ.
Dermestes olivieri Lepesme *Ceutorrhynchus borraginis* F.
Rhipidius quadriceps Ab. *Tychius flavicollis* Stierl.

17. Среднеевропейско-кавказские виды

Anapleus raddei Reitt. *Apion fulvirostre* Gyll.
Attagenus pantherinus Scop. *Baris picicornis* Marsh.
Pentaphyllus chrysomeloides Rossi *Ceutorrhynchus mixtus* Rey

18. Европейско-сибирские виды

Ceutorrhynchus faeculentus Gyll.

19. Палеарктические виды

Tarsostenus univittatus Rossi *Apion aeneum* F.

21. Виды особого распространения

Baris sibirica Fst.

Фаунистический спектр фауны редколесья напоминает спектр фауны розоцветных, но здесь представлен араратский элемент, отсутствовавший в предыдущем спектре.

К фауне шибляка мы относим лишь те виды, которые в пределах Армении известны лишь отсюда, а именно:

Saprinus cupratus Kol. *Mylabris syriaca* Klug
Potosia affinis Andersch *Lydus chalybaeus* Tausch.
Acmaeodera flavolineolata Lap. *Oenas wilhelmsi* Fald.
Acmaeodera araxicola Reitt. *Seidlitzellus tristis* Fald.
Acmaeodera transcucasica Sem. *Clytus rhamni* Germ.
Acmaeodera degener Scop. *Purpuricenus budensis* Götz
Acmaeodera circassica Reitt. *Phytoecia fatima* Gnglb.
Anthaxia cichorii Ol. *Sharpia soluta* Fst

Все эти виды в Армении найдены лишь в Зангезуре, и из них лишь два, поскольку нам известно, развиваются на держи-дереве, да и то не исключительно, это *C. rhamni* и *P. budensis*.

В этом списке один вид эндемичный (известен также из нагорного Карабаха), один западнокавказский, два вида восточнокавказских, два ирано-закавказских, два восточномедиземноморских, два средиземноморских, один эгеидо-туранский, два вида степных, два средневропейско-кавказских, один вид южнопалеарктический. В целом этот спектр отражает гетерогенный состав фауны шибляка, образовавшейся здесь в силу особых экологических и микроклиматических условий, вероятно, совсем недавно (в плейстоцене), хотя само держи-дерево (род *Paliurus*) произрастает в Армении с мела.

Фауна светлых лесов далеко не так характерна, как предыдущие, ее можно распределить следующим образом:

1. Эндемики

Trechus angelicae Reitt. *Blattivorus margaritae* Richter
Scraptia jakowleffi Reitt. *Triplax analis* Reitt.
Mylabris sedilithorax Sum. *Pholicodes ellipticus* Reitt.

Первый вид известен лишь из Илан-дага выше Ордубада, где он сейчас не сохранился; возможно, что его можно найти в рощах на правом берегу Гилян-чая на севере Ордубадского района; этот вид принадлежит к древней кавказской секции рода *Trechus* (секция *T. caucasicus*). Нарывник *M. sedilithorax* распространен в долинах Мармарика и Касаха; он близок к кавказскому виду *M. laevicollis*. *Blattivorus*—древний реликт фауны саванн, ближе всего стоит к мадагаскарскому представителю этого рода, известен в одном экземпляре. *T. analis* и *P. ellipticus* лесного происхождения и близки к некоторым кавказским видам этих родов. *Scraptia*, вероятно, средиземноморского происхождения.

2. Западнокавказские виды

Cardiophorus somcheticus Schwarz *Otiorrhynchus sieversi* Fst
Luperus discolor Fald. *Polydrosus caucasicus* Desbr.

3. Восточнокавказские виды

Malachius phereclus Reitt. *Molorchus plagiatus* Reiche
Dasytes xanthochneumus Kol.

4. Панкавказские виды

Philonthus picimanus Mén. *Dorcadion auratum* Tourn.
Rhizotrogus fallax Mars. *Dorcadion striolatum* Kr.
Danacaea valida Heyd. *Agapanthia chalybaea* Fald.
Adrastus circassicus Reitt. *Pteromallosia albolineata* Hampe
Throscus caucasicus Reitt. *Luperus caucasicus* Wse
Omophlus pruinosis Reitt. *Phyllobius lederi* Schils.
Omophlus orientalis Muls. *Lixus christophi* Fst
Cortodera pumila Gnglb. *Haptomerus schneideri* Kirsch
Strangalia novercalis Reitt.

Последний вид этого списка принадлежит к небольшому восточно-средиземноморскому роду, систематически значительно изолированному от прочих палеарктических долгоносиков; экология его представителей неизвестна.

5. Гиркано-армянские виды

Cantharis caspica Reitt. *Hedyphanes quadraticollis* Mén.

6. Ирано-закавказские виды

Saprinus genitalis Reichh. *Cryptocephalus oomorphus* Jac.
Malachius faldermanni Fald.

7. Араратские виды

Anisoplia armeniaca Kr. *Stenocorus vittidorsum* Reitt.
Cantharis araxicola Reitt. *Semiangusta erivanica* Reitt.
Haplocnemus ruscicus Reitt. *Phytoecia plasoni* Gnglb.

8. Восточносредиземноморские виды

Brachygluta brunneiventris Motsch. *Callimoxys gracilis* Er.
Amphicoma arctos Pall. *Anaglyptus mysticoides* Reitt.
Amphimallon caucasicus Gyll. *Phytoecia millefolii* Ad.
Potosia speciosa Ad. *Phytoecia praetextata* Stev.
Malachius fucatus Peyr. *Phytoecia astarte* Gnglb.
Malachius semiaeneus Ab. *Phytoecia annulipes* Muls.
Dasytiscus rufitarsis Luc. *Labidostomis villosula* Wse
Omophlus ochraceipennis Eald. *Cryptocephalus prusias* Suffr.
Stenocorus insitivus Germ. *Chrysomela salviae* Germ.
Cortodera umbripennis Reitt. *Lixus elegantulus* Boh.
Leptura rufa Brullé *Otiorrhynchus brunneus* Stev.
Strangalia jägeri Humm. *Otiorrhynchus balcanicus* Strl.
Baris cribellata Kiesw.

10. Древнесредиземноморские виды

Oxythyrea cinctella Schaum *Bruchidius longulus* Schils.
Anthaxia hungarica Scop. *Bruchidius gilvus* Gyll.
Mordellistena episternalis Muls. *Apion longirostre* Ol.

11. Средиземноморские виды

Carterophonus cordicollis Serv. *Olibrus bisignatum* Mén.
Dromius melanocephalus Dej. *Triplax marseuli* Bed.
Aphodius scrutator Hrbst *Leptura unipunctata* F.
Aphodius sturmi Harold *Callimelum angulatum* Schrnk
Denops albofasciata Charp. *Agapanthia kirbyi* Gyll.
Coraebus rubi L. *Agapanthia cardui* L.
Olibrus corticalis Panz. *Phytoecia coerulea* Scop.

Apion curtulum Desbr.
Apion holosericeum Gyll.

Lixus algirus L.
Gymnetron asellum Grav.

12. Эгейдо-туранские виды

Lebia holomera Chd. *Labidostomis asiatica* Fald.
Oxythyrea albopicta Motsch. *Cassida palaestina* Reiche
Lydus halbhuberi Escher. *Larinus lederi* Fst
Coccinella oncina Ol. *Lachnaeus horridus* Petri

13. Степные виды

Astenus filiformis Latr. *Labidostomis lucida* Germ.
Aphodius suarius Fald. *Clytra valerianae* Mén.
Rhagonycha translucida Kryn. *Cyaniris limbata* Stev.
Troglops silo Er. *Cryptocephalus connexus* Ol.
Troglops albicans L. *Pachybrachys tessellatus* Ol.
Malachius spinipennis Germ. *Chrysomela chalcites* Germ.
Malachius elegans Ol. *Chrysomela quadrigemina* Suffr.
Dolichosoma simile Brullé *Luperus armeniacus* Kiesw.
Anthaxia millefolii F. *Euluperus xanthopus* Duft.
Agrilus macroderus Ab. *Longitarsus longipennis* Kutsch.
Priobium dendrobitforme Reitt. *Cassida pannonica* Suffr.
Mordellistena brevicauda Boh. *Bruchus viciae* Ol.
Mylabris 14-punctata Pall. *Otiorrhynchus scopularis* Hochh.
Omophlus flavipennis Küst. *Phyllobius pallidipennis* Hochh.
Stenocorus quercus Götz *Phyllobius pictus* Stev.
Leptura cordigera Füssly *Polydrosus inustus* Germ.
Strangalia septempunctata F. *Lixus sinuatus* Motsch.
Stenopterus rufus L. *Phytonomus denominandus* Cap.
Molorchus kiesewetteri Muls. *Anthonomus rubripes* Gyll.
Chlorophorus varius Müll. *Cionus olens* F.
Phytoecia virgula Charp. *Gymnetron brevipile* Desbr.

14. Южнопалеарктические виды

Calosoma sycophanta L. *Pachylister inaequalis* Ol.
Harpalus atratus Latr. *Agriotes litigiosus* Rossi
Lebia trimaculata Vill. *Phytoecia pustulata* Schrank
Dromius insignis Lucas *Bytiscus betulae* L.

16. Европейские виды

Hydroporus discretus Fairm. *Cardiophorus equiseti* Hrbst
Quedius umbrinus Grav. *Xyletinus ater* Creutz.
Hister terricola Germ. *Adonia variegata* Goeze
Laccobius obscuratus Rottb. *Leptura livida* F.
Anthocomus bipunctatus Harrer *Anaesthetis testacea* F.
Cardiophorus grammineus Scop. *Agapanthia violacea* F.

Agapanthia dahli Richt.	Apion millum Bach
Agapanthia villosoviridescens Deg.	Apion brevirostre Hrbst
Cryptocephalus pusillus F.	Apion platalea Germ.
Chrysomela geminata Payk.	Apion sundevalli Boh.
Haltica quercetorum Foudr.	Apion laevigatum Payk.
Longitarsus anchusae Payk.	Phyllobius piri L.
Dibolia crythrocephala Koch	Sitona tibialis Hrbst
Psylliodes luteola Müll.	Lixus myagri Ol.
Psylliodes picina Marsh.	Limobius borealis Payk.
Psylliodes chalcomera Ill.	Ceutorrhynchus denticulatus Schrnk
Phyllotreta procerata Redt.	Ceutorrhynchus syrtes Germ.
Urodon suturalis F.	Ceutorrhynchus atomus Boh.
Apion penetrans Germ.	Balaninus nucum L.
Apion urticarium Hrbst	Anthonomus rubi Hrbst
Apion miniatum Germ.	Tychius medicaginis Bris.

17. Среднеевропейско-кавказские виды

Hister lugubris Truqui	Stenidea genei Arago
Aphodius brevis Er.	Longitarsus nanus Foudr.
Aphodius maculatus Sturm	Apion curtisi Steph.
Onthophagus gibbosus Scriba	Ceutorrhynchus albovittatus Germ.
Ochina latreillei Bon.	Miccotrogus cuprifer Panz.
Prionychus melanarius Germ.	Cionus pulverosus Gyll.
Leptura erythroptera Hagenb.	

18. Европейско-сибирские виды

Gnathoncus nannetensis Mars.	Clytra laeviuscula Ratz.
Saprinus subnitescens Bickh.	Cryptocephalus flavipes F.
Cantharis livida L.	Cryptocephalus bilineatus L.
Mordella fasciata F.	Phyllotreta flexuosa Ill.
Halysia 16-guttata L.	Involvulus aethiops Bach
Strangalia melanura L.	Apion aestimatum Fst
Strangalia quadrifasciata L.	Apion minimus Hrbst
Strangalia bifasciata Mull.	Ceutorrhynchus floralis Payk.
Strangalina attenuata L.	Ceutorrhynchus sulcicollis Payk.
Phytoecia nigricornis F.	

19. Палеарктические виды

Harpalus tardus Panz.	Dermestes lanarius Ill.
Lebia crux-minor L.	Oedemera lurida Marsh.
Zyras haworti Grav.	Mordella aculeata L.
Saprinus lautus Er.	Mordellistena pumila Gyll.
Cetonia aurata L.	Olibrus liquidus Er.
Chrysobothris affinis F.	Subcoccinella 24-punctata L.

Scymnus bipunctatus Kug.	Apion carduorum Kirby
Scymnus apetzi Muls.	Apion radiolus Kirby
Hyperaspis repensis Hrbst	Apion flavipes Germ.
Platynaspis luteorubra Goeze	Apion nigritarse Kirby
Coccinella conglobata L.	Apion reflexum Gyll.
Coccinella sinuatomarginata Fald.	Apion seniculus Kirby
Chlorophorus sartor Müll.	Apion ervi Kirby
Cryptocephalus bipunctatus L.	Otiorrhynchus ovatus L.
Pachybrachys limbatus Mén.	Stomodes tolutarius Boh.
Galeruca tanacetii L.	Eusomus ovulum Germ.
Haltica oleracea L.	Ceutorrhynchidius troglodytes F.
Longitarsus pellucidus Foudr.	Ceutorrhynchus rapae Gyll.
Longitarsus melanocephalus Deg.	Ceutorrhynchus erysimi F.
Psylliodes sophiae Koch	Cionus hortulanus Geoffr.
Cassida rubiginosa Müll.	Cionus thapsi F.
Cassida sanguinolenta Müll.	Cionus olivieri Rosenh.
Bruchus pisorum L.	Gymnetron tetrum L.

20. Широко распространённые виды

Trox scaber L.	Laemophloeus ferrugineus Steph.
Dermestes bicolor F.	Propylaea 14-punctata L.

В фаунистическом спектре светлых лесов Армении преобладают виды с обширными ареалами, особенно в пределах Европы, со слабой примесью переднеазиатских форм и нескольких древних элементов, сохранившихся в реликтовых убежищах.

В заключение к нашему анализу мы даем таблицу спектров изученных ценозов редколесья (табл. 4). Из этой таблицы явствует разница между аридным редколесьем и шибляком, с одной стороны, и со светлыми лесами—с другой. В первых преобладают узкораспространенные формы, в последнем же—широкораспространенные. Для спектра редколесья в целом характерна бедность туранским и иранским элементами.

Что же касается вопроса районирования зоны редколесья, то здесь можно выделить следующие округа.

В Армении фауна светлых лесов довольно однородна на всем их протяжении, однако можно различать округ бассейна Аракса и округ бассейна Куры; к последнему следует также причислить северный Зангезур на север от реки Вохчи.

Для округа бассейна Аракса характерно наличие ряда переднеазиатских видов, вне этого округа в Армении не встречающихся, а также нескольких эндемиков, явно реликтового характера и сохранившихся лишь в отдельных стациях. Фауна округа Куры отличается в основном бедностью узкораспространенных видов и отсутствием эндемичных видов.

Таблица 4

Фаунистические спектры жесткокрылых редколесий Армянской ССР

№№ групп	Древостой олигофаги	Шибляк	Полифаги и хищники		Итого
			аридное редколесье	светлые леса	
1	4	1	23	6	34
2	3	1	—	4	8
3	—	2	4	3	9
4	2	—	9	17	28
5	—	—	4	2	6
6	2	2	3	3	10
7	—	—	11	6	17
8	10	2	14	25	51
9	—	—	1	—	1
10	1	—	3	6	10
11	5	2	14	18	39
12	3	1	8	8	20
13	15	2	12	42	71
14	5	1	3	8	17
15	1	—	1	—	2
16	24	—	6	42	72
17	3	2	6	13	24
18	2	—	1	19	22
19	5	—	2	46	53
20	—	—	—	4	4
21	—	—	1	—	1
Итого	85	16	126	272	499

Хотя аридные редколесья занимают в Армении гораздо меньшую площадь, чем светлые леса, их фауна гораздо более разнообразна. Здесь можно выделить следующие четыре округа:

Редколесья северной Армении и бассейна озера Севан.

Остатки редколесий долин Раздана и Касаха.

Редколесья среднего течения Аракса, от долины Азата до Нахичеванской АССР.

Шибляки и редколесья южного Зангезура, включая Мегринский район.

Редколесья северной Армении обладают бедной и малохарактерной фауной; однако лишь здесь у нас найдены: *Tanuproctus persicus*, *Neogonus fausti*, *Coenorhinus aeneovirens*, *Phloeosinus transcaspicus*.

Первые два из этих видов имеют викариаты в долине Аракса.

Хотя в долинах Раздана и Касаха аридные редколесья представлены лишь остаточными элементами, однако лишь здесь в Армении обнаружено несколько интересных видов жесткокрылых, как то: *Stenus cyaneus*, *Rhipidius quadriceps*, *Nemognatha chrysomelina*.

Сюда же, по существу, следует причислить *Blattivorus margaritae*, хотя этот вид найден в зоне светлых лесов. В Армении большая часть аридного редколесья сосредоточена в бассейне реки Арпы и других притоков Аракса на юг от Еревана и образует довольно характерные насаждения, заселенные рядом типичных форм, а именно: *Carterus oxygonus*, *Tachinus kirschenblatti*, *Potosia funesta*, *Anthaxia flavicomis*, *Melybaeus reitteri*, *Lytta menetriesi*, *Omophilus obscurus*, *Omophilus laciniatus*, *Larinus immitis*.

Большая часть этих видов встречается и в Нахичеванской АССР. Шибляки и редколесья южного Зангезура обладают богатой и характерной фауной; кроме видов, приведенных нами в списке фауны шибляков, для этого района типичны: *Cicindela asiatica*, *Claviger antoniae*, *Clerus mutillaroides*, *Anthaxia tractata*, *Anthaxia ephippiata*, *Anthaxia brevis*, *Ptinus quadrisignatus*, *Attagenus pantherinus*, *Orphilus niger*, *Lytta dives*, *Stenalia brunneipennis*, *Anoncodes ruficollis*, *Rhinosimus megricus*, *Hedyphanes corax*, *Labidostomis subfasciata*, *Chrysomela turanica*, *Rhynchites macrocarpa*, *Ceutorrhynchus nematorrhinus*, *Thamnurgus armeniacus*.

VI. ЛИСТВЕННЫЙ ЛЕС

«Первобытная растительность Кавказа лесная», писал Н. И. Кузнецов (1909, стр. 103) и эта древняя растительность «гораздо дольше сохранилась на Кавказе и в Малой Азии, чем в Западной Европе и Средней Азии» (там же, стр. 73). Основные реликтовые массивы Закавказья сейчас расположены в Талыше и в западной Грузии, их флора отличается богатством эндемичных форм. Наоборот, лесная растительность Армянской ССР в целом бедна и однообразна. Здесь главные лесные массивы находятся в северной Армении и в Зангезуре. Остатки лесов сохранились во многих других районах. Леса Зангезура отличаются, в частности, отсутствием в их древостое многих видов, известных из остальных лесов Армении, как сосна, липа, осина, медвежья лещина, остролистный и высокогорный клены. Все эти породы, кроме последней, найдены в лесах Нагорного Карабаха (Долуханов, 1948). Наряду с этим в Зангезуре произрастают каштан (одна роща) и, может быть, дзельква, породы, нигде больше в Армении не встречающиеся.

В лесах северной Армении наиболее распространенной древесной породой является бук (*Fagus orientalis*), произрастающий на влажных склонах горных хребтов, а также сохранившийся в одной станции Зангезура. Обычны также дубы, представленные в Армении пятью видами; один из них (*Quercus agrifolia*) свойствен только редколесьям южного Зангезура, а другой (*Q. longipes*) произрастает по берегам рек, третий (*Q. hircocarya*) сохранился местами единичными экземплярами в лесах Зангезура; остальные два вида принадлежат к лесобразующим породам (*Q. macranthera*, *Q. iberica*) и заселяют: первый — верхнюю зону леса от 1300 м над уровнем моря до верхней опушки, а второй — нижнюю зону до 1500 м.

К дубам обычно примешивается граб (*Carpinus caucasica*), часто являющийся господствующей породой древостоя, грабинник (*C. orientalis*), ясень (*Fraxinus excelsior*), ильмовые (*Ulmus elliptica*, *U. scabra*), клены (*Acer campestre*, *A. laetum*, *A. Trautwetteri*, *A. platanoides*), липы (*Tilia caucasica*, *T. cordata*), многие розоцветные (дикие яблони и груши, образующие местами целые рощи), глоговина (*Sorbus torminalis*), рябина (*Sorbus caucasigena*) и др. Местами встречаются осиновые рощи, на верхней опушке леса также березы, растущие в криволесьях.

В северной Армении лес обычно поднимается до 2000 м над уровнем моря, в Зангезуре, местами, много выше.

Древостой лесов Армении часто смешанный и образует два яруса. В подлеске нередки лесные кустарники: кизил, свидина, берест, мушмула, лещина, боярышник и др. Местами также тисс, а в северной Армении изредка встречается медвежья лещина (*Corylus cervorum*).

Травостой довольно разнообразный и изменяется с типом леса. В свежих типах обычны: *Asperula odorata*, *Sanicula europaea*, *Circaea lutetiana*, *Geranium silvaticum*, *Lamium album*, *Campanula rapunculoides*, *Geum urbanum*, *Lampsana grandiflora*, *Chaerophyllum aureum*, *Astrantia maxima*, *Calamintha clinopodium*, *Impatiens noli-tangere*, *Salvia glutinosa*, *Orobanchus aureus*, *Milium effusum*, *Dactylis glomerata*, *Arrhenatherum elatius*, *Dryopteris filix mas*, в южном Зангезуре также *Atropa caucasica*.

В сухих лесах покров преимущественно злаковый (*Poa nemoralis*, *Festuca*, *Agropyrum caucasicum* etc.).

В лесах встречаются бурачниковые *Symphytum asperum* и *Synoglossum officinale*, которые, однако, охотнее заселяют послелесные лужайки и прогалины, где *Symphytum* достигает 2 м высоты. Эти растения, вместе с таволгой, продолжают произрастать длительное время после исчезновения леса и могут служить показателями бывшего облесения.

Лесоводы выделили в лесах Армении многочисленные типы, которые можно свести к нескольким упрощенным группировкам, согласно приложенной таблице (табл. 5).

Хотя в Армянской ССР лес занимает сравнительно незначительную площадь, не достигающую, вместе со светлыми лесами, и восьми процен-

Таблица 5

Типы лесов Армении

Степень влажности	Типы леса				Примечание
	Эдификатор дуб	Эдификатор дуб и граб	Эдификатор дуб и грабинник	Эдификатор бук	
Очень сухие	<i>Quercetum caricosum</i>	<i>Quercetum-Carpinetum caricosum</i>	—	—	Только в северной Армении
Сухие	<i>Q. graminosum</i> (poosum и <i>festucosum</i>)	<i>Q.-Carpinetum poosum</i> <i>Q.-Tiliaetum poosum</i>	<i>Quercetum-Carpinetum orientale agropyrosom</i>	<i>Fagetum poosum</i> <i>Fagetum festucosum</i>	<i>Q.-Tiliaetum</i> Только в северной Армении
Свежие	<i>Q. herbosum</i> (1300–1700) <i>Q. macroherbosum</i> (выше 1600) <i>Q. lathyrosom</i> (выше 1600)	<i>Q.-C. saniculosom</i> <i>Q.-C. asperulosom</i> <i>Q.-C. mixtoherbosom</i>	<i>Q.-C. orientale mixtoherbosom</i>	<i>Fagetum mixtoherbosom</i> <i>F. saniculosom</i> <i>F. asperulosom</i>	
Влажные	—	<i>Q.-C. dryopteriosom</i>	—	<i>F. dryopteriosom</i> <i>F. balsaminosom</i>	<i>Q.-C. dryopteriosom</i> Только в Зангезуре

тов всей ее территории, однако его фауна насчитывает около четверти видового состава жесткокрылых Армении. Такое исключительное богатство видами объясняется древностью кавказских лесов; однако далеко не все элементы лесных биоценозов обладают одинаковой древностью. Здесь мы рассмотрим порознь:

а) фауну листьев, побегов и плодов, состоящую из фитофагов и двух хищников, питающихся этими фитофагами;

б) фауну древостоя, в которую мы включаем ксилофагов, сапрофагов, живущих на деревьях, мицетофагов, развивающихся в трутовиках и питающихся древесиной, но в переработанном виде, а также хищников, связанных с фауной древостоя;

в) фауну травостоя, включая и корнеедов, развивающихся в земле, а также навозников, пища которых состоит из производного от травостоя;

г) фауну лесной подстилки, насчитывающую сапрофагов, мицетофагов и хищников.

а) Листва

Эта фауна отличается большой бедностью и насчитывает ряд олигофагов, которых мы рассмотрим в связи с их кормовыми растениями.

На ясене встречается лишь один европейский вид: *Lytta vesicatoria* L.; испанская мушка развивается в земле за счет личинок ос, но в имагинальной стадии истребляет ясеневую листву.

На буке нам также известен лишь один вид, *Rhynchaenus fagi* L., широко распространенный в Европе.

Для дуба мы можем указать лишь на долгоносика *Balaninus rugosus* Marsh., широко распространенного в Европе и развивающегося в галлах пилильщиков.

Для клена можно указать лишь на *Bradybatus carbonarius* Reitt, развивающегося в плодах и известного с Кавказа и из Средней Азии.

На ивовых в лесу встречаются десять видов, а именно:

<i>Phytodecta rufipes</i> F.	<i>Chalcoides aurea</i> Geoffr.
<i>Phyllosecta laticollis</i> Suffr.	<i>Dorytomus rufatus</i> Bed.
<i>Lochmaea capreae</i> L.	<i>Dorytomus dejeani</i> Fst
<i>Galerucella lineola</i> F.	<i>Elleschus bipunctatus</i> L.
<i>Chalcoides aurata</i> Marsh.	<i>Rhynchaenus salicis</i> L.

Из этих видов два европейских, пять европейско-сибирских, три палеарктических; все они, кроме первого и шестого, связаны с ивами.

На лещине нам известна лишь блошка *Haltica brevicollis* Foudr.

На боярышнике встречаются два вида, один палеарктический (*Lochmaea crataegi* Forst.), развивающийся в плодах,—этот вид в Европе монофаг, а в Сибири многояден—и один европейский (*Anthonus pedicularius* L.).

К олигофагам можно также отнести блошку *Haltica armeniaca* Khnz., развивающуюся на дубе, грабе и розе. Этот вид известен пока лишь из Армянской ССР, но здесь встречается во всех лесных массивах.

С лесными кустарниками связаны следующие виды:

<i>Vyturus fumatus</i> F. (на малине, европейско-сибирский вид)
<i>Galerucella viburni</i> Payk. (на калине, европейско-сибирский вид)
<i>Batophila fallax</i> Wse (на ежевике, восточномедиземноморский вид)

На молодняке встречаются несколько листоедов, а именно:

<i>Labidostomis propinqua</i> Fald.	<i>Cryptocephalus coryli</i> L.
<i>Labidostomis longimana</i> L.	<i>Cryptocephalus schaefferi</i> Schrnk
<i>Clytra quadripunctata</i> L.	<i>Cryptocephalus quinquepunctatus</i>
<i>Cyaniris flavicollis</i> Charp.	Harrer

В этом списке два вида степных, один европейский, три европейско-сибирских и один палеарктический.

К фауне листвы можно было бы еще прибавить ряд лесных долгоносиков, имаго которых питаются почками, листьями и побегами, но личинки которых развиваются в земле; мы их рассмотрим с фауной травостоя, тем более, что многие из них питаются и за счет травянистой растительности. Зато мы включим сюда красотела *Calosoma inquisitor* L. и жужелицу *Lebia marginata* Geoffr.; оба вида европейские, развиваются в кронах деревьев и питаются первый гусеницами, а второй личинками.

Как видно из нашего перечня, фауна листвы в лесах Армении очень бедна, причем значительная ее часть связана с ивовыми, не являющимися исходно лесными породами. Все виды, кроме трех, широко распространены, по крайней мере по Европе.

Такой видовой состав естественно объяснить большой молодостью этой фауны, лишь недавно проникшей в Армению с севера; прибавим, что единственный эндемик (*H. armeniaca*) очень близок к некоторым европейским видам того же рода, отличаясь от них лишь деталями строения пениса и экологией. Достоверных следов древней кавказской фауны здесь не имеется вовсе.

б) Дрестой

В противовес фауне листвы фауна дрестоя богата, причем в ней преобладают полифаги; к олигофагам можно отнести лишь следующие виды:

На ильмовых

<i>Anthaxia manca</i> L.	<i>Scolytus laevis</i> Chap.
<i>Scolytus scolytus</i> F.	<i>Scolytus pygmaeus</i> F.

Из этих видов один степной, прочие европейские.

На дубах

<i>Eurythyrea quercus</i> Hrbst	<i>Scolytus intricatus</i> Ratz.
<i>Agrilus hastulifer</i> Ratz.	<i>Dryocoetes villosus</i> F.
<i>Xylonites retusus</i> Ol.	

Здесь один вид средиземноморский, один степной, один среднеевропейско-кавказский, а два вида европейских.

На кленах

<i>Gastrallus phloeophagus</i> Khnz.	<i>Scolytus königi</i> Shevir.
<i>Rhopalopus lederi</i> Gnglb.	

Два из этих видов связаны с полевым кленом; из них один эндемичен для Зангезура и развивается в толще коры. Короед принадлежит к степной группе; дрестосек связан с горным кленом, восточномедиземноморский вид.

На ивах

Obera oculata L. (европейско-сибирский вид)

На лещине

Obera linearis L. (степной вид)

На липе

Stenostola ferrea Schrnk

Ernoporus tiliae Panz.

Stenostola dubia Laich.

Ernoporus caucasicus Lind.

В этом списке один вид степной, два европейских, а один европейско-сибирский.

На ясене

Hylesinus fraxini Panz.

Phloeotribus caucasicus Reitt.

Первый из этих видов европейский, а второй эгеидо-туранский.

Хотя этот список и небогат, но он интересен противоречием, существующим между фауной клена, насчитывающей одного эндемика и один узкораспространенный вид (Кавказ и Малая Азия), и фауной остальных древесных пород, все виды которой, кроме одного, широко распространены, по крайней мере по Европе. Напомним, что в древостое лесов Армении дубы, горный клен и бук отличаются от европейских видов, остальные же породы, в том числе и полевой клен, им вполне тождественны.

Фауна полифагов богата, ее можно распределить следующим образом:

1. Эндемики

Xestobium subaeneum Reitt.

Eledonoprius serrifrons Reitt.

Oligomerus fraxini Khnz.

Cerylon clavipes Khnz.

Все виды этого списка известны лишь из Зангезура, кроме последнего из них, который обнаружен также в Иджеванском районе.

Эти виды близки к европейской фауне и принадлежат к широко-распространенным родам.

2. Западнокавказские виды

Plectophloeus pharax Reitt.

Ptinus caucasicus Pic

Systemocerus caucasicus Parry

Endomychus armeniacus Motsch.

Aesalus ulanowskii Gnglb.

Trachodes oblongus Reitt.

Hypoganus stepanovi Deniss.

Acalles caucasicus Reitt.

Xestobium subincanum Reitt.

Acalles lederi Müll.

Ptinus bifformis Reitt.

Этот список как бы симметричен предыдущему, так как здесь все виды известны из северной Армении и лишь один из них (*T. oblongus*) найден также в Зангезуре.

3. Восточнокавказские виды

Hypophloeus basalis Reitt.

4. Панакавказские виды

Euplectus occipitalis Reitt.

Hylaea podagrica Guér.

Metoponcus scripticollis Hochh.

Leptorrhabdium caucasicum Kr.

Nudobius umbratus Motsch.

Rhagium fasciculatum Fald.

Lyctus suturalis Fald.

Toxotus mirabilis Motsch.

Ischnomera opacocoerulea Reitt.

Fallacia elegans Fald.

Anaspis basalis Em.

Cortodera colchica Reitt.

Hylophilus testaceus Kol.

Phymatodes femoralis Mén.

Pseudotriphyllus colchicus Reitt.

Paraclytus sexguttatus Ad.

Mycetophagus ciscaucasicus Sem.

Anaglyptus simplicicornis Reitt.

Atritonus univestis Reitt.

Pogonocherus sieversi Gnglb.

Librodor latefasciatus Reitt.

Liopus caucasicus Gnglb.

Diplocoelus humerosus Reitt.

Tetrops gilvipes Fald.

Lathridius belonianus Reitt.

Acalles reitteri Meyer

5. Гиркано-армянские виды

Hister mirabilis Khnz.

Trachodes elongatus Reitt.

Plagionotus lugubris Mén.

6. Ирано-закавказские виды

Melanotus monticola Mén.

Этот вид следовало бы, возможно, отнести к предыдущей группе.

8. Восточномедиземноморские виды

Lucanus ibericus Motsch.

Rhinosimus caucasicus Reitt.

Trichocele funera L. Mill.

Anthracus cornutus Fisch.

Tharops nigriceps Mnnh.

Dechomus sulcicollis Germ.

Elater coenobita Costa

Leptura tesserula Charp.

Elater carpathicus Buys.

Leptura tonsa Dan.

Hedobia magnifica Reitt.

Parmena unifasciata Rossi

Ptinus subaeneus Reitt.

Liopus femoratus Fairm.

Globicornis breviclavus Reitt.

9. Крымско-кавказские виды

Procaerus carinifrons Desbr.

Eपुरaea georgica Reitt.

Dicerca chlorostigma Mnnh.

Lathridius sinuaticollis Fald.

Hedobia rosti Pic

Enoploderes sanguinum Fald.

Platydemia tristis Lap.

Morimus verecundus Fald.

Endophloeus exsculptus Germ.

Trachodes hystrix Gyll.

Достопримечательно сравнительное богатство этой группы.

11. Средиземноморские виды

Sinoxylon perforans Schrnk Cerambyx scopolii Füssly
Cis graecus Schils. Acalles denticollis Germ.
Penichroa fasciata Steph.

13. Степные виды

Abraeus globosus Hoffm. Prostomis mandibularis F.
Tillus unifasciatus F. Grammoptera variegata Germ.
Elater elongatulus F. Leptura scutellata F.
Anthaxia podolica Mnnh. Rosalia alpina L.
Xestobium plumbeum Ill. Pyrrhidium sanguineum L.
Pycnomerus terebrans Ol. Ernoporus fagi F.

15. Западноевропейско-кавказские виды

Ptinus italicus Arago

16. Европейские виды

Scaphosoma subalpinum Reitt. Platydema violacea F.
Dorcus parallelipedus L. Scaphidema metallicum F.
Tillus elongatus L. Bolitophagus reticulatus L.
Xylobius testaceus Hrbst Eledona agaricola Hrbst
Megapenthes lugens Redt. Melandrya caraboides L.
Ludius ferrugineus L. Mycetophagus quadriguttatus Müll.
Throscus brevicollis L. Mycetophagus multipunctatus F.
Agrilus olivicolor Kiesw. Mycetophagus fulvicollis F.
Hedobia pubescens Ol. Colydium elongatum F.
Anobium striatum Ol. Synchita humeralis F.
Oligomerus ptilinoides Woll. Cicones pictus Er.
Ptilinus pectinicornis L. Cerylon ferrugineus Steph.
Ptinus pilosus Müll. Octotemnus glabriusculus Gyll.
Oedemera subulata Ol. Nemosoma elongata L.
Oedemera podagrariae L. Amphotis marginata F.
Anaspis frontalis L. Epuraea limbata Ol.
Anaspis pulicaria Costa Epuraea x-rubrum Sahlb.
Anaspis flava L. Pocadius ferrugineus F.
Mordellistena abdominalis F. Rhizophagus picipes Ol.
Mordellistena neuwaldeggiana Rhizophagus bipustulatus F.
Panz. Pediacus dermestoides F.
Mordellistena humeralis L. Laemophloeus monilis F.
Pyrochroa coccinea L. Tritoma bipustulata F.
Pyrochroa serraticornis Scop. Triplax collaris Schall.
Hypophloeus unicolor Pill. Triplax rufipes F.
Hypophloeus bicolor Ol. Dacne bipustulata Thnb.
Diaperis boleti L. Spindus dubius Gyll.

Prionus coriarius L.
Acmaeops collaris L.
Leptura rufipes Schall.
Judolia erratica Dalm.
Strangalia maculata Poda
Strangalia nigra L.
Molorchus umbellatarum Schreb.
Rhopalopus macropus Germ.
Phymatodes alni L.
Xylotrechus arvicola Ol.
Xylotrechus antilope Schön.
Clytus arietis L.
Plagionotus detritus L.
Plagionotus arcuatus L.
Mesosa curculionoides L.
Pogonocherus hispidus L.
Pogonocherus hispidulus Pill.

Exocentrus lusitanus L.
Tetrops praeusta L.
Tropideres niveirostris F.
Tropideres sepicola F.
Tropideres pudens Gyll.
Rhyncolus turbatus Schön.
Acalles hypocrita Boh.
Acalles ptinoides Marsh.
Magdalis barbicornis Latr.
Taphrorychus bicolor Hrbst
Taphrorychus villifrons Duft.
Tripodendron domesticum L.
Tripodendron signatum F.
Xyleborus monographus F.
Xyleborus dispar F.
Platypus cylindrus F.

17. Среднеевропейско-кавказские виды

Haplocnemus aestivus Kiesw. Mordellistena tournieri Em.
Agrilus laticornis Ill. Lissodema quadripustulatum Mrsh.
Dromaeolus barnabita Villa Hoplocephala haemorrhoidalis F.
Isorrhhipis melasoides Lap. Orchesia undulata Kr.
Idolus picipennis Bach Diplocoelus fagi Guér.
Hedobia imperialis L. Aspidiphorus lareyniei Duv.
Anobium fulvicorne Strm Mesosa nebulosa F.
Anobium fagi Muls. Exocentrus adpersus Muls.
Dorcatoma serra Panz. Eremotes punctulatus Boh.
Dorcatoma punctulata Muls. Magdalis caucasica Tourn.
Dorcatoma robusta Å. Strand Platypus cylindriciformis Reitt.

18. Европейско-сибирские виды

Paromalus flavicornis Hrbst Mycetophagus quadripustulatus L.
Platysoma frontale Payk. Ditoma crenata F.
Platysoma compressum Hrbst Cerylon hysteroideus F.
Sinodendron cylindricum L. Rhopalodontus perforatus Gyll.
Hylecoetus dermestoides L. Epuraea florea Er.
Dasytes niger L. Cychramus luteus F.
Trichocelebe floralis Ol. Cyllodes ater Hrbst
Melanotus rufipes Hrbst Cucujus haematodes Er.
Agrilus elongatus Hrbst Triplax aenea Schall.
Agrilus viridis L. Enicmus rugosus Hrbst
Anobium rufipes F. Rhagium mordax Deg.
Litargus connexus Geoffr. Allosterna tabacicolor Deg.

Strangalia aethiops Poda	Platyrhinus resinosus Scop.
Obrium cantharinum L.	Tropideres albirostris Hrbst
Chlorophorus figuratus Scop.	Platystomus albinus L.
Acanthoderes clavipes Schrnk	Magdalis carbonaria L.

19. Палеарктические виды

Scaphosoma agaricinum L.	Ennearthron affine Gyll.
Systemocerus caraboides L.	Bostrychus capucinus L.
Lygistopterus sanguineus L.	Epuraea silacea Hrbst
Thanasimus formicarius L.	Epuraea variegata Hrbst
Necrobia violacea L.	Epuraea depressa Gyll.
Elater cinnabarinus Eschsch.	Epuraea melanocephala Marsh.
Agrius angustulus Ill.	Librodor quadriguttatus F.
Xestobium subvillosum Deg.	Uleiota planata L.
Ptinus testaceus Ol.	Laemophloeus testaceus F.
Typhaea stercorea L.	Enicmus transversus Ol.
Tenebrioides mauritanicus L.	Enicmus hirtus Gyll.
Cis nitidus F.	Phymatodes testaceus L.
Cis boleti Scop.	Molorchus minor L.
Cis micans F.	Saperda scalaris L.
Rhopalodontus fracticornis Panz.	Xyleborus saxeseni Ratz.

20. Широко распространенные виды

Lyctus brunneus Steph.	Silvanus unidentatus Ol.
Attagenus pelliö L.	Enicmus minutus L.

21. Виды особого распространения

Thymalus aubei Leveillé (Кавказ, Сибирь).

Фаунистический спектр полифагов древостоя лесов Армении состоит в основном из видов, обладающих обширными ареалами, главным образом в пределах Европы; эндемики немногочисленны и свойственны Зангезуру, кавказский элемент более богат и представлен в основном в фауне северной Армении. Гирканское влияние незначительное, эгеидо-туранская группа не представлена вовсе, тогда как в фауне олигофагов она имеет одного представителя (*Phloeotribus caucasicus*), вероятно, кавказского происхождения; переднеазиатский элемент небогат.

в) Травостой

Фауна травостоя состоит отчасти из олигофагов, связанных с определенными растениями, по крайней мере в пределах одного семейства, и отчасти из многоядных видов, большинство которых развивается в земле, а некоторые в стеблях. Мы рассмотрим здесь отдельно олигофагов, хозяева которых известны, остальных фитофагов, включая и корнегры-

зов, навозников. Олигофагов мы распределим по семействам хозяев. В лесу встречаются:

На бурачниковых и губоцветных

Pilemia hirsutula Froel.	Ceutorrhynchus abchasicus Fst
Phyllobrotica elegans Kr.	Ceutorrhynchus fatidicus Gyll.
Dibolia foersteri Bach	Ceutorrhynchus T-album Gyll.
Longitarsus suturalis Marsh.	Ceutorrhynchus koenigi Schze
Longitarsus symphyti Heik.	Ceutorrhynchus italicus Bris.
Longitarsus linnaei Duft.	Ceutorrhynchus asperifoliarum Gyll.
Cassida viridis L.	Ceutorrhynchus lederi Schze
Apion origani Planet	Ceutorrhynchus caucasicus Kirsch.

В этом списке один вид западнокавказский, три панкавказских, один древнесредиземноморский, один средиземноморский, три вида степных, один европейский, три среднеевропейско-кавказских, два палеарктических, один своеобразного распространения (*C. caucasicus* известен из Алжира, юга Европейской части СССР, Кавказа и Средней Азии), отнесен к группе 10.

На зонтичных

Phytoecia boeberi Gnglb.	Phytoecia cylindrica L.
--------------------------	-------------------------

Оба этих вида развиваются на *Chaerophyllum*, первый из них панкавказский, а второй европейско-сибирский.

На Scrophularia и Verbascum

Cionus scrophulariae L.	Cionus tuberculatus Scop.
Cionus caucasicus Reitt.	Gymnetron bipustulatum Rossi

Один из этих видов панкавказский, один степной, один средиземноморский и один европейский.

На сложноцветных

Cryptophagus villosus Heer	Haltica carduorum Guér.
Chrysomela armeniaca Fald.	Longitarsus succineus Foudr.
Crepidodera ferruginea Scop.	

Один из этих видов панкавказский, один среднеевропейско-кавказский, два вида европейских и один палеарктический.

На бобовых

Derocrepis pubipennis Reitt.	Apion subulatum Kirby
Derocrepis serbica Kutsch.	Apion gyllenhali Kirby
Bruchidius marginalis F.	Apion columbinum Germ.
Bruchus rufipes Bdi	Sitona concavirostris Hochh.
Bruchus incurvatus Motsch.	Miccotrogus picicornis F.
Apion pomone F.	

Из этих видов два панкавказских, три степных, четыре европейских, три палеарктических.

На крестоцветных

Meligethes lumbaris Sturm	Psylliodes cuprea Koch
Meligethes fulvipes Bris.	Ceutorrhynchus sulcatus Bris.
Phaedon laevigatus Duft.	Ceutorrhynchus hirtulus Germ.
Phyllotreta ochripes Curt.	

В этом списке один вид древнесредиземноморский, два вида степных, один европейский и три вида европейско-сибирских.

На *Lythrum salicaria*

Haltica palustris Wse	Nanophyes marmoratus Goeze
Lythriaria salicariae Payk.	Nanophyes circumscriptus A.
Hylobius transversoguttatus Goeze	

Один из этих видов европейский, два европейско-сибирских и два палеарктических.

На пасленовых

Epithrix atropae Foud. (на <i>Atropa caucasica</i>)
Epithrix ogloblini Khnz. (на <i>Solanum persicum</i>)

Один из этих видов эндемичен и известен лишь из Джермука, второй европейский.

На подорожнике

Longitarsus pratensis Panz.	Gymnetron labile Hrbst
Mecinus collaris Germ.	

Один из этих видов европейский и два палеарктических.

На гречичных

Gastroidea viridula Deg.	Lixus bardanae F.
Chaetocnema concinna Marsh.	Phytonomus rumicis L.
Cassida hablitziae Motsch.	Rhinoncus pericarpus L.
Apion marchicum Hrbst	Rhinoncus perpendiculararius Reiche

Один из этих видов западнокавказский, три вида европейских, один среднеевропейско-кавказский, три вида палеарктических.

На гвоздичных

Cassida bella Fald.	Cassida subreticulata Suffr.
---------------------	------------------------------

Первый из этих видов панкавказский, развивается на *Saponaria*, второй—среднеевропейско-кавказский.

На молочае

Aphthona reitteri Allard (западнокавказский вид)
Aphthona violacea Koch (европейский вид)

Разные олигофаги

Dolichosoma lineare Rossi	Galerucella pusilla Duft.
Brachypterus fulvipes Er.	Aphthona euphorbiae Schrnk
Meligethes brevis Strm	Longitarsus luridus Scop.
Meligethes atratus Ol.	Dibolia timida Ill.
Meligethes försteri Reitt.	Psylliodes attenuata Koch
Meligethes floribundus Reitt.	Lixus vilis Rossi
Meligethes brachialis Er.	Mononychus punctum-album Hrbst
Meligethes viduatus Strm	Ceutorrhynchus suturalba Schze
Meligethes bidens Bris.	Ceutorrhynchus lethierryi Bris.
Meligethes morosus Er.	Ceutorrhynchus cognatus Schze
Lilioceris faldermanni Guér.	Ceutorrhynchus hepaticus Gyll.
Cryptocephalus elegantulus Grav.	Cidnorrhinus quadrimaculatus L.
Bromius obscurus L.	Gymnetron thapsicola Germ.
Timarcha hummeli Fald.	Miarus dentiventris Reitt.

В этом списке четыре вида панкавказских, один вид восточнесредиземноморский, восемь видов европейских, семь среднеевропейско-кавказских, пять европейско-сибирских и три палеарктических.

Среди олигофагов лесного травостоя Армении, так же как в древесное, преобладают европейские и более широко распространенные виды, однако здесь довольно богат местный, а также кавказский эндемизм. Характерна в этом отношении фауна *Symphytum*, насчитывающая трех кавказских эндемиков. Из других растений, на которых обнаружены местные или кавказские эндемики, можно назвать молочай, лилию, *Chaerophyllum aureum*, *Scrophularia*, *Lathyrus roseus*, *Solanum persicum*, *Galium*, *Saponaria*.

Довольно многочисленную фауну полифагов мы распределим следующим образом (в эту группу включили и несколько олигофагов, кормовое растение которых нам осталось неизвестным).

1. Эндемики

Otiorrhynchus nemorosus L. Arnoldi	Paophilus zangezuricus Khnz.
Brachysomus hirsutus Khnz.	

Первый из этих видов известен по двум экземплярам, пойманным около Иджевана в густом лесу, второй найден в долине Мармарика в одном экземпляре, относится к роду, широко распространенному в северной Палеарктике, бореального происхождения, третий вид нередок в Зангезуре, принадлежит к восточнесредиземноморскому роду, на Кавказе представленному лишь этим, довольно aberrantным видом.

2. Западнокавказские виды

Denticollis parallelcollis Aubé	Otiorrhynchus reitteri Strl.
Otiorrhynchus chaudoiri Hochh.	Chilodrosus phyllobiiforme Reitt.

4. Понкавказские виды

<i>Hoplia pollinosa</i> Kryn.	<i>Phyllobius deyrollei</i> Tourn.
<i>Otiorrhynchus pseudomias</i> Hochh.	<i>Phyllobius armeniacus</i> Kirsch.
<i>Otiorrhynchus nasutus</i> Strl.	<i>Polydrosus caucasicus</i> Desbr.
<i>Otiorrhynchus lederi</i> Strl.	<i>Plinthus dolosus</i> Fst
<i>Urometopus georgicus</i> Reitt.	

Многие из этих видов относятся на самом деле, вероятно, к западно-кавказской группе.

5. Гиркано-армянские виды

<i>Trichius abdominalis</i> Mén.	<i>Hyllobius verrucipennis</i> Boh.
<i>Ctenicera eschscholtzi</i> Fald.	

Первый из этих видов в Армении известен лишь из Зангезура, прочие здесь распространены широко.

8. Восточносредиземноморские виды

<i>Agriotes infuscatus</i> Desbr.	<i>Otiorrhynchus nefandus</i> Fst
<i>Agapanthia subchalybaea</i> Reitt.	

9. Крымско-кавказские виды

<i>Otiorrhynchus dentitibia</i> Reitt.
--

12. Эгеидо-туранские виды

<i>Athous mingrelicus</i> Reitt.	<i>Amartus aurosericeus</i> Reitt.
----------------------------------	------------------------------------

13. Степные виды

<i>Quasimus minutissimus</i> Germ.	<i>Phyllobius fulvago</i> Stev.
<i>Otiorrhynchus compressus</i> Stierl.	<i>Phyllobius vespertilio</i> Fst

16. Европейские виды

<i>Athous vittatus</i> F.	<i>Orsodacne serasi</i> L.
<i>Athous subfuscus</i> Müll.	<i>Lema septentrionis</i> Wse
<i>Ctenicera purpurea</i> Poda	<i>Chrysomela violacea</i> Müll.
<i>Selatopus amplicollis</i> Germ.	<i>Mniophila muscorum</i> Koch
<i>Cardiophorus cinereus</i> Hrbst	<i>Sciaphilus asperatus</i> Bonsd.
<i>Adrastus rachifer</i> Geoffr.	

17. Среднеевропейско-кавказские виды

<i>Melolontha pectoralis</i> Germ.	<i>Betarmon ferrugineus</i> Scop.
------------------------------------	-----------------------------------

18. Европейско-сибирские виды

<i>Trichius fasciatus</i> L.	<i>Cardiophorus rufipes</i> Goeze
<i>Cidnopus minutus</i> L.	<i>Dalopius marginatus</i> L.
<i>Ctenicera pectinicornis</i> L.	<i>Cytilus sericeus</i> Forst.

<i>Byrrhus pustulatus</i> Forst.	<i>Chaetocnema semicoerulea</i> Koch
<i>Byrrhus pilula</i> L.	<i>Polydrosus mollis</i> Ström
<i>Stilbus atomarius</i> L.	

19. Палеарктические виды

<i>Cardiophorus erichsoni</i> Buys.	<i>Phalacrus cortuscus</i> Panz.
-------------------------------------	----------------------------------

21. Виды особого распространения

Nastus trapezicollis Fst (Кавказ, Тарбагатай).

Фаунистический спектр травостоя в целом довольно однороден и характеризуется почти полным отсутствием как переднеазиатского, так и туранского элементов, а также бедностью средиземноморского. Все виды могут рассматриваться как выходцы из Европы или Закавказья. Немногочисленные армянские эндемики этой группы, по всей вероятности, распространены более широко.

К лесным навозникам можно отнести

<i>Cercyon haemorrhoidalis</i> F.	<i>Aphodius depressus</i> Kugel.
<i>Cercyon lateralis</i> Marsh.	<i>Aphodius prodromus</i> Brahm
<i>Cercyon terminatus</i> Marsh.	<i>Aphodius edithae</i> Reitt.
<i>Cercyon pygmaeus</i> Ill.	<i>Aphodius pusillus</i> Hrbst
<i>Cercyon quisquilius</i> L.	<i>Copris lunaris</i> L.
<i>Cercyon impressum</i> Strm	<i>Onthophagus illyricus</i> Scop.
<i>Cryptopleurum crenatum</i> Kug.	<i>Onthophagus ruficapillus</i> Brullé
<i>Oxyomus silvestris</i> Scop.	<i>Onthophagus grossepunctatus</i> J. Müll
<i>Aphodius fossor</i> L.	<i>Onthophagus coenobita</i> Hrbst
<i>Aphodius sticticus</i> Panz.	<i>Onthophagus lemur</i> F.
<i>Aphodius planicollis</i> Reitt.	<i>Onthophagus nuchicornis</i> L.

В этом списке один вид эндемичный, один понкавказский, два вида степных, один южнопалеарктический, пять европейских, два средневропейско-кавказских, девять палеарктических, один широкораспространенный.

г) Лесная подстилка

В фауне лесной подстилки мы различим две группы: в первую мы включим виды, живущие под пологом леса, предпочтительно у комля старых деревьев или в грибах; во вторую — виды, придерживающиеся лесных ручьев и оврагов или живущие в воде. Фауну первой из этих групп можно распределить следующим образом:

1. Эндемики

<i>Trechus infuscatus</i> Chd.	<i>Batrisodes erivanus</i> Motsch.
<i>Eonargus nidicola</i> Khnz.	<i>Stenus cribroides</i> Khnz.

Lathrobium rugipenne Hochh.	Quedius transcausicus Khnz.
Astenus silvicola Khnz.	Mycetoporus silvaticus Khnz.
Philonthus aegyptii Khnz.	Callicerus velox Khnz.
Ontholestes chalcopygus Hochh.	Zyras stenocephalus Khnz.
Quedius quadripunctatus Khnz.	

Из этих видов *E. nidicola* найден в дуплах старых деревьев, в которых гнездились дрозды; это единственный известный представитель aberrантного рода *Eonargus* Khnz., занимающего промежуточное место между трибами *Nemadini* и *Cholevini*. *S. velox* довольно своеобразный вид, который мы отнесли к реликтовому роду *Callicerus*, хотя он значительно отличается от семи прочих видов этого рода и, вероятно, более примитивен, чем они. Остальные виды нашего списка принадлежат к древним лесным родам, широко распространенным в Палеарктике, а иногда и всесветно. *Ph. aegyptii* найден в гнезде грифа, очевидно нидикол. Многие из этих видов описаны лишь по единичным находкам. *Stenus* найден в Азизбековском районе, *Q. transcausicus*, *O. chalcopygus* и *Zyras* — в Зангезуре, *Trechus* и *Mycetoporus* — в Зангезуре и в Цахкадзоре, прочие виды — в северной Армении. Можно полагать, что все эти виды принадлежат к древней лесной фауне Кавказа.

2. Западнокавказские виды

<i>Carabus biebersteini</i> Mén.	<i>Euconnus kraussi</i> Reitt.
<i>Carabus exaratus</i> Quens.	<i>Arcopagus corpulentus</i> Motsch.
<i>Trechus quadrimaculatus</i> Motsch.	<i>Tychus ibericus</i> Motsch.
<i>Batysciola pusilla</i> Motsch.	<i>Phyllodrepa alutacea</i> Reitt.
<i>Ptomaphagus caucasicus</i> Jeann.	<i>Tachinus laciniatus</i> Fpp.
<i>Nargus fungicola</i> Kol.	<i>Zyras laeviceps</i> Epp.
<i>Nargus lederi</i> Wse	<i>Leptusa venusta</i> Hochh.
<i>Catops divaricatus</i> Reitt.	<i>Laena piligera</i> Wse
<i>Catops dichrous</i> Reitt.	<i>Laena Khnzorian</i> : A. Bog.
<i>Agathidium circassicum</i> Reitt.	<i>Antherophagus caucasicus</i> Reitt.
<i>Agathidium caucasicum</i> Reitt.	<i>Dapsa limbata</i> Motsch.

Laena piligera в Армении найдена лишь в лесах Зангезура, *Dapsa* обнаружена в Цахкадзоре, *Ptomaphagus* — в Параре; остальные виды известны из северной Армении, причем *B. pusilla* встречается здесь лишь в долине Дебеда и Марцигета, ниже Шагалинского моста.

3. Восточнокавказские виды

<i>Isomira caucasica</i> Reitt.	<i>Cryptophagus nigricollis</i> Reitt.
---------------------------------	--

4. Панкавказские виды

<i>Bembidion incommodum</i> Netol.	<i>Pristonychnus gratus</i> Fald.
<i>Harpalus aeneipennis</i> Fald.	<i>Dromius semiplagiatus</i> Reitt.

<i>Xantholinus fortepunctatus</i> Motsch.	<i>Stilicus longicollis</i> Fauv.
<i>Quedius gemellus</i> Epp.	<i>Ocalea reitteri</i> Bernh.
<i>Quedius umbripennis</i> Roub.	<i>Homalister ornatus</i> Reitt.
<i>Arcopagus gracilis</i> Motsch.	<i>Lampyrus orientalis</i> Fald.
<i>Batrissodes ruprechtii</i> Kol.	<i>Cantharis foetida</i> Mén.
<i>Anthobium microcephalum</i> Motsch.	<i>Danacaea micans</i> Pioch.
<i>Anthobium rufotestaceum</i> Motsch.	<i>Dasycerus crenatus</i> Motsch.
<i>Stenus subditus</i> L. Benick	

5. Гиркано-армянские виды

<i>Agathidium caspicum</i> Reitt.	<i>Leptusa fauveli</i> Epp.
-----------------------------------	-----------------------------

Эти виды свойственны у нас Зангезуру.

6. Ирано-закавказские виды

<i>Bolitobius transversulus</i> Reitt. (Индия, Кавказ, Шурнух).

7. Араратские виды

<i>Oxyusa araxidis</i> Bernh.

8. Восточносредиземноморские виды

<i>Carabus scabrosus</i> Ol.	<i>Cyrtosus anceyi</i> Ab.
<i>Bembidion tetrasemum</i> Chd.	<i>Dascillus elongatus</i> Fald.
<i>Stenus coarcticollis</i> Epp.	<i>Helodes sericea</i> Kiesw.
<i>Lathrobium apicale</i> Baudi	<i>Leptaleus chadoiri</i> Kol.
<i>Dendrophilus championi</i> Lew.	<i>Arthrolips ferrugatus</i> Reitt.

9. Крымско-кавказские виды

<i>Cantharis cordicollis</i> Küst.

10. Древнесредиземноморские виды

<i>Stenus cordatus</i> Grav.	<i>Quedius cruentus</i> Ol.
------------------------------	-----------------------------

Интересно распространение в Армении первого из этих видов (долина Аракса, Шурнух).

11. Средиземноморские виды

<i>Bembidion dalmatinum</i> Dej.	<i>Othius laeviusculus</i> Steph.
<i>Phyllodrepa vilis</i> Er.	<i>Staphylinus flavocephalus</i> Goeze
<i>Stilicus orbiculatus</i> Payk.	<i>Quedius rufipes</i> Grav.
<i>Medon nigrifolius</i> Er.	<i>Danacaea marginata</i> Küst.

12. Эгейдо-туранские виды

<i>Ocalea minor</i> Epp.

13. Степные виды

<i>Agonum nigrum</i> Dej.	<i>Nossidium pilosellum</i> Marsh.
<i>Olistopus sturmi</i> Duft.	<i>Lesteva punctata</i> Er.

Philonthus coerulescens Lac.	Helophorus nubilus F.
Philonthus corruscus Grav.	Luciola mingrelica Mén.
Plegaderus caesus Hrbst	Rhagonycha nigritarsis Brullé
Onthophilus striatus Forst.	Cryptophagus quadrimaculatus Reitt.

14. Южнопалеарктические виды

Trechus quadristriatus Schrank

16. Европейские виды

Notiophilus rufipes Curt.	Quedius ochripennis Mén.
Notiophilus biguttatus F.	Quedius cinctus Payk.
Bembidion nitidulum Marsh.	Bolitobius trinotatus Er.
Dromius linearis Ol.	Mycetoporus clavicornis Steph.
Acrotichis intermedia Gyllm.	Conosomus lividus Er.
Catops fuliginosus Er.	Bolitochara lucida Grav.
Hydnobius multistriatus Gyll.	Bolitochara obliqua Er.
Cyrtusa minuta Ahr.	Zyras lugens Grav.
Amphicyllis globus F.	Atemeles paradoxus Grav.
Agathidium nigripenne F.	Phloeopora teres Grav.
Agathidium laevigatum F.	Ocalea rufilabris Sahlb.
Agathidium sphaerula Reitt.	Oxypoda vittata Sahlb.
Agathidium plagiatum Gyll.	Oxypoda alternans Grav.
Anisotoma orbicularis Müll.	Microglossa pulla Gyll.
Stenichnus scutellaris Müll.	Aleochara sparsa Heer
Stenichnus collaris Müll.	Valgus hemipterus L.
Stenichnus pusillus Müll.	Oxythyrea funesta Poda
Arcopagus bulbifer Reichb.	Rhagonycha femoralis Brullé
Necrophorus humator Gledisch.	Anthocomus fasciatus L.
Anthobium primulae Steph.	Dascillus cervinus L.
Xylodromus affinis Gerh.	Microcara testacea L.
Xylodromus depressus Grav.	Throscus elateroides Heer
Deleaster dichrous Grav.	Anaspis ruficollis F.
Astenus neglectus Märk.	Cryptophagus badius Strm
Stillicus similis Er.	Antherophagus nigricornis F.
Philonthus intermedius Lac.	Corticaria foveola Beck.
Staphylinus chalconcephalus F.	

17. Среднеевропейско-кавказские виды

Amara anthobia Villa	Philonthus frigidus Kiesw.
Catops kirbyi Spenc.	Staphylinus messor Nordm.
Colon affine Strm	Astrapaeus ulmi Rossi
Homalium ferrugineum Kr.	Quedius brevicornis Thoms.
Phyllodrepa gracilicornis Fairm.	Bryoporus cernuus Grav.
Philonthus picipes Fauv.	Microglossa picipennis Gyll.

Hypocaccus specularis Mars.	Charopus concolor F.
Hister stigmosus Mars.	Carpophilus bipustulatus Heer
Malthinus fascialis Thoms.	Cryptophagus scutellatus Newm.

18. Европейско-сибирские виды

Carabus granulatus L.	Stenus erichsoni Rey
Bembidion articulatum Panz.	Oxyporus rufus L.
Bradycellus collaris Payk.	Lathrobium brunnipes F.
Amara curta Dej.	Gabrius vernalis Grav.
Amara montivaga Strm	Ontholestes murinus L.
Amara ovata F.	Mycetoporus niger Fairm.
Amara lunicollis Schiödté	Mycetoporus solidicornis Woll.
Гтерostichus niger Schall.	Mycetoporus longicornis Mäkl.
Pterostichus gracilis Dej.	Bolitobius trimaculatus Payk.
Pterostichus minor Gyll.	Tachyporus obtusus Grav.
Pterostichus strenuus Panz.	Tachinus rufipes Deg.
Agonum assimile Payk.	Gyrophaena fasciata Marsh.
Agonum fuliginosum Panz.	Gyrophaena nitidula Gyll.
Agathidium seminulum L.	Cantharis sudetica Letzn.
Euconnus claviger Müll.	Cantharis nigricans Müll.
Oeceptoma thoracicum L.	Cantharis haemorrhoidalis F.
Xylodrepa quadripunctata Schreb.	Cyphon putoni Er.
Phloeonomus planus Payk.	Scirtes hemisphaericus L.
Stenus geniculatus Grav.	Chilocorus renipustulatus Scriba

19. Палеарктические виды

Bembidion tetracolum Say	Stenus bifoveolatus Gyll.
Tachita nana Gyll.	Stenus similis Hrbst
Pterostichus oblongopunctatus F.	Xantholinus punctulatus Payk.
Badister bipustulatus F.	Xantholinus linearis Ol.
Metabletus foveatus Geoffr.	Othius punctulatus Goeze
Sciodrepoides watsoni Spenc.	Philonthus atratus Grav.
Leptinus testaceus Müll.	Philonthus fuscipennis Mnnh.
Thanatophilus rugosus L.	Philonthus fimetarius Grav.
Phosphuga atrata L.	Gabrius femoralis Hochh.
Proteinus atomarius Er.	Gabrius nigritulus Grav.
Homalium rivulare Payk.	Quedius limbatus Heer
Phyllodrepa floralis Payk.	Quedius oblitteratus Er.
Lathrimaemum atrocephalum Gyll.	Mycetoporus splendidulus Grav.
Trogophloeus corticinus Grav.	Bolitobius thoracicus F.
Oxytelus laequatus Mars.	Conosomus pubescens Grav.
Stenus humilis Er.	Tachyporus atriceps Sharp
Stenus junio F.	Tachinus pallidipes Grav.
Stenus pusillus Steph.	Tachinus laticollis Grav.

Tachinus elongatus Gyll.	Cyphon padi L.
Gyrophana pumilio Grav.	Lagria hirta L.
Gyrophana bihamata Thoms.	Monotoma picipes Hrbst
Atheta longicornis Grav.	Cryptophagus cellaris Scop.
Atheta gregaria Er.	Atomaria proluxa Er.
Atheta crassicornis F.	Atomaria ruficornis Marsh.
Aleochara intricata Mnnh.	Atomaris apicalis Er.
Abraeus globulus Creutz.	Melanophthalma distinguenda Com.
Acritus homoeopaticus Woll.	Calvia decemguttata L.
Hister purpurascens Hrbst	Calvia 14-guttata L.
Hister corvinus Germ.]	Mycetaea hirta Marsh.
Cyphon variabilis Thnb.	

20. Широко распространённые виды

Oxytelus rugosus F.	Atheta fungi Grav.
Oxytelus piceus L.	Aleochara curtula Goeze
Oxytelus complanatus Pand.	Corticarina gibbosa Hrbst
Oxytelus sculptus Grav.	Cryptophagus acutangulus Gyll.
Oxytelus sculpturatus Grav.	Cryptophagus scanicus L.
Quedius fulgidus F.	

21. Виды особого распространения

Bolitobius rostratus Motsch. (Кавказ, Дальний Восток).

Фаунистический спектр лесной подстилки лесов Армении напоминает спектр их древостоя, но здесь больше палеарктических и, в особенности, голарктических форм; эгеидский элемент, наоборот, беднее, а крымско-кавказский представлен лишь одним видом. Наконец, распространение местных эндемиков совсем иное; правда, учитывая недостаточную изученность фауны соседних лесов, можно полагать, что многие из этих эндемиков окажутся распространёнными далеко за пределами Армении.

Что же касается фауны ручьев и оврагов, то ее можно распределить следующим образом:

1. Эндемики

Trechus yatsenko-khmelevskiy Khnz.; этот вид найден в одном экземпляре в лесу выше селенья Иджеван; он близок к некоторым западноредиземноморским видам этого рода.

Duvalius stepanavanensis Khnz.; нами найден в мокрой земле у родника около Степанавана (Медвежья гора); это единственный настоящий эндогей, найденный в Армянской ССР.

Pterostichus (Agastillus) capitatus Chd.; обычен в лесах Зангезура и верховьев Арпы (Джермук) и на восточном склоне Зангезурского хребта в альпийской зоне; найден также на Арагаце, выше Бюракана.

2. Западнокавказские виды

<i>Bembidion cyaneum</i> Chd.	<i>Dianous elegans</i> Khnz.
<i>Bembidion zolotarevi</i> Reitt.	<i>Latelmis latiusculus</i> Zaitz.

4. Панакавказские виды

<i>Nebria nigerrima</i> Chd.	<i>Bembidion nordmanni</i> Chd.
<i>Bembidion peliopterum</i> Chd.	<i>Hydraena caucasica</i> Kuw.
<i>Bembidion lederi</i> Reitt.	<i>Grouvellinus causicus</i> Motsch.

8. Восточносредиземноморские виды

<i>Bembidion moschatum</i> Peyr.	<i>Potamonectes variegatus</i> Aubé
<i>Deronectes parvicollis</i> Schaum	<i>Platambus lunulatus</i> Stev.

11. Средиземноморские виды

<i>Hydroporus tessellatus</i> Drap.	<i>Gaurodytes dilatatus</i> Br.
-------------------------------------	---------------------------------

12. Эгеидо-туранские виды

<i>Bembidion turcicum</i> Gemm. et Harold	<i>Bembidion combustum</i> Mén.
---	---------------------------------

13. Степные виды

<i>Bembidion monticola</i> Strm	<i>Ochthebius exsculptus</i> Germ.
<i>Gaurodytes melanocornis</i> Zimm.	

14. Южнопалеарктические виды

Gaurodytes biguttatus Ol.

15. Западносредиземноморско-кавказские виды

Leistus fulvus Chd.

16. Европейские виды

Latelmis volkmari Panz

17. Среднеевропейско-кавказские виды

<i>Nebria picicornis</i> F.	<i>Ochthebius gibbosus</i> Germ.
<i>Bembidion tibiale</i> Duft.	<i>Esolus angustatus</i> Müll.
<i>Gaurodytes borealis</i> Gyll.	

18. Европейско-сибирские виды

<i>Bembidion andreae</i> F.	* <i>Stenus biguttatus</i> L.
-----------------------------	-------------------------------

19. Палеарктические виды

<i>Cicindela hydrida</i> L.	<i>Hydroporus pubescens</i> Gyll.
<i>Atranus collaris</i> Mén.	<i>Bledius opacus</i> Block
<i>Agonum obscurum</i> Hrbst	<i>Stenus bipunctatus</i> Er.
<i>Hydroporus planus</i> F.	

Этот спектр интересен сравнительным обилием видов с дизъюнктивными ареалами, а также местных и кавказских эндемиков. Он свидетельствует о большой древности его фауны.

Для фауны лесной подстилки лесов Армении характерна бедность видовым составом некоторых семейств, гораздо более богато представленными как в европейских, так и в грузинских лесах, например среди жужелиц, ошупников и Scydmaenidae, что может рассматриваться как доказательство существования в прошлом ксеротического периода, во время которого лесные массивы Армении сильно сократились в объеме, а их подстилка иссушилась.

В заключение мы даем сравнительную таблицу всех спектров лесной фауны Армении (табл. 6).

Таблица 6
Фаунистические спектры жесткокрылых лесов Армянской ССР

№№ групп	Листва	Древо-стой	Навозники	Травостой	Подстилка	Ручьи и овраги	Итого
1	1	5	1	4	13	3	27
2	—	11	—	7	22	4	44
3	—	1	—	—	2	—	3
4	—	26	1	22	19	6	74
5	—	3	—	3	2	—	8
6	—	1	—	—	1	—	2
7	—	—	—	—	1	—	1
8	1	16	—	4	10	4	35
9	—	10	—	1	1	—	12
10	—	—	—	3	2	—	5
11	—	6	—	2	8	3	19
12	1	1	—	2	1	2	7
13	2	17	2	13	12	3	49
14	—	—	1	—	1	1	3
15	—	1	—	—	—	1	2
16	10	94	5	34	54	1	198
17	—	23	2	15	18	5	63
18	10	34	—	23	38	2	107
19	5	30	9	18	59	7	128
20	—	4	1	—	11	—	16
21	—	1	—	1	1	—	3
Итого	30	284	22	152	276	42	806

Что же касается районирования наших лесных массивов, то здесь возможно выделить четыре округа:

- а) бассейна Дебеда, вместе со Степанаванским районом,
- б) бассейна Агстева и Шамшадинского района,
- в) Зангезура, включая сюда и леса Мегринского района,
- г) остатков лесов долины Аракса, от склонов Арагаца и бассейна озера Севан до верховьев Арпы.

Остатки лесов на Биченахском перевале (в НахАССР) не исследованы ни нами, ни другими коллекторами, так что мы их здесь не рассматриваем.

Для каждого из выделенных нами округов можно привести ряд характерных видов, хотя в дальнейшем некоторые из них, несомненно, обнаружатся у нас и в других округах.

Для округа бассейна Дебеда эндемичны: *Eonargus nidicola*, *Astepus silvicola*. Только здесь в Армении обнаружены: *Carabus biebers-teini*, *Batysciola pusilla*, *Phyllodrepa gracilicornis*, *Tachinus laciniatus*, *Esolus angustatus*, *Cryptophagus nigricollis*, *Laena Khnזורiani* *Systemocerus caucasicus*, *Acalles caucasicus*.

Для округа бассейна Агстева эндемичны: *Trechus yatsenko-khmelevskiy*, *Otiorrhynchus nemorosus*. Только здесь в Армении найдены: *Phyllodrepa alutacea*, *Bryoporus cernuus*, *Homalister ornatus*, *Aesalus ulanowskyi*, *Aphodius planicollis*, *Elater carpathicus*, *Hypoganus stepanovi*, *Dicerca chlorostigma*, *Ptinus circassicus*, *Prostomis mandibularis*, *Cylindodes ater*, *Endomychus armeniacus*, *Toxotus mirabilis*, *Derocrepis serbica*, *Otiorrhynchus nefandus*.

Для округа Зангезура эндемичны: *Ontholestes chalcopygus*, *Gastrellus phloeophagus*, *Xestobium subincanum*, *Eledonoprius serrifrons*. Только здесь в Армении найдены: *Atranus collaris*, *Stilicus longicollis*, *Lep-tusa fauveli*, *Trichius abdominalis*, *Hypophloeus basalis*, *Laena piligera*. Многие из этих видов гирканские.

Следует отметить сравнительную бедность фауны Зангезурских лесов и отсутствие в них многих видов, характерных для северной Армении в целом, особенно среди представителей кавказской фауны; в частности, здесь не встречаются виды родов *Anthobium*, *Leptorrhabdium*, *Eнопло-deres*, *Fallacia*, *Lilioceris*, *Timarcha*, *Mniophila*, etc.

Среди характерных видов можно также указать на некоторые общие элементы с лесными массивами Агстева или Аракса. К первым из этих элементов принадлежат: *Bembidion lederi*, *Pristonychus gratus*, *Cerylon clavipes*, ко вторым: *Stenus cordatus*, *Mycetoporus silvaticus*.

Лесные массивы долины Аракса настолько изрежены, что лесная фауна этого округа сохранилась лишь островками, однако и она насчитывает несколько эндемиков, а именно: *Stenus cribroides*, *Philonthus aegyptii*, *Epithrix ogloblini*.

Только здесь в Армении найдены: *Olistopus sturmi*, *Nargus lederi*, *Homalium ferrugineum*, *Ocalea reitteri*, *Dascillus elongatus*, *Dap-sa limbata*.

Наконец, интересно отметить нахождение широко распространенного на Кавказе *Trechus 4-maculatus* в трех станциях: Киранц (в бассейне Агстева), Санаин и Алаяз (бассейн Арпы).

В заключение заметим, что среди всех видов, приведенных нами для округа долины Аракса, нет ни одного вида, связанного с древостоем.

Из данных нашего районирования можно заключить, что нахождение в каждом из выделенных нами массивов характерных видов, и притом отчасти эндемичных, свидетельствует о сохранении здесь с давних пор, по крайней мере остатков, лесных элементов. В долине Дебеда эти элементы должны были сохраниться, по крайней мере, вдоль этой реки и на Медвежьей горе, в долине Агстева—вокруг Иджевана и у монастыря Киранц; в Зангезуре—в долине Цава и Кашуни; в бассейне Аракса—в долинах Мармарика, Азата, в верховьях Арпы и Веди, хотя здесь сейчас от этих лесов остались лишь незначительные остатки, очевидно из-за антропогенного фактора.

VII. СУХОЙ СОСНЯК

В Армении сосняки встречаются лишь в северных районах и занимают площадь около 3000 га. По данным Г. Д. Ярошенко (1929), их места произрастания непостоянны, так как они разрастаются на месте бывших дубрав и сами, в дальнейшем, вытесняются дубом. В Армении различают формации сухих и травянистых сосняков. Сухие сосняки приурочены к наиболее сухим, крутым и каменистым склонам южной экспозиции. Травянистые сосняки в Армении занимают незначительные площади, самый большой сосняк (90 га) находится в окрестности селенья Гюлагарак, где образует красивую рощу, хорошего бонитета и довольно значительной полноты. В последнее время сосны широко применяются в искусственных насаждениях, главным образом в лесных районах, а также в окрестностях Еревана и вокруг озера Севан.

В Армении сосняки не образуют сколько-нибудь характерных биоценозов, и их единственным типичным растением является сама сосна (*Pinus kochiana* Klotz). Что же касается травяного покрова, то он представлен, в основном: *Trifolium alpestre*, *Carex humilis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Campanula alliariaefolia*, *Ranunculus caucasicus*.

В Армении фауна сосняка сводится к фауне самой сосны. Ни местных, ни кавказских эндемиков здесь нет. Виды можно распределить следующим образом:

8. Восточносредиземноморские виды

<i>Anthaxia godeti</i> Lap.	<i>Chrysanthia planiceps</i> Ol.
<i>Ancylochira araratica</i> Mars.	<i>Asemum tenuicorne</i> Kr.

Из этих видов златка *Anthaxia godeti* настолько близка к европейской *A. quadripunctata* L., что ее правильнее рассматривать как подвид этой последней. Златка *Ancylochira araratica*, судя по имеющимся у нас данным, в Армении в природе не встречается, но завозится иногда с сосновой древесиной из Грузии.

11. Средиземноморские виды

<i>Adelocera punctata</i> Hrbst	<i>Salpingus castaneus</i> Panz.
<i>Anthaxia nigrojubata</i> Roub.	

13. Степные виды

<i>Magdalis rufa</i> Gemm.

16. Европейские виды

<i>Plegaderus saucius</i> Er.	<i>Brachonyx pineti</i> Payk.
<i>Thanasimus rufipes</i> Brahm	<i>Magdalis phlegmatica</i> Hrbst
<i>Ernobius nigrinus</i> Strm	<i>Hylastes attenuatus</i> Er.
<i>Hypophloeus pini</i> Panz.	<i>Hylastes angustatus</i> Hrbst
<i>Rhizophagus depressus</i> F.	<i>Pityophthorus glabratus</i> Eichh.
<i>Leptura sanguinolenta</i> L.	<i>Orthotomicus longicollis</i> Gyll.
<i>Anthonomus varians</i> Payk.	<i>Xyleborus eurygraphus</i> Ratz.

18. Европейско-сибирские виды

<i>Cylistosoma oblongum</i> F.	<i>Hylastes ater</i> Payk.
<i>Pytho depressus</i> L.	<i>Hylurgops palliatus</i> Gyll.
<i>Paramysia oblongoguttata</i> L.	<i>Blastophagus minor</i> Hart.
<i>Pogonocherus fasciculatus</i> Deg.	<i>Blastophagus piniperda</i> L.
<i>Acanthocinus aedilis</i> L.	<i>Crypturgus cinereus</i> Hrbst
<i>Acanthocinus griseus</i> F.	<i>Pityogenes quadridens</i> Hart.
<i>Cryptocephalus pini</i> L.	<i>Pityophthorus lichtensteini</i> Ratz.
<i>Hyllobius abietis</i> L.	<i>Ips sexdentatus</i> Börn.
<i>Pissodes notatus</i> F.	<i>Ips acuminatus</i> Gyll.
<i>Magdalis memnonia</i> Gyll.	<i>Orthotomicus suturalis</i> Gyll.

19. Палеарктические виды

<i>Melanophila cyanea</i> F.	<i>Crioccephalus tristis</i> F.
<i>Ernobius mollis</i> L.	<i>Crioccephalus rusticus</i> L.
<i>Microbregma emarginata</i> Duft.	<i>Hylotrupes bajulus</i> L.
<i>Scymnus suturalis</i> Thnb.	<i>Tripodendron lineatum</i> Ol.
<i>Spondylis buprestoides</i> L.	<i>Orthotomicus proximus</i> Eichh.
<i>Asemum striatum</i> L.	<i>Orthotomicus laricis</i> F.

Microbregma известен из Армении лишь в одном, несколько aberrантном экземпляре, возможно завезен.

Фаунистический спектр сосняков Армении характеризуется как обедненный европейский, с примесью трех малоазиатских видов, из ко-

торых два встречаются и в Крыму; в Армению эти два вида могли проникнуть как с севера, так и с юга.

Что же касается районирования сосняков Армении, то, учитывая незначительность занимаемых ими площадей, вряд ли можно здесь установить какие-нибудь деления; однако во многих стациях фауна сосняков более или менее обеднена, что можно приписать условиям местного микроклимата, а также антропогенному фактору.

VIII. НАГОРНАЯ СТЕПЬ

Степи занимают в Армянской ССР обширные пространства во всех горных районах и спускаются к Араксу вдоль его притоков—Ахуряна, Раздана и Касаха.

Тахтаджян (1941) различает горностепные ковыльные, злаковоротравные, разнотравные и сухие ковыльно-типчаковые степи. К этому списку можно прибавить бородачевые степи, простирающиеся в Армении узкой лентой вдоль ее северной границы выше полупустыни, и бобовые формации, о которых упоминает Магакьян (1941).

Эдификаторами почти всех степей являются разные злаки, особенно ковыли, образовавшие местами, например на Ширакском плато, формацию, удивительно напоминавшую типичную южнорусскую степь.

Сейчас почти все степи распаханы и потеряли свой прежний облик. Только в наиболее сухих местах, часто выше фриганы, сохранились еще участки целинной степи, нередко с примесью трагантиков, проникших сюда вследствие разрушения степной дерновины постоянно там пасущимся скотом. Во многих местах степи переходят в лугостепи, в верхнем ярусе которых преобладают степные злаки, а в нижних синузиях—разнотравные элементы луга. Интересны в этом отношении лугостепи с *Festuca varia*, рассматриваемые П. Д. Ярошенко (1940, стр. 227) как «реликтовые степи ксеротических фаз, претерпевшие в современную эпоху олуговение». Местами встречаются также горноосоковые лугостепи.

Хотя горные степи занимают в Армянской ССР обширные площади, их фауна бедна и однообразна; так как виды, связанные со злаками, немногочисленны и в данном ценозе не характерны, мы рассмотрим эту фауну как целое и распределим ее по следующим группировкам.

1. Эндемики

Medon exquisitus Kirschenbl. *Omophilus armentiacus* Znojko
Вгуюрогus caucasicus Luze

Из этих видов *Medon* является, вероятно, древним лесным реликтом, близким к европейскому *M. castaneus* Grav., также живущим в норах

трызунов и встречающимся в лесах. *Вгуюрогus* найден нами на южных склонах Лалвара на высоте около 1900 м над ур. м. в степной зоне, но на довольно аридном склоне с незадерненным растительным покровом, бегая между кустарниками растений, он казался обильным. Его происхождение и исходный биотоп неясны. *Omophilus* тяготеет к эгейской фауне.

2. Западнокавказские виды

Athous schneideri Kiesw. *Ceutorrhynchus biplagiatus* Schze
Otiorrhynchus erivanensis Reitt.

3. Восточнокавказские виды

Xantholtnus haematodes Kol. *Lithophilus araxidis* Reitt.

4. Панкавказские виды

Carabus clypeatus Ad. *Helops recticollis* Allard
Anisoplia farraria Er. *Dorcadion dimidiatum* Motsch.
Rhizotrogus serrifunus Mars. *Dorcadion sevangense* Reitt.
Rhizotrogus arcilabris Mars. *Bruchus lugubris* Faohr.
 Apion inapertum Desbr.

5. Гиркано-армянские виды

Carabus tamsi Mén. *Harpalus reflexus* Putz.

6. Ирано-закавказские виды

Zabrus trinii Fisch.

Этот вид распространен широко, но не встречается в северо-западной Армении.

7. Араратские виды

Carabus pumilio Küst. *Omophilus laevigatus* Seidl.
Carabus gotschi Chd. *Dorcadion argonauta* Suv.
Callisthenes brevisculus Mnh. *Luperus lividus* Joan.
Anisoplia anagnatha Zaitz. *Bruchidius königi* Schils.
Lydus elegantulus Muls.

8. Восточномедитеранейские виды

Carabus maurus Ad. *Anisoplia signata* Fald.
Clivina laevifrons Chd. *Potosia troyana* Gory
Harpalus polychromus Tschitsch. *Agriotes turcicus* Cand.
Harpalus saxicola Dej. *Omophilus curtulus* Kirsch.
Philonthus pentheri Gnglb. *Dorcadion sulcipenne* Küst.
Saprinus stüssineri Reitt. *Dorcadion scabricolle* Dalm.
Liatongus festivus Stev. *Hoplopteridius chaudiroi* Hochh.

10. Древнесредиземноморские виды

Aphodius trucidatus Harold Rhabdorrhynchus menetriesi Gyll.
Meloe rugosus Marsh.

11. Средиземноморские виды

Harpalus tenebrosus Dej. Lixus elongatus Goeze
Aphodius consputus Creutz. Baris quadraticollis Boh.
Bruchus nanus Germ.

12. Эгейско-туранские виды

Ophonus convexicollis Mén. Mylabris laevicollis Mars.
Achenium picinum Fauv. Larinus vittelinus Schön.

13. Степные виды

Bembidion terminale Heer Meloe proscarabaeus L.
Harpalus melancholicus Er. Meloe variegatus Donovan.
Harpalus servus Duft. Meloe erythrocnemus Pall.
Zabrus blapoides Creutz. Meloe tucius Rossi
Necrophorus germanicus L. Meloe brevicollis Panz.
Lesteva longelytrata Goeze Pedinus femoralis L.
Coprophilus pennifer Motsch. Cryptophagus pallidus Strm
Hister quadrinotatus Scriba Dorcadion caucasicum Küst.
Hister stercorarius F. Cryptocephalus concolor Suffr.
Helophorus micans Fald. Exosoma collare Humm.
Aphodius scrofa F. Bruchus sibiricus Germ.
Aphodius immundus F. Apion stolidum Germ.
Aphodius punctipennis Er. Otiorrhynchus conspersus Hochh.
Onthophagus gibbulus Pall. Mylaeus verruca Stev.
Onthophagus vacca L. Foucartia squamulata Hrbst
Amphicoma vulpes F. Eusomus beckeri Tourn.
Anoxia pilosa F. Larinus inaequalicollis Cap.
Rhizotrogus aestivus Ol. Larinus jaceae F.
Amphimallon solstitialis L. Mecaspis nanus Gyll.
Potosia hungarica Hrbst Tychius astragali Beck.
Agriotes gurgistanus Fald.

14. Южнопалеарктические виды

Ophonus azureus F. Mylabris geminata F.
Microlestes maurus Strm Meloe uralensis Pall.
Polystichus connexus Geoffr. Blaps lethifera Marsh.
Aphodius lugens Creutz. Cryptocephalus sericeus L.
Aphodius melanostictus Schmidt Cryptocephalus cristula Duft.
Caccobius schreberi L.

15. Западноевропейско-кавказские виды

Cassida algirica Luc.

16. Европейские виды

Notiophilus pusillus Waterh. Hymenalia rufipes F.
Clivina collaris Hrbst Mycetochara linearis Ill.
Bembidion genei Küst. Atomaria mesomelaena Panz.
Acupalpus meridianus L. Cryptocephalus aureolus Suffr.
Calathus fuscipes Goeze Gastroidea polygoni L.
Masoreus wetterhalli Gyll. Chrysomela hyperici Forst.
Hydroporus palustris L. Phaedon pyritosus Rossi
Necrodes litoralis L. Phaedon cochleariae F.
Philonthus laminatus Creutz. Phyllotreta nigripes F.
Staphylinus fulvipennis Er. Apion rubens Steph.
Emus hirtus L. Apion sanguineum Deg.
Mycetoporus ruficornis Kr. Apion aethiops Hrbst
Laccobius gracilis Motsch. Otiorrhynchus ligustici L.
Trox hispidus Pontopp. Trachyploeus spinimanus Germ.
Geotrupes mutator Marsh. Cleonus piger Scop.
Geotrupes spiniger Marsh. Hypera meles F.
Aphodius distinctus Müll. Liparus coronatus Goeze
Aphodius rufus K. Moll. Ceutorrhynchus pubicollis Gyll.
Aphodius sphaelatus Panz. Ceutorrhynchus rugulosus Hrbst
Crypticus quisquilius L. Tychius aureolus Kiesw.
Mordellistena parvula Gyll. Gymnetron pascuorum Gyll.
Anthicus antherinus L. Rhynchaenus cinereus Fahr.

17. Среднеевропейско-кавказские виды

Harpalus cupreus Dej. Anthicus tristis Schm.
Catops chrysomeloides Panz. Otiorrhynchus fullo Schön.
Necrophorus fossor Er. Pseudocleonus grammicus Panz.
Heptaulacus testudinarius F. Larinus canescens Gyll.
Agriotes litigiosus Rossi Minyops carinatus L.
Meloe autumnalis Ol. Cleopus solani F.
Meloe sulcicollis Latr. Ceutorrhynchus constrictus Marsh.
Meloe punctatoradiatus Latr.

18. Европейско-сибирские виды

Ophonus puncticollis Payk. Philonthus rectangulus Sharp
Harpalus fuscipalpis Strm Staphylinus stercorarius Ol.
Amapa fulva Deg. Astilbus canaliculatus F.
Stenolophus teutonius Schrnk Homoeusa acuminata Märk.
Agonum viridicupreum Goeze Hister unicolor L.
Philonthus carbonarius Gyll. Heptaulacus carinatus Germ.

Aphodius subterraneus L.
Onthophagus fracticornis Preysl.
Cantharis lateralis L.
Selatosomus aeneus L.
Agriotes lineatus L.
Agriotes obscurus L.

Meloe violaceus Marsh.
Lema melanopus L.
Cryptocephalus moraei L.
Galeruca pomonae Scop.
Phyllotreta atra F.
Miarus campanulae L.

19. Палеарктические виды

Campalita maderae F.
Cicindela campestris L.
Cicindela germanica L.
Clivina fossor L.
Bembidion quadriguttatum F.
Bembidion quadrimaculatum L.
Ophonus punctatulus Duft.
Ophonus griseus Panz.
Ophonus rufipes Deg.
Ophonus calceatus Duft.
Harpalus aeneus F.
Harpalus smaragdinus Duft.
Harpalus latus L.
Harpalus rubripes Duft.
Harpalus luteicornis Duft.
Harpalus anxius Duft.
Harpalus serripes Quens.
Harpalus vernalis F.
Acupalpus dorsalis F.
Amara aenea Deg.
Pterostichus cupreus L.
Amara apricaria Payk.
Calathus melanocephalus L.
Agonum dorsale Pontopp.
Chlaenius vestitus Payk.
Brachinus crepitans L.
Brachinus explodens L.
Necrophorus vespillo L.
Thanatophilus sinuatus F.
Silpha carinata Hrbst
Silpha obscura L.
Homalium caesum Grav.
Oxytelus nitidulus Grav.
Platystethus arenarius Geoffr.
Philonthus splendens F.
Philonthus ebeninus Grav.

Philonthus concinnus Grav.
Philonthus dimidiatus Sahlb.
Philonthus agilis Grav.
Philonthus varius Gyll.
Philonthus cruentatus Gmel.
Philonthus varians Payk.
Creophilus maxillosus L.
Staphylinus caesareus Ced.
Quedius fuliginosus Grav.
Tachyporus macropterus Steph.
Oxypoda opaca Grav.
Thiasophila angulata Er.
Saprinus aeneus F.
Hister bisexstriatus F.
Hister ventralis Mars.
Hister neglectus Germ.
Helophorus aquaticus L.
Helophorus viridicollis Steph.
Laccobius alutaceus Thoms.
Sphaeridium bipustulatum F.
Sphaeridium scarabaeoides L.
Cercyon melanocephalus L.
Geotrupes stercorarius L.
Aphodius erraticus L.
Aphodius haemorrhoidalis L.
Aphodius fimetarius L.
Malachius aeneus L.
Selatosomus latus F.
Agriotes sputator L.
Olibrus aeneus F.
Corticaria crenulata Gyll.
Hippodamia 13-punctata L.
Phyllotreta vittula Redt.
Phyllotreta vittata F.
Bruchus rufimanus Boh.

Apion apricans Hrbst
Apion varipes Germ.
Apion aestivum Germ.
Apion curtirostre Germ.
Apion viciae Payk.

Apion ochropus Germ.
Phyllobius brevis Gyll.
Larinus sturnus Schall.
Phytonomus elongatus Payk.

20. Широко распространенные виды

Paederus fuscipes Curt.
Philonthus aeneus Rossi
Philonthus longicornis Steph.
Philonthus sordidus Grav.

Aleochara bipustulata L.
Rhyssemus germanus L.
Platytomus caesus Creutz.
Korynetes coeruleus Deg.

Большинство видов степной фауны Армении широко распространено, по крайней мере, по Европе. Фауна степей несколько изменяется с запада на восток, в основном за счет узкораспространенных видов, но эти различия нам кажутся недостаточными для выделения степных округов. Наиболее своеобразна фауна степи западной Армении (Ширакское плато, Гукасянский, Степанаванский и Спитакские районы); в Армении только здесь встречаются: *Medon exquisitus*, *Heptaaulacus testudinarius*, *Anoxia pilosa*, *Cryptocephalus moraei*, *Phaedon pyritosum*, *Luperus lividus*, *Hoplopteridius chaudoiri*, *Miarus campanulae*. Для бассейна Севана (вместе с Апаранским районом) характерны: *Carabus gotschi*, *Achenium picinum*, *Meloe uralensis*, *Meloe sulcicollis*, *Omphalus armeniacus*, *Hymenalia rufipes*, *Foucartia squamulata*. Наконец, степи Зангезура отличаются, в целом, очень бедной фауной; однако и здесь встречается несколько видов, в Армении больше нигде не обнаруженных, а именно: *Harpalus cupreus*, *Zabrus blapoides*.

IX. Л У Г А

Наши луга можно разделить на альпийские, субальпийские и послелесные.

Альпийские луга наиболее характерные из наших луговых формаций и у нас распространены на всех высоких горах, в северной Армении от высоты 2700—2800, в зоне озера Севан от высоты 2800—2900, в верховьях реки Арпы и южном Зангезуре от высоты 2900—2950 м над уровнем моря (по Тахтаджяну, 1941). Здесь можно различать следующие формации: скальную растительность, скальную растительность осыпей, каменистые лужайки, альпийские луга, альпийские ковры.

Эта последняя формация образует альпийское пестротравие и для энтомолога наиболее интересна. Здесь встречаются: *Campanula*

tridentata и *Pedicularis crassirostris*, реже *P. Normanniana*, а также *Gentiana dshimilensis*, *G. pontica*, *Primula algida*, *Sibbaldia parviflora*, *S. semiglabra*, *Myosotis alpestris*, *Ranunculus brachylobus*, *Cerastium cerastoides*, *Alchemilla sericea*, *Potentilla gelida*, *Carum caucasicum*, *Antennaria dioica*. В юго-восточной Армении альпийские ковры частично заменены каменистыми лужайками с *Minuartia aizoides*, *Veronica kurdisca*, *Taraxacum Stevenii*, *Gnaphalium supinum* etc.

Скальная растительность состоит из типичных приснежников (хионофитов) и скальной флоры; остальные формации носят более или менее переходный характер, наиболее обычны осоково-типчаковые и белоусовые луга.

По Тахтаджяну (1946), образование альпийских лугов объясняется рядом сукцессий. Наиболее древние формы—приснежники, и образовались они за счет скальной лесной растительности еще в третичный период, о чем свидетельствует их богатый эндемизм. Альпийские ковры являются, наоборот, наиболее молодой формацией, окончательно сформировавшейся «лишь в конце плейстоцена и в начале голоцена» (там же, стр. 68) из луговой растительности, так что «отношения между коврами и приснежниками не генетические» (как это писал Федоров, 1946), «а сукцессионные».

Альпийская флора Кавказа насчитывает 96 видов общих с Альпами, а также много общих видов с Алтаем и Гималаями, что свидетельствует о былом тесном общении и взаимопроникновении горных флор, имевшем, очевидно, место во время наиболее интенсивного обледенения плейстоцена. Но наряду с панальпийской флорой существует и более древняя эндемичная высокогорная флора, образовавшаяся раньше.

Субальпийские луга представляют переходные формации от альпийских лугов к лугостепям. Здесь можно различать сухие и влажные формации: сухие злаковоразнотравные с *Zerna variegata* и *Z. adjarica* (обычные в верховьях бассейна Арпы и в Зангезуре), мезофильные разнотравные луга, мезофильные злаково-бобовые луга с *Agrostis capillaris*, *Helictotrichon pubescens* и клеверами, влажные разнотравные луга с *Anemone fasciculata*, элиновые луга, широко распространенные в Средней Азии (Магакьян, 1951) и др. Наиболее интересной и наиболее древней формацией следует считать «декиани», или родорета, с зарослями реликтового кустарника *Rhododendron caucasicum*; в Армении эти заросли очень редки и встречаются спорадично лишь в северо-западной ее части на Кечутских горах, Маймехе, около оз. Севан, на Базумском хребте и т. д. (Магакьян, 1953). В Грузии, наоборот, декиани обычны.

К послелесным лугам следует причислить, во-первых, заросли черники, водяники и сорняка *Veratrum Lobelianum*, все свойственные у нас северо-западной Армении, во-вторых, своеобразный кавказский фитоценоз: субальпийское высокотравье.

Субальпийское высокотравье, столь мощно развитое в западной части Главного хребта, где оно издавна привлекало внимание ботаников,

в Армянской ССР хорошо выражено только местами в северо-западной Армении, например на Маймехе, где образует своеобразную формацию густого одноярусного травостоя высотой до 2 м и выше, с богатым видовым составом преимущественно из многолетних двудольных. В качестве характерных видов можно указать на: *Aconitum orientale*, *Delphinium flexuosum*, *Lilium Scovitzianum*, *Telekia speciosa*, *Senecio platyphyllus*, *Ligusticum alatum* и т. д. Здесь имеются и местные эндемики.

Возраст альпийского высокотравья разными ботаниками оценивается разно; Тахтаджян (1946) считает его одного возраста с третичным лесом, учитывая обилие древних эндемиков. Гроссгейм (1948), наоборот, ссылаясь на сравнительно малое число древних эндемичных элементов в составе самого высокотравья на Кавказе (стр. 114), заключает о его сравнительной молодости. Что же касается его фауны, то здесь нам никаких характерных видов не известно.

А. СУБАЛЬПИЙСКИЕ ЛУГА

Хотя в Армении субальпийские луга занимают обширные пространства, их фауна небогата и однообразна.

Среди армянских эндемиков особняком стоит группа из трех навозников, которые, вероятно, были связаны с дикими полорогими и поднялись в горы вместе с ними, возможно под воздействием антропогенного фактора. Это:

Aphodius quadrinaevulus Reitt. *Onthophagus basipustulatus* Heyd.
Copris armeniacus Fald.

К этой же группе можно было бы причислить и *Aphodius inclusus*, который, однако, более характерен для альпийской зоны. Следует отметить, что, хотя серна в прошлом была обычна как в Армении, так и в других странах Кавказа, ни один из навозников, связанных с нею в Альпах или Пиренеях, на Кавказе не обнаружен.

Из прочих эндемиков *Mannerheimia kirschenblatti* Klnz. является единственным кавказским представителем типично бореально-альпийского рода. Бореального происхождения, очевидно, и *Agpedium skalitzkyi* Bernh., описанный с «гор Армении», но нами не найденный.

Особняком следует выделить эндемика *Dorcadion bistriatum* Pic, одного из двух эндемичных видов этого рода в Армении; он известен от Гегамы до горных массивов Арпы и Воротана, придерживается высоты около 2500 м над уровнем моря. Второй эндемик этого рода известен из альпийской зоны Севанского хребта. Такое расселение можно увязать с древней тектоникой Армении.

Среди остальных эндемиков субальпийских лугов можно выделить более ксерофильную группу из шести видов, а именно:

Selatosomus peircanus Reitt. (Зангезурский хребет),
Helops constrictus Seidl. (горы бассейна Арпы),

Helops humeridens Reitt. (Зангезур),
Helops eligius Reitt. (этот вид, как и его ареал, нам неизвестен),
Otiorrhynchus sunicensis L. Arnoldi (гора Союх, 2000 м),
Baris perdura Reitt. (все горы Армении, местами до 3500 м), и
более гигрофильную.

Dasytes carbonarius Schils. *Otiorrhynchus densicollis* Reitt.
Pedilus unicolor Khnz. *Otiorrhynchus eques* Reitt.
Psylliodes oreophila Khnz. *Otiorrhynchus elongatus* Hochh.
Longitarsus brachypterus Wse *Hypera convexicollis* Zaslavsky

Сюда же можно, вероятно, отнести еще шесть видов скосарей, биотоп которых нам остался неизвестным, а также *Quedius latus*, описанного Гохгутом с Арагаца.

2. Западнокавказские виды

Carabus stjernvalli Mnh. *Helophorus kerimi* Gnglb.
Bembidion ellipticicurtum Netol. *Helophorus armeniacus* Gnglb.
Bembidion zaitzevi Lutshn. *Athous vulpeculus* Reitt.
Hydroporus koslovskii Zaitz. *Helops diteras* Allard
Hydnobius puncticollis Reitt. *Semiadalia schelkownikovi* Dobzh.
Oxytelus strigifrons Hochh. *Otiorrhynchus kirschi* Strl.
Oxytelus gibbulus Epp.

3. Восточнокавказские виды

Cymindis intermedia Chd. *Otiorrhynchus cinereus* Strl.

4. Панкавказские виды

Carabus calleyi Fisch. *Blaps luctuosus* Mén.
Harpalus raddei Tschitsch. *Dendarus extensus* Fald.
Zabrus aurichalceus Ad. *Dorcadion seminudum* Kr.
Metabletus humeralis Motsch. *Dorcadion apicerufum* Breun.
Hydroporus jakobsoni Zaitz. *Dorcadion nitidum* Motsch.
Xantholinus variabilis Hochh. *Dorcadion wagneri* Küst.
Athous circumductus Mén. *Otiorrhynchus carbonarius* Hochh.

Все эти виды более или менее ксерофильны, большинство из них степного происхождения; их отнесение к панкавказским видам вряд ли правильно, к сожалению, мы не знаем точного ареала ни одного из них.

5. Гиркано-армянские виды

Amara morio Mén. *Otiorrhynchus jarpachlinus* Reitt.

6. Ирано-закавказские виды

Lobodera iners Mén. *Omophilus nitidicollis* Seidl.

Первый из этих видов обычен на западных склонах Зангезурского хребта, второй нам известен лишь из заболоченных лугов выше Яныха (Мартунинский район).

7. Араратские виды

Dailognatha pumila Baudi *Otiorrhynchus angustifrons* Strl.
Haltica globicollis Wse *Otiorrhynchus cribripennis* Hochh.
Bruchidius reitteri Schils. *Hypera lydia* Petri
Otiorrhynchus punctirostris Stierl. *Hypera gordyaea* Petri

8. Восточносредиземноморские виды

Carabus victor Fisch. *Gaurodytes caraboides* Sharp
Carabus cribratus Quens. *Helophorus guttulus* Motsch.
Carabus scabripennis Chd. *Dorcadion haemorrhoidale* Hampe
Carabus adamsi Ad. *Otiorrhynchus weisei* Reitt.
Harpalus angulatus Putz. *Alophus agrestis* Boh.

Все эти виды сравнительно гигрофильны и встречаются лишь в западной Армении.

10. Древнесредиземноморские виды

Compsolacon crenicollis Mén.

11. Средиземноморские виды

Oxytelus inustus Grav. *Bruchidius virgatus* Faohr.
Platystethus laevis Kfsw.

12. Эгейдо-туранские виды

Harpalus maurus Tschitsch. *Pholicodes trivialis* Boh.
Aphodius acutangulus Reitt.

13. Степные виды

Harpalus zabroides Dej. *Necrophorus nigricornis* Fald.
Amara tibialis Panz. *Aphodius kraatzi* Harold
Amara bifrons Gyll. *Aphodius ater* Deg.
Amara aulica Panz. *Melanotus brunneipes* Germ.
Cymindis scapularis Schaum *Opatrum sabulosum* L.
Necrophorus sepultor Charp. *Eusomus pilifer* Boh.
Necrophorus antennatus Reitt. *Eusomus pilosus* Schön.

16. Европейские виды

Calathus mollis Marsh *Aphodius coenosus* Panz.
Tachyporus ruficollis Grav. *Lycoperdina succincta* L.
Lomechusa strumosa Grav. *Apion confluens* Kirby
Aleochara bilineata Gyll. *Trachyploeus aristatus* Gyll.

17. Среднеевропейско-кавказские виды

Bembidion starcki Dawson *Aphodius obscurus* F.
Bembidion redtenbacheri Dan. *Dasytes aeneiventris* Küst.
Aphodius putridus Geoffr.

18. Европейско-сибирские виды

<i>Harpalus rufitarsis</i> Duft.	<i>Byrrhus fasciatus</i> Forst.
<i>Amara municipalis</i> Duft.	<i>Atomaria fuscata</i> Schön.
<i>Coelambus marklini</i> Gyll.	<i>Chrysomela limbata</i> F.
<i>Platystethus nodifrons</i> Sahlb.	<i>Phaedon armoraciae</i> L.
<i>Quedius nitidipennis</i> Steph.	<i>Sitona lineellus</i> Bousd.

19. Палеарктические виды

<i>Amara famelica</i> Zimm.	<i>Hydrochus angustatus</i> Germ.
<i>Gaurodytes bipustulatus</i> L.	<i>Helophorus granularis</i> L.
<i>Necrophorus investigator</i> Zett.	<i>Aphodius vittatus</i> Say.
<i>Philonthus micans</i> Grav.	<i>Selatosomus melancholicus</i> F.
<i>Quedius boops</i> Germ.	<i>Atomaria fuscata</i> Schön.
<i>Mycetoporus punctus</i> Gyll.	<i>Chaetocnema mannerheimi</i> Gyll.

20. Широко распространённые виды

Corticarina fuscata Gyll.

Из перечисленных видов два обладают своеобразным распространением; это *Aphodius vittatus* (Северная Америка, Сибирь, Сирия, Кавказ) и *Aphodius ater* (средняя Европа, Кавказ, Тибет).

Имеющиеся у нас данные недостаточны для правильного районирования зоны субальпийских лугов Армении. Можно лишь указать на постепенное обеднение ее фауны с запада на восток, причем наиболее богаты Гукасянский и Степанаванский районы, где встречаются такие характерные виды, как *Sarabus victor*, *S. stjernvalli*, *Athous vulpeculus*, *Dorcadion nitidum*. Севанскому бассейну и Урцскому хребту свойствен *Sarabus scabripennis*. На сухих склонах Зангезурского хребта встречаются *Lobodera iners*, *Dendarus tristis* и несколько навозников, на восточных — *Selatosomus reircanus*, *Dorcadion seminudum*, *Helops humeridens*.

В целом фауна наших субальп сложилась главным образом за счет кавказских и эгейских форм, с ничтожной примесью иранского и туранского элементов, и гораздо более значительной — из европейских степей.

Б. АЛЬПИЙСКИЙ ЛУГ

К этой фауне мы относим лишь те виды, которые наиболее обильны и характерны именно здесь. Эта фауна бедна, но своеобразна.

Большинство видов альпийских лугов Армении гумидного типа и связано с альпийскими коврами. Однако шесть видов предпочитают «каменистые площадки», эти виды следующие:

<i>Nastonycha alagoeza</i> Reitt.	<i>Adalia alpigrada</i> Khnz.
<i>Opetiopalpus sabulosus</i> Motsch.	<i>Pholicodes glaucinus</i> Fst
<i>Sphenoptera excavata</i> Fald.	<i>Pholicodes plebejus</i> Boh.

Экология первых двух видов неизвестна. *O. sabulosus* найден нами под камнями, среди скоплений трупов насекомых, за счет которых, вероятно, развивается; *Adalia* — хищник, прочие виды развиваются в почве. Из этих видов три эндемичных, один восточнокавказский, один ирано-закавказский и один южнопалеарктический. К фауне альпийских ковров можно отнести следующие виды:

1. Эндемики

<i>Nebria gotschi</i> Chd.	<i>Aphodius inclusus</i> Reitt.
<i>Trechus oresitrophus</i> Khnz.	<i>Olibrus ovalis</i> Khnz.
<i>Trechus dzermukensis</i> Khnz.	<i>Dorcadion cineriferum</i> Suv.
<i>Amara monticusta</i> Khnz.	<i>Longitarsus alpigradus</i> Khnz.
<i>Agonum brachyderum</i> Chd.	<i>Otiorrhynchus richteri</i> Khnz.
<i>Olophrum aragatzense</i> Khnz	<i>Otiorrhynchus nairicus</i> Khnz.
<i>Philonthus rufimargo</i> Reitt.	<i>Otiorrhynchus arnoldii</i> Khnz.
<i>Bryoporus abdominalis</i> Luze.	<i>Otiorrhynchus sulcibasis</i> Reitt.
<i>Tachinus gracilicornis</i> Luze	

К этому списку можно прибавить один новый вид из рода *Deltoomerus*, а также *Pterostichus capitatus*, который, однако, обычнее в лесу и поэтому отнесен нами к лесной фауне.

T. dzermukensis, *A. monticusta*, *O. aragatzense* северного происхождения, *D. cineriferum* — степного; скосарей мы рассмотрим ниже; филогения прочих видов неясная, но типичных древнекавказских форм здесь нет.

2. Западнокавказские виды

<i>Trechus armenus</i> Khnz.	<i>Hydroporus mtula</i> Zaitz.
<i>Pterostichus chydæus</i> Tschitsch.	<i>Charopus philoctetes</i> Ab.
<i>Pterostichus armenus</i> Fald.	<i>Curimus caucasicus</i> Reitt.
<i>Agonum rugicolle</i> Chd.	<i>Otiorrhynchus pulvinatus</i> Hochh.

4. Панкавказские виды

<i>Nebria schlegelmilchi</i> Ad.	<i>Gaurodytes glacialis</i> Hochh.
<i>Bembidion armeniacum</i> Chd.	<i>Olophrum caucasicum</i> Fauv.
<i>Bembidion caucasicum</i> Motsch.	<i>Aphodius asphaltinus</i> Kol.
<i>Pristonychus mannerheimi</i> Kol.	<i>Otiorrhynchus foveicollis</i> Hochh.

К типичным бореоальпийцам можно отнести восемь видов, из них пять европейских, один европейско-сибирский и два палеарктических; эти виды следующие:

<i>Bembidion bipunctatum</i> L.	<i>Gaurodytes solieri</i> Aubé
<i>Amara cursitans</i> Zimm.	<i>Gaurodytes congener</i> Thnb.
<i>Amara quenseli</i> Schön.	<i>Geodromicus globulicollis</i> Mnnh.
<i>Potamonectes griseostriatus</i> Deg.	<i>Atheta tibialis</i> Heer

В этом списке два вида (*B. bipunctatum* и *G. solieri*) на Кавказе представлены местными подвидами, а один (*Geodromicus*) в Армении очень изменчив, так что наряду с типичной формой здесь можно встретить один местный подвид и несколько неописанных рас.

Среди остальных видов три пришли сюда с северо-востока (виды особого распространения); это:

Bembidion transparens Gebl. (Сибирь, отдельные станции в средней Европе, Спитак).

Gaurodytes coxalis Sharp (Сибирь, Монголия, Малый Кавказ).

Necrophorus confusus Port. (Тянь-Шань, Крым, Малый Кавказ).

Все эти виды в Армении известны лишь из ее северо-западной части.

Остальные виды широко распространены в северной Палеарктике и мало характерны для альпийской зоны; сюда относятся:

<i>Hydroporus memnonius</i> Nic.	<i>Liodes dubia</i> Kug.
<i>Erigenus labiatus</i> Brahm	<i>Aclypea undata</i> L.
<i>Copelatus haemorrhoidalis</i> F.	<i>Chaetocnema arida</i> Foudr.
<i>Ibibus subaeneus</i> Er.	

В этом списке один вид степной, один среднеевропейско-кавказский, два европейско-сибирских и три палеарктических.

Спектр альпийской фауны жесткокрылых Армении свидетельствует об ее образовании на месте, о сравнительно незначительном общении с богатой фауной Главного хребта и с бореальной фауной и о ничтожности влияния переднеазиатского и иранского элементов. Многие из местных эндемиков, вероятно, лесного происхождения.

Районирование зоны альпийских лугов Армении, по крайней мере в виде предварительной схемы, позволяет выделить три округа:

1. Округ северо-западной Армении (Базумского, Памбакского и Севанского хребтов) с рядом характерных видов, общих с Грузией, как-то: *Trechus armenus*, *Nebria schlegelmilchi*, *Pterostichus armenus*, *P. chydæus* и эндемиков *D. cineriferum*, *Ot. pairicus*, *Ot. arnoldii*.

2. Округ Севанского бассейна, включая горы бассейна Арпы, но без Севанского хребта; здесь обнаружено несколько эндемиков — *Nebria gotschi*, *Trechus dzermukensis*, *Deltomerus* sp., *Olibrus ovalis*, *Otiorrhynchus richteri*, и ряд видов, в Армении больше нигде не найденных.

3. Округ Зангезурского хребта с эндемиком *Nebria gotschi arashinica*; кроме этого, только здесь в пределах Армении встречается *Agonum rugicolle*.

Что же касается массива Арагаца, то наличие на нем эндемиков нам кажется сомнительным. Однако пока только отсюда нам известны *Olophrum aragatzense* и *Aphodius inclusus*.

В заключение мы даем таблицу фаунистических спектров всех биоценозов Армении.

Фаунистические спектры жесткокрылых Армянской ССР по биоценозам

№№ групп	Пустыня	Фригана	Прибрежные	Редколесье	Листвен- ный лес	Сосняк	Степь	Луг	Итого
1	80	34	32	34	27	—	3	44	254
2	6	—	4	8	44	—	3	22	87
3	29	7	11	9	3	—	2	2	63
4	28	5	13	28	74	—	9	23	180
5	1	—	1	6	8	—	2	2	20
6	33	4	5	10	2	—	1	2	57
7	29	7	6	17	1	—	9	8	77
8	50	12	16	51	35	4	14	10	192
9	—	—	—	1	12	—	—	—	13
10	38	2	16	10	5	—	3	1	75
11	49	5	32	39	19	3	5	3	155
12	98	16	40	20	7	—	4	3	188
13	143	7	69	71	49	1	41	15	396
14	51	1	22	17	3	—	11	1	105
15	3	2	5	2	2	—	1	—	15
16	39	2	54	72	198	14	44	13	436
17	26	2	18	24	63	—	15	6	154
18	18	—	49	22	107	20	24	13	253
19	75	1	95	53	128	12	80	17	461
20	26	—	14	4	16	—	8	1	69
21	1	—	—	1	3	—	—	3	8
Итого	823	107	502	499	806	54	279	188	3258

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Территория, на которой расположена Армянская ССР, представляет редкий пример маленькой страны, которая обладает фаунистическими связями с периферией Старого Света почти по всем направлениям; так, мы видели выше, что некоторые виды распространены от Армении до мыса Доброй Надежды (*Polyderis brevicornis*), другие до Филиппин (*Bembidion niloticum*), третьи до тундры (*Geodromicus globulicollis* и др.). Многие виды общие с Дальним Востоком, другие с западным Средиземноморьем. Наряду с таким богатством связей с отдаленными странами, Армения обладает также удивительным обилием эндемиков, и сейчас мы не знаем другой страны, если не считать некоторых островов, где на равной территории было бы известно равное количество эндемичных видов. Эти факты свидетельствуют о том исключительном интересе, который наша фауна представляет для зоогеографа.

Анализ видового состава жесткокрылых Армении показывает сложный характер этой фауны, где сталкиваются формы, происходящие из тайги, Средиземноморья, Передней Азии, Турана и степной зоны Евразии, так что мы вправе говорить о стыке не двух биогеографических

провинций, как это делает для флоры А. Л. Тахтаджян, а целых пяти, при наличии мощного местного эндемизма. Этим самым выявляется искусственность причисления нашей фауны к определенной провинции, в частности к Сумерийской А. П. Семенова-Тян-Шанского (1936), так как ни один из ее элементов не является преобладающим. Более того, самым многочисленным является кавказский элемент, так что наиболее резко выражены связи фаун Армении и Закавказья в целом. Прибавим, что разные элементы распределены неравномерно. Так, туранский элемент, богато представленный в пустыне и, хотя и в меньшей мере, в прибрежных ценозах, почти отсутствует в степи или в лесу; эгеидский, хотя и представлен во всех биотопах, наиболее значителен в редколесье, тогда как близко к нему стоящая араратская группа богаче представлена в пустыне; небольшая группа крымско-кавказских видов почти исключительно свойственна лесу, тогда как также небольшая западносредиземноморско-кавказская группа фигурирует в разных графах. Эти различия не только помогают уточнить генезис нашей фауны, но и свидетельствуют об искусственности ее отнесения к каким-нибудь зоогеографическим делениям, так как она формировалась по-разному в разных биотопах. Этими соображениями доказывается ценность учета биоценотической принадлежности каждого вида для нашего исследования. Однако мы видели выше, что и в пределах каждого из выделенных нами основных биоценозов намечается существование генетически различных групп, спектры которых значительно отличаются друг от друга. Соответственно, нам надлежит выяснить, каким образом обособились эти группы и как развивались в прошлом интересующие нас биоценозы не только в Армении, но и в целом. Этот вопрос мы постараемся рассмотреть в следующей главе.

МАТЕРИАЛЫ ПО СТАНОВЛЕНИЮ БИОЦЕНОЗОВ

«Чтобы выяснить действительное значение какой-либо зоогеографической единицы, необходимо выяснить происхождение ее фауны».

К. А. Сатунин*

ВВЕДЕНИЕ

В этой главе мы постараемся собрать все известные нам данные по образованию и развитию интересующих нас биоценозов за третичный и четвертичный периоды. Но, прежде чем приступить к этому обзору, мы хотим вкратце начертить основные этапы геологической истории Европы и прилегающих стран за интересующий нас отрезок времени. К сожалению, эта история далеко еще недостаточно изучена и, в частности, палеогеографические карты обладают печальным свойством постоянно видоизменяться, что крайне затрудняет их применение. Поэтому в ряде случаев ограничимся лишь общими моментами, а для других сошлемся на те данные, которые нам кажутся наиболее вероятными. Однако мы никак не убеждены в непогрешимости предлагаемой схемы и полагаем, что в будущем в нее придется внести не одно изменение. Наш обзор начнем с олигоцена.

В олигоцене на всем юге Голарктики царит влажный тропический климат, благоприятствующий распространению дремучих вечнозеленых лесов. В Европе этот лес представлен так называемой полтавской флорой.

В Сибири до Тихого океана распространена флора другого типа: тургайская, состоящая из широколиственных листопадных пород, смешанных с хвойными, но без примеси вечнозеленых двудольных. Для этой

* К. А. Сатунин, 1910. Некоторые соображения о происхождении фауны Кавказского края. «Изв.» КОРГО, XX, 2, стр. 138.

флоры характерны буки, грабы, ольхи, березы, каштаны, тополя, орехи, дзельква, лапина, Liquidambar, из хвойных Sequoia, Taxodium, Glyptostrobus. Многие элементы тургайской флоры проникают в Европу еще с мела; из смеси этих пришельцев с элементами полтавской флоры синтетически возникла Средиземноморская «флора Гинкго».

В рассматриваемый нами период очертания материков значительно отличались от современных. На юг от Европы простиралось обширное море Тетис, достигавшее на востоке Гималаев, а может быть и Тихого океана. Таким образом, Сирия, Ирак и Иран находились почти полностью под морем. Анатолия вместе с южной Грецией образовала большой остров Эгенду; другой большой остров существовал с мела на месте современной Аравии. Третий соединял северо-западную Африку с южной Испанией (Бетийский массив). Кавказ состоял из нескольких островов. Тетис покрывал весь Туран, Предкавказье и бассейны Черного, Азовского и Каспийского морей; на восток от Урала протекал широкий пролив, соединявший Тетис с Северным Ледовитым океаном. Большая часть Европы представляла обширный остров, полностью изолированный от Африки и Азии. Связь с Америкой, бесспорно существовавшая в мелу, в это время была прервана. Что же касается очертаний Европейского материка, то они лишь местами отличались от современных. Так, Апенинский полуостров был под морем. На месте бассейнов Эльбы и Сены имелись два обширных залива. Не исключена даже возможность существования, по крайней мере короткое время, морского пролива, соединявшего Черное море с Северным. Наконец, устья многих рек располагались много выше по их течению, чем сейчас. Очертания восточной Сибири уже тогда мало отличались от современных и в дальнейшем претерпели лишь второстепенные изменения. Во время олигоцена известны некоторые орогенические процессы; в эту эпоху формируются Пиренеи; Альп тогда еще не существовало, но тектонические движения, начавшиеся еще в мелу, продолжают на их южной окраине.

В конце олигоцена Тетис начинает отступать. Европа и Азия смыкаются вдоль Урала, и становится возможным широкий обмен между их фаунами и флорами. К этому же времени появляется Апенинский полуостров. На Кавказе имеют место морская регрессия и ряд орогенических поднятий. Регрессии установлены и для Западной Европы, где на месте морских заливов образуются долины Сены и Эльбы.

В миоцене климат постепенно охлаждается, но остается еще теплым. В Европе лесные массивы продолжают существовать, но их облик меняется, так как вечнозеленые породы мало-помалу вытесняются листопадными. Хорошими показателями температурных изменений в Европе могут служить местонахождения янтаря. Как известно, янтарь происходит из смолы третичных сосен, может быть даже только одного вида. Его главные местонахождения приурочены к берегам Балтийского моря, и здесь им приписывается нижнеолигоценовый, а может быть и более древ-

ний возраст. Затем янтарь найден в верхнеолигоценовых слоях Трансильвании, в верхнемиоценовых отложениях Сицилии и во многих станциях средней и восточной Европы. Расположение местонахождений янтаря хорошо вырисовывает этапы миграций древней субтропической флоры с севера на юг. Напомним, однако, что возраст очень многих местонахождений янтаря не установлен.

В средней Европе к концу миоцена севернее зоны лесов появляются обширные открытые пространства, которые можно назвать прастепями. Флора этих прастепей нам еще неизвестна, но широкое распространение в них гиппарионовой фауны, состоявшей в основном из травоядных, доказывает существование здесь травяного покрова. Есть основания полагать, что здесь должны были существовать три типа ландшафтов: во-первых, саванны, простиравшиеся вдоль северной опушки средиземноморских лесных массивов и остатки которых сохранились в Средней Азии в виде «реликтовых саванн», описанных П. Н. Овчинниковым (1940) (однако эти саванны не имеют генетических связей с современными и образовались, очевидно, за счет местных лесных элементов); затем настоящие прастеи, обладавшие сравнительно густым травяным покровом, и, наконец, пустыни, на существование которых указывает наличие некоторых пустынных образований и мощные соленакопления этого времени, особенно в долине Дуная (Тутковский, 1910).

За миоцен контуры морей значительно изменяются: сильная регрессия Тетиса приводит к освобождению всей туранской низменности; Кавказ почти полностью освобождается из-под моря, но Предкавказье остается под водой. На север от Тетиса образуется обширное, но в общем мелководное Сарматское море, особенно сильно увеличившееся в сармате. В это время его площадь объединяет бассейны Аральского, Каспийского и Черного морей и простирается на запад по всей долине Дуная; отсюда это море огибает узким проливом северные и западные отроги Альп и вливается в Средиземное море у нынешней дельты Роны (по Архангельскому и Шатскому, 1937).

В середине миоцена происходят мощные орогенические движения, приводящие к образованию Альп. В нижнем сармате смыкается Трансэгейский пролив, отделявший Европу от Эгеиды. К этому времени Тетис на западе входит в ложе современного Средиземного моря, но на востоке продолжает простираться до Гималаев. В сармате Африка соединена с Италией территориальным мостом.

В эоцено широко распространяется гиппарионовая фауна, обогащаясь за счет выходцев из лесной среды, что можно рассматривать как доказательство разрастания прастепей; этими же соображениями можно объяснить бедность остатков древесной растительности этого века. В плиоцене гиппарионовая фауна мощной волной проникает на юг, распространяясь от Франции до Монголии и Китая и от северного Казахстана до северной Индии, Бирмы, Абиссинии и восточной Африки,

где сохраняется до плейстоцена (некоторые реликтовые элементы этой фауны существуют там и сегодня). Остатки этой фауны найдены в большом количестве в степной зоне СССР и в Закавказье, преимущественно в восточном (Эльдарское, Удабнинское, Марагинское местонахождения). Наоборот, для плиоценовой флоры во всем Союзе отмечается «значительный пробел знаний» (Криштофович), который можно приписать широкому распространению открытых ландшафтов. Только в Сибири и на Дальнем Востоке сохраняются обширные лесные массивы, видовой состав древостоев которых близок к современному. Вполне современный облик имеет акчагыльская флора Кавказа.

Очертания материков мало изменяются в мэотисе и плиоцене.

Известный интерес представляет для нас вопрос территориальных связей древних средиземноморских островов: Корсики и Сардинии. Эти острова обычно рассматриваются как остатки бывшей древней суши Тиррениды, в прошлом простиравшейся по всей западной части Средиземного моря и впоследствии опустившейся. Оставшиеся изолированными от материка, Корсика и Сардиния, которые неоднократно соединялись вместе, сумели сохранить представителей своей древней фауны. Но с плиоцена сюда мигрировали элементы из соседних стран во время их, вероятно кратких, общений с материком. Для Корсики геологи допускают одну территориальную связь с Францией в нижнем плиоцене и несколько более поздних с Италией (Тосканой) через остров Эльба. Сардиния также имела территориальную связь с Италией, один раз в понте, другой в акчагыле, а также в четвертичное время.

Для нашей темы большое значение имеет вопрос возможных связей Кавказа с севером и востоком. По данным В. П. Колесникова (1940), первая связь Кавказа с севером устанавливается в киммерийское время. Отложения балаханской продуктивной свиты достигают района Грозного и здесь носят характер континентальных отложений, частью типа дельтовых наносов и озерных осадков, частью типа пролювия и горных осыпей. На запад от этих отложений связь с севером проходила через Ставропольское плато. В акчагыле эта связь прерывается Манычским морским проливом. Не исключена возможность, что территориальная связь Кавказа с севером имела место и до киммерийского века, может быть в мэотисе, но, очевидно, лишь на короткое время. В конце третичного периода известна новая морская трансгрессия Каспия, приведшая к образованию Акчагыльского моря, простиравшегося далеко на север до области среднего Поволжья.

Связи Кавказа с востоком недостаточно выяснены, но большинство геологов допускает существование значительных изменений в контуре Каспия за третичное и четвертичное время. Есть также причины предполагать образование в прошлом территориального моста, пересекавшего Каспий на уровне Апшеронского полуострова и являвшегося продолжением большой антиклинали Главного Кавказского хребта. Еще

акад. И. М. Губкин указывал на то, что «данные, собранные во время исследования геологического строения юго-восточного Кавказа, свидетельствуют о том, что процесс погружения (горных хребтов, обнаруженных на дне Каспия, С. Хиз.) прерывался временными остановками и движениями обратного порядка. Среди этих геологических фаз исключительно важной является восточно-кавказская орогеническая фаза, которая имела место после понтического времени до отложения продуктивной толщи» (1950, стр. 450—451). Именно тогда должен был существовать территориальный мост, о котором мы говорили выше. Напомним, что исследования погруженных в Каспий хребтов, проведенные за последнее время, выявили остатки наземных организмов, но лишь голоценового возраста. Известно также, что в этой зоне в третичное время образовались отложения мелководных бассейнов.

В противоположность Каспийскому морю Черное море никогда не пересекалось территориальным мостом, несмотря на высказанные по этому поводу предположения. Так, возможность существования в прошлом перешейка между Крымом и Анатолией, хотя и защищалась, но сейчас отвергается всеми отечественными геологами; также беспочвенна гипотеза существования моста «северной Эгеиды» между Балканами и Черноморским побережьем в районе Сочи, которую допускают некоторые зарубежные авторы.

Плейстоцен ознаменован сукцессией ряда ледниковых периодов, первый из которых имел место, вероятно, еще в плиоцене между акчагылом и апшероном. Исследования пыльцы в зоне степей Европейской части СССР показали, что к этому времени тайга надвинулась на степь, почти достигнув берегов Черного моря, и должна была соединиться с разросшимися массивами кавказских лесов в северо-западном Предкавказье (В. П. Гричук, 1950, 1952). В восточном Закавказье, очевидно в силу повышенной сухости, разрастаний лесных массивов не наблюдалось.

История ледниковых периодов до сих пор настолько неясна, что ее можно наметить лишь в общих чертах. В частности нам неизвестно, сколько оледенений имело место в том или ином районе, насколько эти периоды протекали синхронно на разных территориях Евразии и т. д. Однако в целом можно установить две довольно резко обособленные фазы: первую влажную и вторую засушливую.

Влажная фаза длилась, очевидно, от плиоцена до большого межледникового периода (миндель-рисса). Она обнимает от одного до двух (если не трех) похолоданий, приведших, по крайней мере в Европе, к образованию мощных сплошных покровных оледенений. Однако можно полагать, что понижение годовых минимумов за это время было незначительным, и разрастание ледяного покрова следует приписать главным образом обилию осадков, особенно зимних. Во всяком случае это похолодание довольно слабо отразилось на видовом составе как фауны, так

и флоры Европы, и после него здесь сохранились многие теплолюбивые формы и даже такое типично тропическое животное, как бегемот (в западном Средиземноморье). Вторая фаза характеризуется, в первую очередь, образованием почти во всей Европе мощных лессовых и лессовидных отложений, генезис которых был очевидно разнородным, но обязательно связан с холодным и сухим климатом. За это время замечается, как и для первой фазы, от одного до трех похолоданий, также со сплошным покровным оледенением северной Европы. В связи с сухим климатом леса всюду вытесняются тундрой, сохраняясь лишь в отдельных убежищах. Тундра, наоборот, распространяется на громадные пространства, которые заселяются холодолюбивой степной фауной: северным оленем, мамонтом, зубром, сайгой, дикой лошастью (стенона) и др.

Однако смены ландшафтов протекали согласно очень сложной и изменчивой последовательности, как это выясняется сейчас по данным пыльцевого анализа; так, исследования акад. В. Н. Сукачева и А. К. Недосеевой (1954) выявили наличие на протяжении только одной ривюрмской эпохи целого ряда существенных изменений растительности в одной и той же точке средней полосы Европейской части СССР.

Аналогичные изменения ландшафтов происходили в Сибири, где полностью исчезает широколиственный лес но, в противовес Европе, здесь не доказано образование сплошного покровного оледенения, и некоторые геологи отрицают там возможность его образования за четвертичное время.

Голоцен начинается резким потеплением климата и повсеместным отступлением ледников. Затем имеет место мощное разрастание хвойных и широколиственных лесов. Долгое время разделение этого периода устанавливалось согласно так называемой схеме Блитта-Сернандера. Эта схема, установленная Сернандером (R. Sernander, 1908, 1910), частично на базе исправленных работ Блитта (A. Blytt, 1876—1893), различала чередование пяти климатических фаз:

Арктической и Субарктической, Бореальной, Атлантической (теплой и сырой), Суббореальной (теплой и сухой), Субатлантической (сырой и менее теплой, чем предыдущая).

За последние сорок лет многочисленные пыльцевые анализы, произведенные в Советском Союзе и по всей Западной Европе, позволили установить ряд фаз развития лесной растительности за тот же отрезок времени. Для Западной Европы обнаружено пять фаз, прослеженных по всей изученной территории, кроме Средиземноморья, а именно: фаза березы и сосны, фаза орешника, фаза смешанного дубового леса с преобладанием дуба, фаза бука, а местами ели и березы, культурное время, в общем, только продолжение предыдущей фазы.

В этой схеме ксеротермическая (суббореальная) фаза не находит своего отражения, поэтому Д. К. Зеров (1946) предложил отказаться от

классификации Блитта-Сернандера и различать только две следующие фазы:

- 1) древнюю холодную и сухую,
- 2) молодую, теплую и сырую, обнимающую все фазы, установленные пыльцевым анализом.

Данные по пыльцевому анализу (М. И. Нейштадт, 1954), собранные по всей территории Советского Союза, позволяют значительно уточнить состав и смены растительности за голоцен: выясняется, что изменение климата в разных районах СССР не укладывается в упрощенную схему; так, в Европейской части Советского Союза в древнем голоцене (соответствующем Арктической и Субарктической фазам) северная и южная границы лесной зоны мало отличались от современных, но лес был таежного типа. В среднем голоцене широко разрастаются широколиственные леса, особенно дубово-ильмовые, достигающие берегов Белого моря и заходящие местами на 450 км севернее современных; тундра исчезает почти полностью, южная граница леса спускается южнее современной; в целом эти данные довольно хорошо укладываются в классификацию Сернандера, но в некоторых районах наблюдаются местные варианты. Наиболее отклоняются от общей схемы данные по Кавказу, ограничивающиеся, к сожалению, только Западной Грузией; здесь в нижнем голоцене отмечается преобладание каштана (в Бореальной фазе), в дальнейшем вытесняемого буком, а затем ольхой. Такой спектр никак не увязывается с потеплением климата и приводит к мнению о совершенно особых местных условиях среды, если только в приведенных данных не скрывается принципиальная ошибка (например недоучет зональности). Тогда как плейстоцен знаменуется резкими колебаниями климата, в его флоре и фауне не выявлено значительных изменений, за исключением исчезновения многих плиоценовых видов.

І. ПУСТЫНЯ

Удивительное своеобразие пустынных ландшафтов издавна привлекало внимание биологов, и еще А. Энглер стремился наметить основные пути образования их флоры. В Советском Союзе этому вопросу посвящена богатая литература, в основном связанная с генезисом среднеазиатской растительности. Мы не имеем возможности рассмотреть этот вопрос, по которому, впрочем, имеется прекрасная сводная статья М. М. Ильина (1946).

В противовес ботаникам зоологи мало занимались генезисом пустынных биоценозов, в частности в Советском Союзе. Однако по фауне пустынь Средней Азии имеются некоторые, хотя и отрывочные, но интересные данные в сборнике трудов «Животный мир СССР» (1948) и в работах акад. П. А. Мензбира (1914) и В. Г. Гептнера (1945). Так, А. А. Штакельберг различает различное происхождение фауны двукрылых различных типов пустынь, причем фауна глинистых и каменистых пустынь имеет связи с Центральной Азией, более молодая песчаная—с Северной Африкой. Характерен также высокий эндемизм пустынной фауны Средней Азии в целом. Н. С. Борхсениус в фауне кокцид выделяет три генетических элемента: средиземноморцев, эндемиков и выходцев из Центральной Азии. Г. Я. Бей-Биенко, подчеркивая безусловную древность пустынной фауны прямокрылых, устанавливает два цикла форм:

К первому—первично ариднему—относятся типы пустынной, каменистой и аридной фауны. Ее основными элементами являются:

1) выходцы из древнепустынной фауны южного полушария, проникнувшие к берегам Тетиса, вероятно, еще к концу мелового периода;

2) древнесредиземноморская фауна, зародившаяся в пустынях в миоцене, на высохшем дне отступившего моря Тетис. Эта фауна представлена также в Северной Америке;

3) каменистый тип фауны, возникший в неогене за счет предыдущего. По нашей классификации этот тип принадлежит к фригане;

4) ангарская пустынная фауна, образовавшаяся в Центральной Азии, но проникнувшая и в Северную Америку. Эта фауна представлена бедно;

5) песчаный тип фауны, сравнительно молодого происхождения.

Ко второму циклу—первично гумидному—относятся:

1) элементы пантропического происхождения;

2) выходцы из тропической и субтропической фауны Африки или Индии;

3) представители мезофильной средиземноморской фауны—соответствующей нашей фауне редколесий;

4) представители мезофильной ангарской фауны; немногочисленные формы.

Приведенный анализ представляет бесспорно большой зоогеографический интерес, но, к сожалению, увязывается не с ценозами, а с макрорландшафтами, включая как пустынные формы, так и фауну редколесий, степей и тугаев. Этим затрудняется его использование для наших целей.

Генезис пустынной фауны позвоночных Средней Азии изучен недостаточно, поэтому мы ограничимся приведением лишь отдельных моментов. Так, Б. С. Виноградов указывает на большую общность фауны Казахстана и Центральной Азии, которые, «по мнению акад. Борисяка (1943), начиная с олигоцена... имеют много общего, если эти фауны не

являются даже тождественными» (стр. 323). Для южных пустынь намечаются связи как с Центральной Азией, так и с Африкой, при наличии довольно богатого эндемизма (5 видов грызунов, все псаммофилы).

Что касается птиц, то их пустынная фауна мало характерна, и Б. П. Штегман (1938) присоединил ее к фауне Средиземноморской провинции, считая, что «орнитофауна Средней Азии является сборной и ни сама по себе, ни с соединением Ирана, Афганистана и Белуджистана не может быть признана как самостоятельная зоогеографическая единица» (стр. 41). Однако среди примерно 50 видов, характерных для пустынь Средней Азии, насчитывается пять эндемиков и 10 видов общих с Центральной Азией.

По герпетофауне имеются некоторые данные С. А. Чернова; этот автор указывает на родство фауны Средней Азии, Ирана и Афганистана, основное ядро которых «в отличие от других пустынь Передней Азии и Северной Африки составляют круглоголовки и ящурки... Все эти территории следует рассматривать как единый очаг формирования»... (стр. 323). Следует также отметить высокий процент (70%, или 14 видов) эндемичных форм песчаной пустыни и наличие здесь фаунистических связей с Центральной Азией и Индией (один вид).

Из приведенных нами данных явствует, между прочим, богатый местный эндемизм именно песчаной пустыни.

Переходя теперь к рассмотрению фауны жесткокрылых пустыни, мы должны, во-первых, отметить обилие в ней крайне своеобразных форм, стоящих изолированно от фауны прочих биоценозов, что свидетельствует о ее большой древности, хотя, в отличие, например, от тугаев или лесов, среди жесткокрылых не встречается ни одного семейства, свойственного только пустыне.

Так же, как для растений или для прямокрылых, в фауне жесткокрылых намечаются связи с фауной южноафриканских пустынь, причем здесь можно различить два цикла; к первому принадлежат роды, ареалы которых простираются как по северным, так и по южным пустыням (напр. род *Adesmia* или род *Pogonius*, в котором насчитывают один вид *P. gilvipes*, заселяющий Средиземноморье и все побережье восточной Африки до мыса Доброй Надежды; этот род свойствен солончакам); ко второму циклу можно отнести роды, представленные лишь в Голарктике, но явно близкие к некоторым южнопустынным формам. К сожалению, фауна жесткокрылых южноафриканских пустынь начала серьезно изучаться лишь недавно (Кохом) и сейчас еще не может быть подвергнута зоогеографическому анализу. Что же касается фауны Палеарктики, то здесь можно привести некоторые заключения А. Бауера по распространению чернотелок (1925): тогда как Уваров ищет родину прямокрылых в восточном Иране, Бауер находит наиболее древние формы чернотелок в Туране; таковыми являются: для *Blaptini* группа *Leptomorpha*, для *Akisini* род *Solskyia* и т. д.

Спектр родов и видов некоторых полупустынных форм Палеарктики по трибам

Трибы	1	1a	2	2a	3	3a	4	4a	5	Итого
Erodtini	1/4	1/30	4/8	1/67	3/11		9/29	2/18	1/3	22/170
Lachnogyini							3/3			3/3
Klewarini							1/1			1/1
Zophosini		1/65					1/1			2/66
Tentyriini	5/21	3/78	17/105	1/3	17/47	3/20	18/180	1/23		65/483
Adesmini			1/1	1/66						2/67
Leptodini					1/1		1/15			2/16
Zopherini									1/3	1/3
Eurychorini			1/5	1/9	1/2					3/16
Stenosini			1/1	3/90	1/1		5/8	1/5		11/105
Platamodini							2/2			2/2
Elenophorini				1/1						1/1
Asidini		2/226								2/226
Sepidini				1/32	1/1	1/6				3/39
Akidini		1/28	1/5				2/8	1/8		5/49
Apolitini					1/4			1/3		2/7
Scaurini				1/26	1/3					2/29
Platyopini			1/4				8/22			9/26
Pimeliini			7/12	2/192	1/1		16/121	4/90		30/416
Remipedilini								1/1		1/1
Blaptini					1/2	1/2	8/24	4/15	2/215	16/256
Platyscelini							4/81			4/81
Pedinini	6/55			2/53	1/2	3/25		2/38	4/54	18/227
Opatrini	9/31	4/42	4/9	2/19	1/2	5/26	11/38	4/89	5/47	45/303
Trachyscelini									1/4	1/4
Phalerini	1/1						2/1		3/4	6/24
Crypticini	1/2	1/1			1/1	1/3			1/53	4/59
Cleonini	23/114	13/486	37/150	16/558	31/78	15/89	89/534	21/290	18/381	263/2680
	3/3		6/9		6/6		21/118	11/137	8/42	55/315
Итого	26/117	13/486	43/159	16/558	37/84	15/89	110/652	32/427	26/423	318/2995

Боденгеймер идет еще дальше и видит в Средней Азии вероятный центр происхождения всех чернотелок (1937, стр. 27), что, конечно, неправильно, так как это семейство образовалось, несомненно, еще в мезозое и в очаге, установление которого сейчас вряд ли возможно.

Мы не имеем намерения здесь проанализировать фауну пустынь в целом, но должны отметить одну существенную особенность ее спектра в пределах Голарктики: тогда как фауна лесных массивов, несмотря на их современное разобщение, генетически однородна и насчитывает очень большое количество широко распространенных родов и даже видов, в фауне голарктических пустынь нетрудно выявить ряд самостоятельных очагов видо- и родообразования. Для примера мы просмотрим здесь распространение семейства чернотелок. По данным каталога Ленга (1920), в Неарктике встречаются следующие роды чернотелок, общие с Европой (в скобках приводится количество видов данного рода, встречающихся в Неарктике).

А. Лесные формы: *Bolitophagus* (1), *Eledona* (1), *Hoplocephala* (3), *Scaphidema* (2), *Platydema* (16), *Metaclisa* (1), *Pentaphyllus* (2), *Phthora* (1), *Uloma* (5), *Hypophloeus* (8), *Iphthimus* (3), *Upis* (3), *Boros* (1), *Bius* (1).

Б. Широко распространенные виды, связанные с человеком: *Alphitophagus* (1), *Gnathocerus* (1), *Tribolium* (3), *Lyphia* (1), *Palorus* (2), *Alphitobius* (2), *Tenebrio* (2), *Neatus* (1), *Blaps* (2).

В. Завезенные формы (по мнению Ленга): *Leichenium* (1), *Gonocephalum* (1).

Г. Степные формы: *Crypticus* (1), *Helops* (32). В этом последнем роде имеются также виды, свойственные лесам и редколесью.

Д. Пустынные формы: *Spemeplatia* (1), *Asida* (один вид из Калифорнии), *Anemia* (один вид из Калифорнии).

Е. Литорали: *Phaleria* (12).

Этот список хорошо отражает резкий контраст между обилием европейских родов, встречающихся в американских лесах, и их ничтожным процентом в пустыне. Достопримечательно, что из трех пустынных видов два свойственны Калифорнии. Заметим, что полученная нами картина вовсе не специфична для семейства чернотелок, но намечается и для прочих жесткокрылых в целом.

В пределах Палеарктики пустынные формы разобщены и тяготеют к нескольким изолированным очагам. Мы здесь остановимся на анализе двух из наиболее характерных пустынных групп: ксерофильных триб чернотелок и долгоносиков.

Зоогеографический спектр родов этих групп отражен на прилагаемой таблице (табл. 8). Роды распределены по 9 графам согласно их ареалу; мы различаем:

- 1) роды, свойственные западному Средиземноморью (распространенные на запад от Италии),
- 2) роды, свойственные южному Средиземноморью,
- 3) роды, свойственные восточному Средиземноморью,
- 4) азиатские роды, на запад, не достигающие Передней Азии, но часто представленные в Иране или Закавказье,
- 5) широко распространенные роды.

Кроме этих граф, мы выделили еще четыре дополнительных, с индексом а) для родов, большинство видов которых свойственно странам одной из предыдущих граф, но которые представлены также в соседних странах.

Для каждой трибы чернотелок и для трибы клеонов в целом приводится количество родов (цифра перед скобкой) и видов (цифра после скобки), соответствующих данной графе. Все приводимые нами данные взяты из каталога Винклера с исправлениями.

Хотя полученный спектр не совсем точен, так как некоторые из наших данных устарели, он все-таки позволяет прийти к ряду заключений:

1. Наиболее мощным очагом родо- и видообразования пустынных форм в Палеарктике является Средняя Азия (наша графа 4), которой свойственны 34,5% всех учтенных родов, и это несмотря на то, что эта фауна изучена далеко не полностью. Кроме этого, 10% родов явно к ней тяготеют. Прибавим, что многие иранские и переднеазиатские роды генетически близки к среднеазиатским и, возможно, произошли от них, так что этому центру можно приписать происхождение более половины всех приведенных родов. Характерна при этом бедность видового состава многих родов, представленных иногда лишь единичными видами, так что процент эндемичных видов много ниже процента родового (21,8%), что можно рассматривать как доказательство угнетенного состояния этих форм при нынешних условиях среды.

Если мы подсчитаем среднее количество видов, приходящееся на один род для каждой графы, то получим следующие цифры:

для среднеазиатских форм	5,9
для восточносредиземноморских	2,3
для южносредиземноморских	3,7
для западосредиземноморских	4,5

Если выделить особо эндемиков Центральной Азии (включая сюда также Сибирь, Тибет и Джунгарию), то среднее количество видов на один род здесь равняется 6,3 (всего известно здесь 19 родов и 120 видов, из которых 87 относятся к 4 родам, в среднем по 21,8 вида на каждый из этих последних родов); все роды эндемичны для этой области. Большие роды средиземноморской провинции, наоборот, заселяют обычно большие ареалы и поэтому отмечены в графах а, особенно в графе 1а, где на один род в среднем приходится по 37,3 вида. Можно объяснить границы ареалов многих современных видов тем соображением, что роды, обладающие сейчас обширным распространением, расселились за четвертичный период в связи с изменениями пустынных ландшафтов; в Средиземноморье эти ландшафты значительно разрослись, что и привело к соответствующим миграциям фауны, в Средней Азии, наоборот, общение с соседними пустынными районами было затруднительным, чем и объясняется высокий процент местного эндемизма. Так, соотношение между

широкораспространенными видами и эндемиками для каждой из наших граф следующее:

западосредиземноморские виды	4,15	на один эндемик
южносредиземноморские	2,50	» »
восточносредиземноморские	1,06	» »
среднеазиатские	0,65	» »

Спектр клеонов Средиземноморья отличается тем, что, в противовес чернотелкам, клеоны здесь заселяют сомкнутые ареалы, и только несколько видов распространено широко.

2. Восточносредиземноморский очаг пустынной фауны небогат (всего 37 эндемичных рода, или 11,6% всей фауны) и состоит в основном из элементов трибы Tentyriini (46% родов и 56,5% видов). Учитывая вышеприведенные палеогеографические данные, можно допустить сравнительную (плиоценовую) молодость местной пустынной фауны, но местами можно обнаружить и более древние очаги; так, в Аравии известно три эндемичных и притом монотипических рода.

3. Южносредиземноморский очаг насчитывает 43 местных рода (13,5%), частично имеющих тропические связи. Ценные данные о генезисе биоты Сахары содержит анализ фауны жесткокрылых Ахаггара, произведенный Пейеримхоффом (1931). Здесь обнаружено 402 вида жесткокрылых, которых можно распределить следующим образом:

средиземноморские	117
сахарские	185
тропические	87
эндемики (на высоких горах)	2
всесветно распространенные	11

Распределение видов по группам производилось исходя из учета современного ареала рода. Заслуживает внимания тот факт, что все средиземноморские виды принадлежат к западосредиземноморскому очагу и 36 видов общи Ахаггару и Мадейре или Канарским островам. Если учесть, что по имеющимся геологическим данным эти острова изолированы от материка еще с миоцена, то и древность общих видов должна быть очень большой. Тропическая группа представлена 47 фитофагами, развивающимися главным образом на акациях, и 31 гигрофилом. Ни один из этих видов не известен с островов Атлантического океана. Наоборот, из сахарской группы на островах встречается 11 видов, в том числе и несколько широкораспространенных. Оба эндемика генетически

тяготееют к палеарктической фауне (один вид из рода *Dromius* и один из монотипического рода *Antinea*, близкого к роду *Trichocele*). Из этого анализа можно сделать следующие выводы:

1. Замечательно глубокое проникновение элементов палеарктической фауны на юг, что свидетельствует о мощном преобразовании ландшафтов в прошлом, очевидно за время ледниковых периодов. Впрочем есть доказательства существования в Сахаре мезофильных ландшафтов в сравнительно недалеком прошлом.

2. Полное отсутствие связей фауны Ахаггара с восточным Средиземноморьем можно объяснить ее формированием в среднетретичном периоде, когда Передняя Азия была отделена от Африки Тетисом, и отсутствием обмена фаунами в дальнейшем между этими странами.

3. Хотя мы и выделили западно- и южносредиземноморскую фауну в два самостоятельных очага, можно полагать, что эти очаги в прошлом входили, по крайней мере временами, в тесные взаимосвязи и их современная изоляция, возможно, более ценотического, чем генетического характера.

4. Западноевропейский очаг довольно беден эндемичными родами (всего 26 родов, т. е. 8,2% фауны), но в этом очаге образовалось очень большое количество очевидно молодых видов, из которых многие распространены широко по Европе. Однако ни один из них не достиг Закавказья. По палеогеографическим данным этот очаг был изолирован Тетисом на всем протяжении палеогена.

5. Следует отметить удивительное противоречие между обилием видов и родов клеон в Средней Азии и их бедностью в Средиземноморье (хотя они довольно многочисленны в Неарктике). Так как здесь вряд ли можно сослаться на биоценотические причины, следует допустить сравнительно недавнее заселение Средиземноморья этими формами.

В заключение мы сделаем здесь следующие выводы:

1. Пустынная фауна Палеарктики образовалась из нескольких самостоятельных очагов; главный из них, давший наибольшее количество форм, должен был находиться в Средней Азии или, возможно, в Центральной Азии, так как фауна этой последней значительно изменилась и обеднена в связи с изменением ее рельефа.

2. Несмотря на то, что каждый из пустынных очагов развивался самостоятельно, их генетическая связь, хотя и отдаленная, не вызывает сомнения. Вероятнее всего предположение об их заселении из общего фаунистического центра в конце мезозоя или в палеоцене. Этот центр имел связи с югом и включал элементы гондванского происхождения.

3. В дальнейшем, очевидно в конце плиоцена (М. М. Ильин), между этими очагами происходит некоторый обмен фауны и флоры, в основном с востока на запад. За четвертичный период изменение ареалов в азиатских пустынях носило местный или временный характер.

Хотя фригана представляет интересный и своеобразный биоценоз, наши данные о ее генезисе довольно скудны. Формации фриганы известны от западного Средиземноморья до Палеарктики и особенно широко распространены в Передней, Средней и Центральной Азии. Аналогичные ценозы встречаются и в других странах. Большинство ботаников рассматривает фригану как продукт сильно преобразованных и ксерофилизованных лесных ценозов. Значительное количество данных по этому преобразованию приводится А. Л. Тахтаджяном, у которого мы заимствуем следующие моменты (1946): время возникновения фриганы «не древнее ксерофильных редколесий, но и не намного моложе их. В основе своей она явилась результатом трансформации ксерофильных редколесий, но в ее сложении приняли участие и формы, чуждые этим последним. Флористический состав фриганоидной растительности (которую мы называем фриганой.—С. Х.) отличается глубоким своеобразием. Наличие в составе этой растительности ряда оригинальных родов и большого числа резко обособленных видов говорит о ее глубокой древности. Однако... флористический ее состав продолжает обогащаться... и буквально насыщен молодым эндемизмом» (стр. 86—87). «Трагантоидные подушечные формы возникли на высоких сухих нагорьях Передней и Средней Азии... и представляют собой группу дериватную, возникшую из более мезофильных и менее специализированных аркто-третичных астрагалов» (стр. 88). Первичные формы рода *Acantholimon* сближаются с «древним реликтовым родом *Chomutovia*», эндемичным для западного Тянь-Шаня. Большинство многолетних двудольных фриганы «несомненно аркто-третичного происхождения» (стр. 89), как и наши миндали, являющиеся «несомненно ксерофильными производными аркто-третичного рода *Prunus*» (стр. 85). Однако в фригане встречаются и выходцы из тропиков, как мордовники; род *Helichrysum* «является типичным древнегондванским элементом, проникшим в средиземноморскую область еще в палеогене» (стр. 91). Наконец, есть здесь и представители чисто средиземноморских циклов. К этим данным мы можем прибавить следующее.

Астрагалы, столь богато представленные в фригане, изучены в работе Н. Ф. Гончарова (1944), в которой указываются также их филогенетические связи. Наиболее древней ветвью автор считает подрод *Phasa*, мезофильные представители которого заселяют лесные острова и высокогорья Гималаев и Центрального Китая, где этот род должен был возникнуть. Из этого подрода, вероятно в миоцене, обособились древнесредиземноморские виды, в том числе и многие обитатели фриганы. Что же касается прародителя рода, то акад. В. Л. Комаров видел его в роде *Sagapan*, древние формы которого мезофильны и произрастают примерно в том же ареале, как и *Phasa*.

Для семейства сложноцветных в целом, также богато представленного в фригане, существует известная филогенетическая схема Смолля (1919), выводящего все семейство из рода *Senecio* и приписывающего большинству всех интересующих нас родов неогеновый возраст и африканское происхождение. К сожалению, эта схема плохо вяжется с палеогеографическими данными; впрочем схема Смолля сейчас считается устаревшей.

Для некоторых родов сложноцветных удалось установить не только их происхождение от лесных форм, но и ход их ксерофилизации до образования типичных видов фриганы. Такова эволюция рода *Cousinia*, происшедшего из рода *Arctium*, *Jurinea*, *Serratula*, *Chondrilla*, *Centaurea*, *Echinops*.

Аналогичный процесс наблюдается и среди некоторых других семейств, например для родов *Allium*, *Atraphaxis* и др. (М. М. Ильин, 1946). Место происхождения большинства этих родов намечается где-то в Центральной Азии с последующей миграцией на запад. В Средиземноморской провинции можно установить два главных вторичных центра видообразования фриганы, одного в западном Средиземноморье и другого в Ирано-Туранской провинции, причем к концу плиоцена «происходит обмен ксерофитными элементами между западом и востоком Древнесредиземноморской области» (Ильин, там же, стр. 250).

Что же касается зоогеографических данных, то мы здесь принуждены ограничиться почти исключительно скудными сведениями, известными нам по фригане Армении.

Для позвоночных характерными здесь можно признать лишь несколько ящериц пустынного происхождения, некоторых воробьиных и копытных.

Фауна жесткокрылых Армянской фриганы очень бедна и беднее фауны любого другого из наших биотопов. Большинство ее видов относится к фитофагам, но здесь встречаются и некоторые другие формы. Наиболее характерными видами здесь можно считать представителей эндемичных монотипических родов *Pselaphotychus opobrychidis* лесного происхождения и *Edmundia claviceps*, родственные связи которого неясны. В общем фауна фриганы сложилась из выходцев пустыни и редколесья с незначительной примесью лесных реликтов. Особняком стоит бедная, но своеобразная фауна жесткокрылых хвойничков (несколько многоядных родов скрытнохоботников). Бедность энтомофауны фриганы контрастирует с богатством ее флоры и может рассматриваться как доказательство большой консервативности насекомых, далеко не успевших приспособиться к условиям среды фриганы так быстро, как растительность. Что же касается времени происхождения этой фауны, то оно, очевидно, совпадает с таковым пустынных прямокрылых «каменистого типа», которое Г. Я. Бей-Биенко расценивает как плиоценовое.

В заключение мы должны отметить, что фауна фриганы, поскольку она нам известна, не отличается своеобразием и носит скорее характер нагорной фации пустынной фауны с примесью некоторых элементов редколесья. Поэтому, с нашей точки зрения, она не заслуживает выделения в особый тип фауны.

III. ПРИБРЕЖНЫЕ И ВОДНЫЕ ЦЕНОЗЫ

Хотя биоценозы, связанные с прибрежной и водной средой, обладают всеми признаками самостоятельного типа сообществ, их генезис совершенно не изучен. Однако большая древность этих сообществ не вызывает сомнения, что отражается как на их флоре, так и на их фауне.

Эдификаторы приречных ценозов—ивовые, а также платановые, произрастающие, очевидно, также в основном вдоль речных берегов, принадлежат к древнейшим покрытосеменным, современные роды которых известны со среднего мела. Характерна при этом принадлежность всех этих родов к ангарской флоре, хотя эти формы проникли издавна на юг. Так, во флоре Серро Гидо из ценоманских отложений Патагонии приводятся представители родов *Salix*, *Populus*, *Platanus* вместе с другими элементами гларктической флоры *Asplenium*, *Dicksonianum*, *Sequoia brevifolia*, *Cinnamomum*, *Sassafras*, *Liriodendron*, *Liquidambar*, *Cissites*. Правда, по мнению А. Н. Криштофовича (1946, стр. 54), «присутствие *Salix* едва ли неоспоримо». Ивы и тополя известны также из альбской флоры Патагско Северной Америки и вместе с платаном из ценоманских отложений Америки, Гренландии и Евразии. Сегодня большинство ивовых свойственно северному полушарию и Южной Америке, но известно и два южноафриканских рода. По последним данным ивовые происходят из сем. *Flacourtiaceae*, произрастающего сейчас в Палеарктике, что хорошо увязывается с предположением об их ангарском происхождении.

Конечно, не все ивовые свойственны прибрежным ценозам, многие виды, как осина, козьи и карликовые ивы, встречаются далеко от воды, однако эти формы не образуют лесной формации и под лесной полог проникают рощами или отдельными деревьями, поэтому мы видим в них пришлые сюда формы.

Основные эдификаторы саз—тростники—также известны из мела и издавна были широко распространены, как об этом свидетельствуют их ископаемые остатки, разбросанные почти по всему миру. Сейчас они заселяют все умеренные и теплые области земного шара. Что же касает-

ся болот, то их флора в основном, вероятно, более молодая и ангарского происхождения (И. Д. Богдановская-Гиенэф, 1946), хотя рогазы и ежеголовники принадлежат к очень древним формам. Здесь возможно сохранились и некоторые выходцы из древнеевропейских мангровых болот.

Этими, в общем очень скудными данными мы вынуждены довольствоваться для понимания того, как образовались прибрежные фитоценозы.

Из них можно сделать вывод о большой древности этих формаций, возникших одновременно с листовым лесом и от него, возможно, независимо. Поэтому естественно допустить большую древность их энтомофауны. Однако эта последняя сложилась не сразу, и в ней можно различить несколько группировок. В пределах европейской фауны, которой, к сожалению, ограничиваются имеющиеся у нас данные, мы выделим:

1. Семейства или подсемейства, в целом приуроченные к прибрежной среде.

К ним принадлежат семейства *Heteroceridae* и *Georyssidae*, а также подсемейства *Dryopinae* и *Limnichinae*, выделяемые иногда в особые семейства.

Все виды этих семейств живут у воды, питаются илом. Они заселяют туган, плавни, берега озер, приморские лагуны, солончаки и болота, где представлены специфическими видами (сазам свойствен лишь один род *Pelochares*). В болотах, кроме приморских, очень редки. Виды этой группы, как правило, обладают широкими ареалами, узколокализованные эндемики неизвестны или сомнительны. Все роды широко представлены в теплых странах, но нигде не отличаются большим обилием видов; холодных стран избегают. Виды встречаются иногда очень большими колониями, они хорошо летают, как, впрочем, и все без исключения прочие обитатели прибрежных и водных биотопов Армении.

2. Близко к первой группе стоит наша вторая группа, обнимающая роды, которые либо специфичны, либо характерны для прибрежной зоны, но не связаны с каким-нибудь определенным растением или группой растений. В этой обширной группе можно выделить хищников и сапрофагов, с одной, и фитофагов, с другой стороны; эти подгруппы, в свою очередь, можно расчленить в связи с заселяемым ими биотопом.

а) Хищники и сапрофаги. Роды, свойственные только прибрежным ценозам: *Asaphidion*, *Perileptus*, *Thinobius*, *Paederus* sgen. *Paederidus*.

Роды, насчитывающие характерных представителей также и в других биотопах: *Cicindela*, *Dyschirius*, *Bembidion*, *Tachys*, *Chlaenius*, *Poecilus*, *Elaphrus*, *Broscus*, *Lionychus*, *Deleaster*, *Trogophloeus*, *Bledius*, *Stenus*, *Gauropterus*, *Tachyusa*, *Amischa*, *Acylophorus*, etc.

Роды, характерные для саз и болот, но не представленные в приречных ценозах: *Dolicaon*, *Atanygnathus*, *Dinopsis*, *Gymnusa*, *Euryalea*, *Hygropora*, *Biblopectus* etc.

Из перечисленных родов *Trogophloeus* и *Bledius*, а также некоторые виды из рода *Platystethus* по своему образу жизни очень близки к видам первой группы.

б) Фитофаги-полифаги. Все виды этой группы развиваются в почве. Сюда принадлежат роды: *Chlorophanus*, *Esamus*, *Chloëbius*, *Pachnephorus*, *Chloropterus*, *Bedelia* etc.

3. В третью группу мы выделим фитофагов-олигофагов и рассмотрим отдельно фауну каждой породы.

Очень характерной является энтомофауна гребенщика, насчитывающая ряд родов, связанных только с этим деревом, или также с его ближайшими родственниками. Таковы роды *Liocleonus*, *Coniatus*, *Gegaporrhinus*, а также подрод *Corimalia* рода *Nanophyes*; среди прочих видов этой фауны большая часть приурочена к гребенщику. В целом видовой состав отличается обилием специфических видов и отсутствием всяких связей с ангарской фауной; следует также отметить своеобразный состав семейств, в котором не представлены ни дровосеки, ни короеды, при большой бедности булавоусых и обилии долгоносиков, листоедов и златок. Генетически в этой фауне можно выделить два очага: один западносредиземноморский и один среднеазиатский, к сожалению, видовой состав этого последнего изучен недостаточно. Однако все специфические роды представлены в обоих этих очагах, так что их образование должно было произойти в общем фаунистическом центре.

Фауна ивовых очень богата. К специфическим родам можно причислить следующие: *Dorytomus*, *Elleschus*, *Zeugophora*, *Phyllodecta*, *Chalcoides*, *Plagiodera*, *Aromia*. Почти специфическим является род *Melasoma*. Большинство форм явно ангарского происхождения и в Европе представлено много богаче, чем на Кавказе. При этом характерно отсутствие на ивовых представителей семейства короедов на всем юге Палеарктики.

Фауна тростника и камышей, несмотря на свою большую древность, насчитывает сравнительно немного жесткокрылых. Наиболее характерной группой являются долгоносики трибы *Egirrhini*, большинство родов которой так или иначе связано с прибрежной растительностью. Близкие трибы *Vagoini* и *Tanysphygini* состоят из водных форм.

Для камышей характерны также многие радужницы и виды родов *Alianta* и *Telmatophilus*.

4. Наша четвертая группа охватывает водных жесткокрылых, виды которых развиваются в воде. Сюда можно причислить ряд водных *Adephaga*, водолюбов и водных *Phytophaga*.

Среди водных *Adephaga* Европы преобладают бореальные формы ангарского происхождения; эти формы в основном встречаются в болотах

лесной зоны, а также на высоких горах. С сазами связано несколько древних средиземноморских видов, а также элементы тропической фауны. В реках водные Adepnaga немногочисленны и малохарактерны.

Настоящие водолюбы предпочитают стоячие или медленно текущие воды. Большинство из них обладает широкими ареалами и принадлежит к родам, богато представленным в тропиках, откуда они, вероятно, и произошли. Эти формы, очевидно, очень древние. Недавно выделенное семейство Hydraeinidae, в Европе насчитывающее всего три рода, также, несомненно, древнее, древнесредиземноморского происхождения.

К четвертой группе относятся также несколько долгоносиков и своеобразный род радужниц Naemonia, ведущий подводный образ жизни. В Закавказье этот род не обнаружен, но один вид встречается вдоль северного побережья Каспийского, а также на южном побережье Северного моря, что доказывает как существование древней литоральной связи между этими морями, так и большую древность самого вида этой радужницы. Родственный вид описан из янтаря.

5. К последней, сборной, группе мы причисляем все виды, не вошедшие в предыдущие; эти виды, за редкими исключениями, не характерны для прибрежных ценозов.

К фауне прибрежных ценозов и, в особенности, тугаев, принадлежит ряд древних, а в некоторых случаях и исходных видов многих родов, которые сейчас связаны с различными биотопами. Так, обширный род бегунчиков встречается в разнообразнейших биоценозах, но самыми древними формами здесь следует считать подроды Pogonidium и Microsegrullula, свойственные только тугаям.

Очевидно, также в тугаях возникли роды слизнеедов, Clivina, Dyschigiis, скакунов и скаритов. В подсемействе Trechinae самым древним и примитивным родом считается род Perileptus, свойственный берегам рек и ручьев. Все перечисленные роды гондванского происхождения, как и многие другие типичные тугайные роды.

В заключение можно сказать, что фауна приречных ценозов представляется как очень древний и своеобразный биоценоз, сохранивший, пожалуй лучше, чем прочие элементы нашей фауны, значительное количество выходцев из тропической фауны палеогена. К аналогичному выводу пришел также Уваров для фауны саранчовых Средней Азии (1927): «В фауне тугаев и приречных тростниковых зарослей больших рек Средней Азии,—пишет этот автор (стр. 30),—мы находим значительное количество видов, принадлежащих к родам, богато развитым в настоящее время только в тропических странах, в особенности в Индии... эти саранчовые представляют в нашей фауне реликт...».

IV. РЕДКОЛЕСЬЕ

Редколесье представляет самостоятельный тип растительности, распространенный преимущественно в странах с субтропическим климатом, и может быть разделено на несколько подтипов: один в Северной Америке (чапаррал), другой в Австралии (скрэб), третий в Бразилии (катинга), четвертый в Средиземноморской провинции и т. д. В отличие от наших прочих типов растительности, как лес, степь и др., редколесье образует замкнутые фитоценозы, развившиеся на месте за счет элементов другой среды и не имевшие контактов друг с другом. Так, по крайней мере, развивалось редколесье в Средиземноморье, анализ фитоценозов которого свидетельствует об их образовании за счет ксерофилизированных элементов субтропического леса и их дальнейшего сохранения на месте своего образования.

Средиземноморское редколесье разделяется на ряд формаций, как-то: «леса» из пробкового луба, гаригу, маквис, шибляк и т. д., которые можно сгруппировать в Средиземноморские и остепненные редколесья.

В «Средиземноморские редколесья» мы включаем все формации, типичные для берегов Средиземного моря; эти формации состоят из зарослей вечнозеленых низкорослых кустарников, произрастающих под сенью изреженных насаждений древесных эдификаторов, как дубы (пробковый, каменный и др.), фисташники, средиземноморские породы сосен, кипарисы, арча и т. д. Характерной чертой для всех этих формаций является, во-первых, почти полное отсутствие травянистых синузий, что приводит к оголению почвы и, во-вторых, обилие вечнозеленых кустарников, часто колючих и в основном специфических, наконец, богатый эндемизм и обилие реликтовых форм.

К группе остепненных редколесий мы относим формации с богатым травянистым ярусом степного характера и часто с многочисленными элементами фриганы. Кустарниковый ярус состоит преимущественно из листопадных пород, особенно из семейства розоцветных, древесный ярус насчитывает ряд лесных форм. К этой группе тяготеют все формации армянского редколесья. Для них характерны бедность эндемиками и мозаичность структуры, отражающие образование этих формаций за счет сочетания элементов степи, леса и фриганы. Эти формации явно много моложе предыдущих и возникли в процессе борьбы леса и степи, однако наличие в их составе таких типичных элементов Средиземноморского редколесья, как фисташник, каркас, гранат, арча, держидерево и т. д., свидетельствует о существовании в прошлом на их месте произрастания настоящего Средиземноморского редколесья, впоследствии вытесненного отчасти лесными и отчасти степными формами, что подтверждается находением в Мегринском районе в плиоценовых отложениях остатков такого характерного эдификатора гариги, как камен-

ный дуб. Мозаичный характер наших современных редколесий доказывает значительность происшедших преобразований, продолжавшихся, очевидно, и до наших дней, чем объясняется бедность характерными формами. Соответственно, в фауне наших редколесий можно различать две группы: одну древнюю, значительно обедненную, и другую молодую, пришедшую сюда вместе с прочими элементами соответствующего ценоза, степного или лесного. В этом разделе мы займемся изучением только первой из этих групп.

Хотя изучение средиземноморской фауны жесткокрылых далеко еще не завершено, однако сейчас имеется уже достаточно данных, чтобы составить себе о ней ясное представление. Мы не анализируем этой фауны в целом, но остановимся на некоторых экологических группах, изучение которых, как нам кажется, помогает выяснить основные моменты ее становления. Наиболее показательной в этом отношении является группа насекомых эндогеев, «живых ископаемых», дающих зоогеографу неожиданно богатый материал для интересующего нас вопроса.

Ввиду важности для нас этих форм, мы напомним здесь вкратце их основную характеристику.

1. Экология. Все виды гигрофилы, часто требующие 100%-ной влажности для своего существования, не способны прожить даже несколько секунд в сухой среде; излюбленными стациями являются щели и трещины в почве или скалах, что приурочивает многие виды к определенным эдафическим условиям, обычно к известнякам. Большинство видов — наземные хищники, три вида водных (живут в подземных водах), известны также фитофаги, питающиеся корнями или луковицами, и сапрофаги. Подземную среду, как правило, никогда не покидают, хотя существуют и промежуточные формы, которые мы обозначим как «полуэндогеи». Многие виды встречаются также в пещерах, фауна которых очень близка к эндогейной. Пещерные виды и эндогеи встречаются в разных биотопах, но их громадное большинство свойственно редколесьям.

2. Морфология. Почти все эндогеи отличаются обесцвеченными покровами, отсутствием крыльев и глаз или частичной редукцией этих последних. У многих видов наблюдается тенденция к иногда чрезмерному удлинению усиков и конечностей, а также некоторых щетинок покровов. Что же касается приспособлений к рытью, то они никогда не развиты больше, чем у их наземных родственников.

3. Филогения. Все виды имеют наземных родственников, по крайней мере в пределах одной и той же трибы, но эти родственники могут иногда быть распространены в другой части Света (так, ближайшие родственники испанского *Iberotrechus bolivari* Jeann. живут в Австралии). Все наземные сородичи эндогеев свойственны лесной подстилке или берегам лесных ручьев, полуэндогеи заселяют часто более мезофильные биотопы.

4. Систематика. Эндогеи принадлежат к разнообразным семействам: жужелицам, плавунцам, коротконадкрылым, карапузикам (1 вид), ощуп-

никам, Scydmaenidae, Lioididae, узкотелкам, долгоносикам и др. Виды заселяют обычно небольшие ареалы, часто викарные по отношению друг к другу или к родственным пещерным видам. Громадное большинство видов известно из Средиземноморья, где эндогеи удивительно обильны и разнообразны.

Указанные особенности эндогеев позволяют их использовать для следующих целей:

1. Хотя до сих пор, поскольку нам известно, никто не сумел объяснить причину образования эндогеев, для нас очевидна необходимость искать эту причину в изменении условий среды, в данном случае в прогрессивной аридизации климата, что, впрочем, легко проверяется на примерах обитания ряда эндогеев. Таким образом, переход наземных форм к подземной жизни следует приписать высуханию лесной подстилки, в которой они развивались, что побудило эти виды искать более влажный биотоп там, где это оказалось возможным. Переход эндогеев к подземной жизни является, следовательно, одной из форм приспособления организма к усилению сухости климата. Соответственно, изучение этих форм позволяет пролить свет на ход климатических изменений.

2. В противовес наземным формам эндогеи с момента заселения ими подземной среды вынуждены воспроизводиться оседло, так как их миграции в недрах земли представляются совершенно невыполнимыми. Поэтому современный ареал любого эндогея указывает на его место видообразования, конечно с учетом возможного сокращения этого ареала вследствие той или иной причины (оледенения, тектонических движений, затопления лавой и т. п.). Этим самым определяется возможность установления древнего ареала вида, который играет роль настоящего ископаемого, с той только разницей, что здесь остается неизвестным момент заселения этого ареала. Однако в некоторых случаях этот момент может быть выяснен с помощью палеогеографии.

Изложенные соображения доказывают ценность изучения эндогеев для разрешения вопроса истории образования редколесья.

Мы не можем здесь остановиться на рассмотрении всех родов эндогеев, но выберем лишь те из них, изучение которых может нам помочь уточнить становление армянской фауны, следовательно, главным образом, филогенетические линии, происшедшие из Эгеиды.

Согласно данным Жаннеля, тщательно изучившего подсемейство Trechinae (1926—1930), из Эгеиды проникла в Европу вся филогенетическая группа рода *Duvalius*. Эта группа, развившаяся здесь на всем протяжении нижнего кайнозоя, расселилась по Европе только в сармате. В это время рельеф Европы был, очевидно, уже очень близок к современному, но многие горные хребты поднимались много выше, чем сейчас. Все виды этой группы принадлежат к типичным гигрофилам и проживали в прошлом в темных лесах у горных ручьев. Известно, что еще сейчас некоторые виды встречаются на открытом воздухе около горных фирнов

во время таяния снегов, но только в очень влажной среде, и зарываются тотчас же с наступлением жаркой погоды. Можно также указать на расселение *Duvalius roberti* Ab., свойственного одному альпийскому хребту у италяно-французской границы. Этот хребет в своей западной половине состоит из сланцев, а в восточной—из известняков. В известняке этот жук встречается только в одной пещере, где образует малохарактерный подвид. В сланцах он придерживается краев лесных оврагов у места выхода родниковых вод, зарываясь всего на 4—8 см в почву, состоящую из рыхлого щебня, так что здесь он является только полуэндогеем. Следует отметить, что, несмотря на образование этих видов в условиях субтропического климата, они переносят холодные зимы и местами поднимаются до альпийской зоны (2000 м), хотя большинство из них встречается много ниже.

Современный ареал рода на восток простирается до Средней Азии, на запад—до правого берега Роны и северной Африки. На севере ареал доходит до Керченского пролива. В Крыму и на Карпатах известны представители родственных родов. Наконец, еще один родственный род заселяет пещеры западных и юго-западных отрогов Альп. Мы считаем, что эти ареалы должны с большой точностью вырисовывать распределение основных сарматских лесных массивов в южной Европе. Западную границу ареала в Европе можно объяснить наличием в сармате морского рукава, простиравшегося по нынешней долине Роны и загибавшегося севернее на восток, где он соединялся с Сарматским морем (существование этого рукава доказано по крайней мере от устья реки Роны до места впадения его притока Соны). Ареал рода *Duvalius* размещается на восток от этого рукава, но виды некоторых родственных родов сумели перебраться через Сарматское море на север. Не входя здесь в рассмотрение возможных линий этой миграции, как не относящейся к нашей теме, мы ограничимся указанием на общую схему расселения изучаемой группы.

Исходные формы рода *Duvalius* заселили берега Средиземного моря до Роны в сармате. Здесь они скоро должны были зарыться, так как их нет на острове Корсика, который был тогда отделен от материка, но соединился с ним в нижнем плиоцене. Однако они известны из Сардинии и из северной Африки, куда могли проникнуть в сармате из Италии. Тогда как часть видов приспособилась на месте к условиям усыхающей среды, другая часть поднялась в горы, заселив лесные склоны западных Альп, но впоследствии также приспособилась к подземной жизни, что позволило ей сохраниться в пещерах на участках, подвергшихся сплошному оледенению во время ледниковых периодов; однако нужно полагать, что большинство видов этой группы не дожило до наших дней.

Что касается Кавказа, то недостаточная изученность нашей фауны затрудняет разрешение некоторых вопросов. Так, отсутствие представителей этой группы в Талыше заслуживает внимания, но требует под-

тверждения. Однако замечательно нахождение в Армении одного представителя этого рода, *D. stepanavanensis*.

Но группа рода *Duvalius* далеко не единственный пример эгеидских форм, проникнувших в Европу. Совершенно аналогичную картину мы наблюдаем у трибы *Amaugopsini*, хорошо изученной за последнее время Бинаги, Мюллером и Жаннелем. Ареал этой трибы мало отличается от ареала рода *Duvalius*, но его северная граница проходит много южнее, очевидно из-за меньшей холодоустойчивости ее представителей. Соответственно эти виды редко поднимаются в горы выше зоны произрастания самшита и только один вид найден в субальпийской зоне (1500 м). Наиболее примитивные представители трибы, как и в предыдущем случае, известны с Кавказа, на этот раз из Колхиды и Талыша, а также из Ливана (род *Bergrothia*). Эти виды придерживаются лесной подстилки и ведут наземный образ жизни. Остальные представители трибы, наоборот, все характерные эндогеи и заселяют зону редколесья, где встречаются после дождливой погоды под глубоко зарытыми камнями. Их часто принимают за мирмекофилов, потому что некоторые виды встречаются вместе с подземными муравьями, но это предположение далеко не доказано, во всяком случае никаких особых приспособлений к жизни с муравьями у них не известно. Жаннель различает две филогенетические линии, одну «североэгеидскую», распространенную от Албании до Франции, и другую—«южноэгеидскую», известную с Кавказа, из Сирии, Греции, Албании и Сицилии. При этом предполагается наличие двух линий заселения. Однако используемая им палеогеографическая карта неприемлема, так как допускает территориальную связь между Черноморским побережьем (приблизительно на уровне Сочи) с Балканами непосредственно через Черное море. Нам кажется правильнее допустить наличие двух последующих миграций, продвигавшихся по приблизительно одному и тому же пути, но в разные геологические времена, чем хорошо объясняется наличие обеих линий в Албании. Как бы то ни было, эта триба также достигла берегов Роны, которую не сумела перейти; однако она заселила Корсику и при этом через Италию, что доказывается близким родством корсиканских и тосканских форм. Так как самая древняя связь Корсики и Тосканы намечается в верхнем плиоцене, то она свидетельствует о более позднем переходе этих форм к подземному образу жизни, чем у предыдущей группы, что можно приписать ее экологии (меньшая потребность к влаге и, главное, к проточной холодной воде). Интересно отметить нахождение в Сардинии представителей того же рода, но филогенетически более древних, чем корсиканские и тосканские, и от них хорошо обособленных. Здесь также намечается вероятность прохождения двух чередовавшихся волн при расселении этого рода.

Вместе с трибой *Amaugopsini* на запад из Эгеиды мигрировало еще несколько родов, как *Pygoxyon*, *Zibus*, *Pselaphostomus* sbgen. *Pselaphogepius*, все виды которых сегодня настоящие эндогеи. Наряду с такими фор-

мами известны и виды, не приспособившиеся к ариднему климату, как *Choleva*, *Trichonyx*, *Tychomorphus* etc. Поскольку эти последние роды сохранили способность расселяться, их нынешний ареал совсем не похож на вышеуказанные и охватывает значительную часть Западной Европы. Однако все перечисленные роды также исходно лесные и несколько изменили со временем свой первоначальный образ жизни, очевидно также в связи с ксерофилизацией лесов. Так, многие *Choleva* заселяют сейчас ходы кротов, норы грызунов или входы в пещеры. Другие роды стали полуэндогеями, но сохранили глаза и иногда встречаются на поверхности земли.

Известный интерес для нас представляет вопрос: как протекал процесс ксерофилизации, синхронно вдоль одной и той же параллели или по-разному на западе и на востоке Средиземноморья. Здесь эндогеи нам также могут дать интересное указание.

Ареалы ряда видов эндогеев вытянуты с запада на восток, причем многие из них перекрываются. Так, например, от испанско-французской границы до западной Италии встречается эндогей *Octavius grandiceps* Rey. Из Ломбардии и Югославии известен долгоносик эндогей *Ubychia holdhausi* Gnpl., из юго-восточной Франции и Югославии — характерный эндогей *Leptomastax sublaevis* Reitt. От юго-западной Франции до Югославии распространен эндогей *Raymondionymus marqueti* Ab., с берегов Бискайского залива и из Италии указан эндогей *Troglogrhynchus gestroi* Solari. Наконец, несколько видов эндогеев общи для Югославии и Греции. Существование таких примеров расселения делает в высшей степени вероятной гипотезу синхронной ксерофилизации лесов всего Средиземноморского побережья от Испании (хотя бы восточной) до Греции, так как предположение об образовании тождественных форм на отдаленных территориях в разные геологические времена нам кажется более чем сомнительным.

Что же касается Кавказа, то здесь обнаружены лишь немногие эндогеи, вероятно в силу недостаточной изученности нашей фауны, причем все они очень близки к Средиземноморским формам. Вот список нам известных видов (кроме вышеприведенных примеров):

Agelandia grandis Reitt. Известен из Талыша и Грузии от Тбилиси до Черноморского побережья.

Ubychia stygius Rost. Описан из Мингрелии.

Troglogrhynchus myops Reitt., *T. argus* Reitt., *T. inaliparum* Rost. Все три из Грузии (Сурам, Лечхум), последний с Черноморского побережья.

К этому маленькому списку можно прибавить *Pterostichus andreae* Bog. in litt. из Белоканы и *P. coesum* Bog. in litt. из Шемахи, оба еще не описаны; *Pristonychus bicolor* Reitt. из Ордубада и *P. könig* Reitt. из Кубани и Абхазии представляют, очевидно, пещерные виды. Напомним также о нахождении в Армении и в Грузии *Batysciola pu-*

silla, который живет в лесной подстилке, тогда как большинство его родственников принадлежит к подземной фауне.

Состав видов кавказских эндогеев явно свидетельствует об их тесном родстве со средиземноморской фауной и о прохождении здесь такой же ксеротической волны, как и по Средиземноморью, что хорошо увязывается с нахождением в Мегри остатков флоры Средиземноморского редколесья в нижнем плиоцене.

Интересные данные можно получить при изучении ареалов видов рода *Troglogrhynchus*. Поскольку можно судить, наиболее излюбленным биотопом этого рода являются сосновые рощи, и есть указания на нахождение его представителей в Далмации в толще лесной подстилки, хотя нормально это настоящие эндогеи, проживающие под землей и питающиеся корнями. Для нас очень интересен ареал *T. grenieri* All., охватывающий Корсику и окрестности города Ниццы. Такое распространение свидетельствует о проникновении этого вида в Корсику через Францию и позволяет его датировать, так как территориальная связь между этими странами имела место лишь один раз, в нижнем плиоцене, и проходила как раз около города Ниццы. Правда, виды этого рода встречаются также в Италии и Сардинии, которые тоже имели временную территориальную связь с Корсикой, но эти виды хорошо отличаются от корсиканского, так что путь проникновения этого вида в Корсику не вызывает сомнения. Этот ареал можно сравнить со сходными ареалами некоторых наземных видов. Так, златка *Anthaxia corsica* Reiche известна из Корсики и горных лесов выше Ниццы. Родственный подвид *saupeni* Oberb. свойствен юго-западной Франции. Этот вид развивается только на сосне. Также на сосне и притом только на *Pinus laricio* встречается другая златка, *Chalcophora intermedia* Rey, которая обычна в Корсике, а во Франции известна только из единственной существующей там реликтовой рощи этой сосны у селения Сен Жюлиен л Дезер. Примерно также распространен и редкий *Laemorphloeus perrisi* Grouv., также развивающийся на сосне за счет ее короедов. Эти данные указывают на существование во время соединения Франции и Корсики миграции сосновых ценозов, возможно вместе с их эдификатором, что свидетельствует о наличии тогда уже сравнительно сухого климата. Однако в дальнейшем аридизация климата еще увеличилась, так как принудила к подземной жизни мезофильные элементы, в том числе долгоносиков—*Troglogrhynchus*. Очевидно, тогда же зарылись и прочие долгоносики-эндогеи, все происходящие из мезофильных лесных форм.

Что касается кавказских долгоносиков-эндогеев, то мы ничего не знаем ни об их образе жизни, ни о занимаемых ими ареалах, но их близость к средиземноморским видам приводит нас к предположению об их миграции на Кавказ с Балкан, следовательно после сармата, вероятно в момент разрастания сосновых насаждений.

В заключение нашего краткого исследования мы сделаем следующие выводы:

1. Средиземноморье в сармате было покрыто, как и Кавказ, густыми влажными лесами, карта распределения которых может быть установлена с большой точностью с помощью изучения ареалов некоторых эндогеев.

2. Впоследствии, вероятно уже в мэотисе, начинается аридизация климата, которая протекает синхронно вдоль всего побережья Средиземного моря.

3. В нижнем плиocene климат был уже сравнительно сухим и способствовал распространению сосновых насаждений, но сухость климата в дальнейшем увеличивается.

4. На Кавказе в плиocene формации Средиземноморского редколесья были распространены широко и проходили через долины Аракса и Куры, по крайней мере до Белокани и Шемахи. В дальнейшем, очевидно с похолоданием климата, эти формации претерпели значительное преобразование.

Наряду с эндогеями можно указать на ряд других форм, также изменившихся в связи с ксерофитизацией лесов. Так, например, в семействе трубковертов М. Е. Тер-Минасян отмечает преобладание в тропической фауне видов, свертывающих листья и свойственных густым лесам (так, в малайской фауне сто процентов трубковертов принадлежит к этой группе), тогда как в Средиземноморье гораздо более многочисленны виды, развивающиеся в плодах и побегах. «По-видимому, переход к развитию в мясистых генеративных частях растений позволил этой (т. е. средиземноморской.—С. Х.) ветви Attelabidae пережить процесс ксерофитизации растительности» (1945, стр. 21). Заметим, что этому переходу должно было также содействовать пышное развитие розоцветных, обладающих мясистыми плодами. Ясно, что приспособление трубковертов к засушливой среде происходило синхронно с образованием эндогеев.

Аналогичное явление можно наблюдать в эволюции рода *Acalles*, насчитывающего многочисленные лесные виды, развивающиеся в прелых мертвых ветках, упавших в лесную подстилку, и, кроме этого, группу из нескольких средиземноморских представителей, развивающихся в корнях некоторых цветковых растений: сложноцветных, бобовых и др. Виды этой последней группы известны от Италии до Греции, а также из северной Африки и с островов Средиземного моря; они свойственны зоне редколесья. На Кавказе этот род представлен богато, в том числе и рядом эндемиков, но все виды лесные. От этого рода произошли, очевидно, роды *Torneuma* и *Acallorneuma*, являющиеся характерными эндогеями и на Кавказе не найденные.

Другим примером рода долгоносиков, включающим как лесные, так и ксерофилизованные формы, может служить род *Barypithes*. Этот род

развивается в лесной подстилке, его ксерофилизованные формы являются настоящими эндогеями.

Все приведенные выше примеры свидетельствуют о ксерофитизации лесной фауны в верхнетретичное время в связи с изменением условий среды. Но наряду с этой фауной в редколесьях встречаются и многие виды, ксерофитизация которых произошла гораздо раньше, как, например, большинство златок, многие листоеды и т. д. Как раз эти виды и являются в нынешнее время наиболее обычными в редколесьях Средиземного моря.

V. ШИРОКОЛИСТВЕННЫЙ ЛЕС

Фауну листопадного широколиственного леса следует рассматривать как непосредственный дериват фауны древнего субтропического леса, произраставшего в среднетретичное время широким кольцом по всей Голарктике. Флора этого леса является продуктом слияния двух флор, одной древней пантропического происхождения и другой—северной, проникнувшей в Европу еще в палеогене, а частично и раньше, из Ангарской плиты и мало-помалу вытеснившей тропические элементы. Роды наших лесных пород появляются в Европе задолго до начала заселения Кавказа современной биотой и претерпевают здесь в дальнейшем лишь в общем незначительные морфологические изменения, что является доказательством высокой степени консервативности лесного древостоя. Таковую же консервативность проявляет и их энтомофауна.

Зоогеографический анализ большинства характерных лесных родов жесткокрылых свидетельствует об их происхождении из древнетретичных лесов, что сказывается в первую очередь на их ареалах, как бы стремящихся вырисовать контуры древних лесных массивов, с разрывом в Средней и Центральной Азии, подтверждая близкое родство фауны широколиственных лесов всей Голарктики. Мы не будем здесь приводить примеры такого распространения из-за их обилия, но ограничимся указанием на несколько видов, обладающих сильно разорванными ареалами.

Так, *Rhizophagus simplex* Reitt. известен из лесов Западной Европы (единичные находки), Ленкорани и Японии, откуда он описан. Жужелица *Nomius rugmaeus* Dej. найдена в лесах Северной Америки, во Франции и (единичные находки) в Аbruццах, Сардинии, Греции и Талыше. *Hendecatomus reticulatus* Herbst встречается в лесах средней Европы и, более часто, в США.

Но много интереснее зоогеографических данных являются данные палеонтологии, в первую очередь ценнейшие находки остатков насеко-

мых в янтаре. Янтарь часто содержит захороненных в нем насекомых, степень сохранности которых иногда равноценна таковой свежего материала и в этом случае поддается точнейшему описанию. До сих пор в янтаре найдены остатки более десяти тысяч видов насекомых, большинство европейских ученых приписывает им нижнеолигоценый возраст, но Н. Я. Кузнецов (1941) допускает их эоценовую, а может быть и меловую давность.

Все специалисты, изучавшие фауну янтара, отмечают ее удивительную близость к современной. Так, Н. Я. Кузнецов (1941, стр. 86) приходит к выводу, что «поразительна ничтожность (разрядка наша.— С. Х.) различий между эоценовыми (или, по крайней мере, нижнеолигоцеными) и современными *Microlepidoptera*, если геологический возраст янтарных форм позволительно оценивать в десятки миллионов лет». А. Н. Рейхардт (1941, стр. 31), отмечая наличие в янтаре многих карапузиков, заключает, что «эти находки не обнаруживают никаких существенных отличий от современных форм». Жаннель (1949, стр. 106, перевод наш) идет еще дальше, указывая, что фауна янтара «состояла из видов, большинство которых живет и по нынешний день. Почти все современные группы представлены в фауне янтара Балтики; ни один, на самом деле своеобразный, вид там не обнаружен... Очень достопримечательно, сколь многочисленны виды, проживающие в олигоцене в Прибалтике и сейчас свойственные теплой фауне Северной и Южной Америки». Прибавим, что, по мнению этого автора (там же, стр. 19), «в начале третичного периода большинство родов насекомых уже существовало в том виде, в каком они находятся сейчас». Однако это положение нам кажется приемлемым только для лесных форм, на изучении которых оно впрочем и основано. Для более молодых ценозов, как степь или луг, очень вероятно более позднее образование многих характерных родов. К такому же выводу приходит и С. И. Медведев, попробовавший в своих работах по фауне СССР уточнить время образования родов некоторых пластинчатоусых. Согласно его схеме, большинство степных и пустынных родов рассмотренной им группы—верхнетретичного происхождения, что вряд ли оспоримо, по крайней мере для форм, связанных со злаками. Прибавим, что наши личные исследования по жесткокрылым янтара привели к выяснению ряда очень своеобразных форм, систематически очень далеко отстоящих от современных. Однако, наряду с древними вымершими группами, в янтаре найдены также виды, очень близкие к современным, а иногда даже с ними тождественные. Из таковых можно назвать: скакуна *Tetracha carolina* L., сейчас заселяющего юг США, Никарагуа и остров Куба, *Nargus colonoides* Kr., широко распространенного по Европе, *Tenebrioides mauritanica*, мавританскую козявку—этот голарктический вид, считающийся вредителем складов, в природе обычен в лесах под корой лиственных и хвойных пород. Один вид рода *Trechus*, морфологически неотличимый от обыч-

ного и широкораспространенного *T. quadristriatus*. *Trechoides fasciatus* Motsch., по мнению Жаннеля вероятно тождественного современному *Trechoblemus micros* Herbst; этот последний вид сейчас широко распространен по Европе, указан также для Грузии. *Aphodius fossor*, роющего навозника, широко распространенного в Европе. *Priacma tessellata*, описанного из янтара; этот вид очень близок к ныне живущему в Северной Америке *P. capitata* F.

Наконец, среди других отрядов из янтара известна современная пихтовая тля (*Aphis transparentis*).

Приведенные нами примеры убедительнейшим образом доказывают удивительную консервативность некоторых элементов лесной энтомофауны, которую можно объяснить лишь консервативностью лесной среды, в которой они развивались. К такому же результату приводит изучение ареалов многих лесных жесткокрылых. В этом отношении характерно нахождение многих видов в европейских, в том числе и кавказских лесах, с одной стороны, и на островах Атлантического океана, с другой. Учитывая, что по имеющимся данным эти острова окончательно изолировались от материка в среднем миоцене и что занос многих из этих видов через морские проливы трудно допустим, остается признать их миоценовую древность. Как примеры таких видов можно привести (мы здесь указываем лишь на те виды, которые известны с Кавказа): *Ptenidium evanescens* Matth., *Acrotrichis sericans* Heer, *Euplectus karsteni* Reichenb., *Medon fuscus* Mnnh., *Xantholinus linearis* Ol., *Trichophya pilicornis* Gyllh., *Habrocerus capillaricornis* Grav., *Leucoparyphus silphoides* L., *Myllaena intermedia* Er., *Holobus flavicornis* Lac., *H. apicata* Er., *Oligota inflata* Mnnh., *Atheta cambrica* Woll., *A. sulcifrons* Steph., *A. zosteriae* Thoms., *A. nigerrima* Aubé, *A. clientula* Er., *Tomoglossa luteicornis* Er., *Exaleochara morio* Grav., *Ischnoglossa prolixa* Grav., *Aleochara puberula* Klug, *Acritus homoeopaticus* Hrbst, *A. nigricornis* Hoffm., *Gnathoncus nanus* Scriba и ряд других. Как явствует из нашего списка, почти все эти виды принадлежат к фауне лесной подстилки.

Из приведенных данных мы сделаем вывод о большой древности нашей лесной фауны жесткокрылых, очевидно даже в пределах ее сегодняшнего видового состава. Однако вряд ли этот вывод приложим ко всем лесным формам. Придерживаясь группировки, установленной нами в предыдущей главе, и распространяя ее на европейские леса в целом, можно сказать следующее:

а) Фауна лесных листогрызов очень бедна и представлена лишь несколькими видами. Из долгоносиков к ней принадлежат виды из родов *Rhynchaenus*, *Rhamphus*, *Anoplus*, почти все представители которых олигофаги. Выбор пород своеобразен: виды первого из этих родов минируют листья дуба, бука, ильмовых, березы, ольхи, *Mugica*, ивовых, жимолости, а также парнолистников и некоторых сложноцветных. Виды второго раз-

виваются в основном на розоцветных. Наконец, третий род свойствен ольхе и, может быть, березе.

Громадное большинство европейских листоедов, питающихся листьями древесных растений, связано с редколесьями и в лесу не живет или встречается очень редко. К лесным формам принадлежит несколько видов из рода *Haltica*, широко распространенного на земном шаре, и ряд представителей холодолюбивой фауны из родов *Melasoma*, *Phyllodecta*, *Agelastica*, развивающихся на ольхе и рябине; большинство родственников этих видов свойственно ивовым. В осветленных лесах встречается еще несколько листоедов, но эти виды для леса не характерны.

Мы считаем, что вся эта фауна появилась в Европе недавно и, очевидно, ангарского происхождения.

Наоборот, к типично лесной, но древней фауне следует причислить трубоквертов, развивающихся за счет листьев или побегов. Из рассматриваемых нами листогрызов только эти формы представлены в фауне янтара.

К тому же биотопу древесной листвы тяготеет группа хищников, как лесные красотелы, некоторые жужелицы из рода *Lebia* и маленькие коротконодкрылые из рода *Holobus*. Эти формы, очевидно, очень древние.

В общем наша фауна древесной листвы бедна, и эта бедность резко контрастирует с ее богатством в тропических странах; все европейские виды этой группы распространены широко, узколокализованных эндемиков нет, большинство видов—более или менее характерные олигофаги.

б) Фауна лесных плодожилов также небогата и насчитывает лишь несколько долгоносиков из родов *Balaninus*, развивающихся на дубе, каштане, березе, ольхе черешне, *Bradybatus*, свойственных кленам, *Ligpyodes*, живущих на ясене. Как мы указывали выше для видов фауны Армении, почти все эти формы предпочитают редколесье. Еще характернее для этого биотопа фауна плодов розоцветных, хотя некоторые из ее представителей проникают и в леса.

в) В нашу следующую группу мы включили фауну древостоя, состоящую из ксилофагов, сапрофагов и мицетофагов с их многочисленными врагами и спутниками. Эти формы развиваются в древесине или под корой и отличаются исключительным богатством и разнообразием; все они типичны для лесных ценозов. Как зоогеографические, так и палеонтологические данные доказывают большую древность и консервативность этой группы, связи которой с тропическими лесами многочисленны и разнообразны, особенно среди дровосеков и булавоусых. Немало здесь реликтовых форм, часто сохранившихся на незначительных площадях или имеющих разорванные ареалы, а также викариаты. Однако большинство видов распространено широко. Большинство видов—полифаги, но известны и олигофаги, особенно на ильмовых и на ясене. Мы думаем, что именно в этой среде эволюция должна была протекать исключительно медленно из-за постоянства заселяемого биотопа (древесина боль-

шинства близких видов деревьев часто тождественна или проявляет лишь ничтожные структурные изменения), слабой теплопроводности древесины, защищающей насекомых от воздействия внешней температуры, и длительного произрастания многих лесных массивов на одном и том же ареале. Поэтому мы охотно допускаем большую древность большинства видов этой группы.

г) Группа, связанная с травяным покровом, хотя далеко не так богата, как предыдущая, однако насчитывает значительное количество форм. В силу нашего определения, сюда попадают лишь фитофаги; наиболее многочисленны здесь ризофаги, развивающиеся в почве за счет корней, но немало здесь и форм, питающихся наземной частью травянистых растений.

В Европе фауна этой группы в общем составлена из тех же элементов, как и в Армении, но местами много богаче, особенно видами, развивающимися в почве. В частности, в Средиземноморье известно немало родов, на Кавказе не представленных.

Так как современный травяной покров листопадного леса возник сравнительно недавно, вероятно в миоцене, то и его фауне нельзя приписать большую древность; можно также допустить здесь наличие нескольких наслоений, связанных с последующими миграциями, в основном ангарскими, а также с эволюцией некоторых форм на месте, вызванной изменением травяного покрова. Что же касается проникновения под лесной полог элементов из соседних и, следовательно, более ксерофильных биоценозов, то оно носит здесь лишь ограниченный характер. Из степи в лес проникли многие копрофаги и другие обитатели навозных куч, последовавшие сюда за млекопитающими, выходцами из гиппарионовой фауны, как олень или зубр; эти последние переселились в лес очевидно недавно (так, В. Громова (1948, стр. 525) считает, что «благородный олень, как показывают палеонтологические данные, был первоначально животным степным»). Степные формы проникают также в осветленные леса, как, например, некоторые шелконы или майские хрущи, но при этом не изменяют своих морфологических черт, чем доказывается небольшая давность этого проникновения. Более древней следует считать фауну долгоносиков и некоторых листоедов, развивающихся в надземных частях растений; эта последняя, очевидно, пришла из степных или саванновых ландшафтов. Ряд видов проник в лес также из редколесья. Наконец, имеются и очень древние лесные виды.

д) Наша последняя группа, фауна лесной подстилки, характеризуется большим обилием и разнообразием форм, при высоком проценте узколокализованных эндемиков и наличии многочисленных географических рас, обладающих четко отграниченными ареалами. Этот элемент лесной фауны носит все признаки большой древности и сравнительной консервативности. Однако его тесная зависимость от рельефа, климата и эдафических условий должна была привести к образованию ряда ме-

стных форм, чем можно объяснить богатый видовой состав многих родов. Поэтому, признавая большую древность большинства родов данной группы, часто подтвержденной палеонтологическими данными или родовыми ареалами, нам все же представляется необходимым допустить наличие здесь постоянного процесса видообразования с палеогена по голоцен под воздействием изменений внешней среды.

С биоценотической точки зрения эта фауна более, чем какая бы то ни было другая, характеризует лесную среду, что объясняется в первую очередь ее резко выраженной гигрофильностью. По этой причине ее связи с фауной других биотопов намечаются лишь среди влаголюбивых форм. Так, мы видели выше, какое близкое родство имеет эта фауна с эндогеями редколесья; аналогичные связи прослеживаются и с элементами других ценозов, саз, тугаев и даже степей, но только по отношению к сугубо гигрофильным формам. В целом исходно лесное происхождение этой фауны нам кажется неоспоримым и проникновение сюда видов из других биотопов—редким исключением. Но если фауна лесной подстилки очень чувствительна к колебаниям влажности, она, наоборот, в большинстве случаев нетребовательна к температурным условиям, что сказывается на распространении многих родов, а в горных странах—и видов, встречающихся часто как в таежных, так и в субтропических и даже тропических лесах.

VI. ХВОЙНЫЙ ЛЕС

Несмотря на немногочисленность видového состава, хвойные играют видную роль в лесах Голарктики, причем, в противовес большинству лиственных пород, они часто образуют здесь чистые или почти чистые насаждения, иногда без всякого подлеска. Мировое распространение хвойных своеобразно. Большинство видов сосредоточивается в трех реликтовых очагах, в Калифорнии, в Японии и по среднему течению Голубой реки в Китае. В тропиках хвойные редки и заселяют преимущественно литоральные леса, где обычно встречаются отдельными деревьями; хвойные насаждения существуют также на высоких горах. Остатки хвойных известны с палеозоя, сосны и ели—с палеогена, в частности в Европе, где они образовали местами мощные массивы, как об этом свидетельствуют местонахождения янтаря; в тургайской флоре они представлены главным образом родами, впоследствии исчезнувшими в Палеарктике, но сохранившимися в Америке.

Не считая экзотов, на Кавказе сейчас произрастает 15 видов хвойных, принадлежащих к трем семействам: тиссовым (1 вид), кипарисо-

вым (8 видов) и сосновым (6 видов). Тисс растет в нижнем ярусе широколиственных лесов и всюду довольно редок, что обычно приписывается антропогенному фактору. Кипарисовые встречаются главным образом в редколесье, реже в сосновых лесах. Все кавказские сосновые являются лесообразующими породами; два вида средиземноморского происхождения и сохранились лишь небольшими родами в реликтовых убежищах (Эльдарский заповедник, Пицундский мыс и т. д.). Прочие виды свойственны западному Закавказью и образуют местами мощные массивы. Наиболее широко распространена кавказская сосна, проникающая в северную Армению, а также в Малую Азию. Большинство наших хвойных средиземноморского происхождения и распространено более или менее широко в Передней Азии и далее на запад; тисс рассматривается как реликт «флоры Гинкго». Наконец, 4 вида, все из семейства сосновых, эндемики. Кавказская ель—пришелец с севера, пихта считается растением восточносредиземноморского происхождения. Что же касается кавказской сосны, то место ее образования менее ясно. Большинство ботаников склонно ей приписать также северное происхождение, но А. Л. Тахтаджян придерживается обратного мнения (1946).

Хотя хвойные биоценозы изучены недостаточно, по энтомофауне хвойных пород имеется ряд интересных работ, позволяющий наметить основной видовой состав жесткокрылых, связанных с хвойными; эту фауну изучали для Ленинградской области А. А. Вульф (1928), для Финляндии Саалас (1917, 1923), для Франции Перри (1863) и Мекиньюн (1936), для северо-западной Африки Пейеримхофф (1933), для Кавказа Виноградов-Никитин и Зайцев (1925), для ели Шренка В. Я. Парфентьев (1951), для восточной Сибири Д. Н. Флоров (1949), для Дальнего Востока А. И. Куренцов (1941, 1950). Кроме этого, много ценных данных по насекомым хвойных приведено в работах по фауне СССР, в особенности В. Н. Старка по короедам (1952), как впрочем и в ряде его более старых работ, и Н. Н. Плавильщикова по дровосекам (1936, 1940). Таким образом, мы располагаем довольно многочисленными данными по энтомофауне жесткокрылых хвойных, причем большинство из них относится к районам, расположенным как бы цепочкой по контуру Палеарктической области, в узком смысле этого слова; однако следует пожалеть об отсутствии аналогичных данных для фауны Анатолии и Гималаев.

С помощью имеющихся у нас литературных данных мы попробовали установить список жесткокрылых, обитающих на хвойных в пределах СССР и западной Палеарктики, причем ограничились только теми видами, которые, поскольку нам известно, специфичны или почти специфичны для хвойных. Поэтому из нашего списка выпали все полифаги, все ризофаги и т. п. Этот список мы разбили на три группы, соответствующие трем семействам наших хвойных.

1. Фауна тисса.

На тиссе до сих пор найден один представитель рода *Amauronia*. В

этом роде известно всего 8 видов, которые все редки и распространены в Испании, Франции (всего одна станция в горах Средиземноморского побережья) и Греции; один вид описан из б. Бакинской губ. Поскольку известно, эти виды ксилофаги и развиваются в совершенно трухлявой древесине хвойных пней и перестойных стволов.

Мертвая древесина тисса иногда заселяется разными ксилофагами, но эти последние на тиссе развиваются плохо и дают высокий процент смертности.

2. Фауна можжевельников.

Полный список известных нам видов, развивающихся на кипарисовых в пределах указанного выше ареала, сводится к следующему:

<i>Ancylochira cupressi</i> Germ.	Средиземноморье, Крым.
<i>Lampra festiva</i> F.	западное Средиземноморье (также на ююбе)
<i>Melanophila cuspidata</i> Klug	Средиземноморье, Кавказ
<i>Anthaxia hemichrysis</i> Ab.	Средняя Азия, Иран
<i>Anthaxia caucasica</i> Ab.	южное Закавказье
<i>Anthaxia conradti</i> Sem.	Средняя Азия, до 3000 м
<i>Anthaxia mamaj</i> Plig.	Крым, Новороссийск
<i>Anthaxia sturanyi</i> Obenb.	Балканы
<i>Anthaxia heydeni</i> Ab.	Средняя Азия
<i>Anthaxia auriventris</i> Ball.	горы Киргизии
<i>Anthaxia confusa</i> Lap.	Средиземноморье
<i>Anthaxia discicollis</i> Lap. & Gory	восточное Средиземноморье, Закавказье
<i>Amauronia juniperi</i>	северная Африка
<i>Ernobius juniperi</i> Chob.	Камарг (Франция)
<i>Ernobius cupressi</i> Chob.	" "
<i>Ernobius oxycedri</i> Chob.	северная Африка
<i>Laemophloeus juniperi</i> Grouv.	западное Средиземноморье
<i>Dimerocis aurasiacus</i> Peyer.	северо-западная Африка
<i>Scymnus binotatus</i> Bris.	западное Средиземноморье
<i>Thea thuriferae</i> Sic.	северо-западная Африка
<i>Icosium tomentosum</i> Luc.	Средиземноморье
<i>Lucasianus levailanti</i> Luc.	западное Средиземноморье
<i>Semanotus ruscicus</i> F.	средняя и южная Европа, Закавказье, Иран (также на кедре)
<i>Semanotus persicus</i> Sols.	Иран
<i>Semanotus semenovi</i> Okun	Средняя Азия
<i>Semanotus laurasi</i> Luc.	Средиземноморье
<i>Phymatodes glabratus</i> Chevr.	Средиземноморье, Крым, северо-западный Кавказ
<i>Cryptocephalus juniperi</i> Pic	северо-западная Африка
<i>Auletes tubicen</i> Boh.	западное Средиземноморье

Scytropus, на арче 16 видов
Nanophyes transversus A.
Phloeosinus krimaeus Egg.
Phloeosinus henschi Reitt.
Phloeosinus armatus Lesne
Ph. herzegovinensis Egg.
Ph. senifer Wich.
Ph. turkestanicus Sem.
Ph. bicolor Brullé

Ph. transcaspicus Sem.
Ph. thujae Perr.

западное Средиземноморье
Средиземноморье
Крым
Крым, Югославия
Малая Азия
Югославия
Крым, Балканы
Средняя Азия
юг Европы, Крым, Малая Азия, Кавказ
Средняя Азия, Армения
Европа, Кавказ

Хотя этот список и небогат, но он все же ясно вырисовывает наличие двух центров видообразования жесткокрылых арчевников, одного более мощного в Средиземноморье и другого, второстепенного в Средней Азии, при полном отсутствии эндемиков на Кавказе, несмотря на их наличие в Крыму и на Балканах. Если сравнить фауну можжевельника с таковой сосновых, то сразу бросается в глаза сравнительно большая бедность первой из них, в частности в Армении. Возможно, что эту бедность можно, по крайней мере частично, приписать ненормальным условиям развития современных арчевников, так как арчевые насаждения в Армянской ССР и, вероятно, во многих других районах находятся в стадии отмирания, что должно приводить к обеднению и их энтомофауны.

3. Фауна сосновых.

На Кавказе известны следующие эндемики сосновых:

Rogonocerus thoracicus Fisch. свойствен Главному хребту и западной Грузии, на ели и пихте, может быть и на лиственных.

Acmaeops daghestanica Pic. известен из Хальбурга-Дага в Дагестане (3000 м). Редчайший вид, развивающийся, вероятно, на хвойных.

Rogonocherus kuksha Plav. «На ели» в Западной Грузии. Прочие европейские виды этого рода либо свойственны соснам, либо многоядны и часто заселяют как лиственные, так и хвойные породы. *P. kuksha* является единственным представителем рода, связанным с елью если только в дальнейшем не выявится его многоядность.

Hylurgus longulus Kol. Этот таинственный вид ни разу не был найден после его описания. Поскольку Коленати собирал в районе Кировабада, можно допустить нахождение им этого вида на эльдарской сосне либо на месте ее произрастания, либо на привезенной оттуда древесине.

Carphoborus abachidsei Stark. На эльдарской сосне. Этот вид «чрезвычайно близкий и схожий» с средиземноморским *C. perrisi* Chap. (Старк, 1952, стр. 232) сведен с ним в синонимы Б. В. Соконовским (1954).

Cryphalus orientalis Egg. на ели и пихте, в Грузии. Очень близок к европейскому *C. piceae* Ratz.

Ancylochira rustica nickerli Obenb. Боржом, Бакуриани и Абастумани, на сосне. Типичная форма развивается в древесине разных хвойных, преимущественно на ели, и распространена от западной Европы до Хабаровска.

Среди кавказских представителей фауны хвойных мы остановимся на нескольких видах, ареалы которых представляют зоогеографический интерес. К таковым можно причислить:

Ancylochira agaratica Marsh. Этот вид заселяет разные хвойные породы, особенно охотно сосны, и распространен на Кавказе и в Крыму; близок к европейскому *A. haemorrhoidalis* Hrbst и долго считался его подвидом.

Buprestis prosccheki Obenb. имеет то же распространение, что и предыдущий вид, и также очень близок к одному европейскому виду (*B. intermedia* Rey), если только ему не тождествен.

Argante herbsti Kiesw., эта златка, очевидно, свойственна только сосне, известна из Боржом, Австрийских Альп, Карпат и Греции, всюду очень редка.

Cyrtoclytus carpae Germ., дровосек, заселяющий всю Сибирь до Дальнего Востока, встречается спорадично в средней Европе и на Кавказе (Шемаха), развивается на сосне.

Фауна хвойных Кавказа отличается также отсутствием многих характерных европейских форм. Ограничиваясь здесь лишь примерами из фауны сосны, мы укажем на следующие виды.

В мужских соцветиях сосен развивается несколько видов маленького семейства *Neomynchidae*; из трех европейских видов этого семейства, связанных с сосной, ни один не известен с Кавказа.

Редкий и реликтовый дровосек *Nothorrina punctata* F., два родственника которого известны из янтаря, свойствен только лесной сосне и широко распространен от средней Европы до западной Сибири и Казахстана, на Кавказе не обнаружен. В настоящее время этот род представлен еще тремя видами, одним из Гималаев и двумя из Неарктики.

Другой редкий дровосек, свойственный соснам, *Molochus magnotani* Brs. известен из ряда станций южной Европы от южной Франции до Волги, но на Кавказе не обнаружен.

Еще более редкий дровосек, *Proscopa angusta* Kriechb., также свойственный сосне, известен из нескольких станций средней Европы. Второй вид этого рода заселяет восточную Сибирь и Корею.

Характерным видом фауны лесной сосны является щелкун *Stenagostus rufus* Deg; этот вид известен из Европы, от Пиренеев до Крыма.

Для понимания того, как распределяется фауна жесткокрылых, обитающих на сосновых в Палеарктике, мы приведем здесь их фаунистический спектр (табл. 9), в котором различим следующие группировки:

1. Эндемики Кавказа.
2. Эндемики Передней Азии.

3. Эндемики Средней Азии (иногда вместе с Ираном или с Центральной Азией).

4. Северо-африканские эндемики.

5. Эндемики Средиземноморья.

6. Европейские эндемики (без Кавказа, но иногда вместе с Малой Азией).

7. Сибирские эндемики.

8. Дальневосточные эндемики.

9. Гималайские эндемики, с Тибетом (очень неполный список).

10. Широко распространенные виды, отсутствующие на Кавказе.

11. Средиземноморские виды, встречающиеся и на Кавказе.

12. Европейские виды, встречающиеся и на Кавказе.

13. Виды, общие Крыму, Кавказу и Передней Азии.

14. Широко распространенные виды, известные и с Кавказа.

15. Виды своеобразного распространения (рассмотренные нами выше).

В этот спектр не включен один вид (*Chrysanthia planiceps*), обладающий особым ареалом (Кавказ и Малая Азия).

В нашем спектре виды приведены по семействам. В семейство *Melyridae* мы вписали семь видов из рода *Amauronia* (восьмой вид, как мы указывали выше, живет на тиссе). Из этих видов один свойствен кедру, экология прочих видов неизвестна, и мы их причисляем к фауне сосновых условно.

Также неизвестна экология единственного кавказского представителя семейства *Derodontidae*, эндемичного *Laricobius caucasicus* Rost, однако вероятна его связь с пицундской сосной.

Для дровосеков характерно большое количество широко распространенных видов, на Кавказе не обнаруженных, бедность кавказских и отсутствие малоазиатских эндемиков; эти данные тем более ценны, что это семейство изучено хорошо; аналогичный спектр наблюдается и для короедов, хотя здесь известен один малоазиатский эндемик. Что же касается долгоносиков, то имеющиеся у нас сведения, несомненно, очень неполны.

Данные нашей таблицы вызывают следующие замечания:

1. Бедность Кавказской фауны хвойных эндемиками характерна и резко противоречит богатству ее фауны лиственных пород.

2. Также очень бедна эндемиками и переднеазиатская фауна сосновых, особенно если учесть, что за отсутствием точных данных мы, вероятно, причислили к ней многие виды, свойственные кипарисовым.

3. Наоборот, фауна Средней Азии хотя и бедна, но своеобразна и насчитывает даже один эндемичный род (*Dochturovia*).

4. Хотя фауна северо-западной Африки и богата эндемиками, она в целом носит характер обедненной средиземноморской.

Таблица 9

Фаунистический спектр жесткокрылых, обитающих на сосновых в Палеарктике

Семейства	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Всего
Staphylinidae	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Histeridae	—	—	—	—	4	2	—	6	2	2	—	—	—	2	—	18
Scarabaeidae	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Elatерidae	—	—	—	—	1	1	—	—	—	3	1	2	—	2	—	10
Melasidae	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Buprestidae	—	5	2	6	14	5	2	5	2	4	1	1	3	7	1	59
Throscidae	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Cleridae	—	—	—	—	—	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—	4
Melyridae	—	—	—	—	7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7
Anobiidae	—	2	—	9	5	14	—	—	—	2	—	3	—	2	—	37
Ptinidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
Lymexylonidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1
Derodontidae	1	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	3
Dermestidae	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Oedemeridae	—	—	—	2	1	—	—	—	—	2	—	1	—	—	—	6
Pythidae	—	—	—	1	1	1	—	—	—	1	—	—	—	1	—	5
Pyrochroidae	1	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Hylophilidae	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Alleculidae	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Tenebrionidae	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	2	—	—	—	3
Melandryidae	—	—	—	—	2	2	1	—	—	2	—	—	—	—	—	7
Ostomatidae	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	3
Bostrychidae	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	—	—	—	1	—	4
Ciidae	—	—	—	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4
Rhizophagidae	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	2
Nitidulidae	—	—	—	—	1	2	—	—	—	3	—	—	—	—	—	6
Cucujidae	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
Colydiidae	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	3
Cryptophagidae	—	—	—	—	—	6	—	—	—	1	—	—	—	—	—	7
Coccinellidae	—	—	—	1	—	1	—	—	—	1	—	—	—	2	—	5
Cerambycidae	2	—	5	3	7	15	19	6	6	24	1	4	1	14	1	108
Chrysomelidae	—	—	—	—	1	2	—	—	—	—	—	—	—	1	—	4
Nemonychidae	—	—	—	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Curculionidae	—	6	—	5	8	24	5	11	—	5	1	6	1	4	—	76
Ipidae	3	1	5	8	18	33	19	32	9	15	5	9	—	20	—	177
Итого	7	14	12	38	84	121	50	60	20	68	10	31	5	57	2	580

5. Фауна Средиземноморья в основном состоит из видов, связанных с сосной, так как другие сосновые здесь представлены скудно.

6. Наиболее богата видами европейская фауна, отчасти из-за разнообразия видового состава ее хвойных, а также в силу ее хорошей степени изученности.

7. Сибирская фауна еще мало известна, но число описанных эндемиков уже довольно значительно.

8. Наш список дальневосточных видов очень неполон и, вероятно, может быть значительно расширен. То же можно сказать и о гималайской фауне.

9. Обилие широко распространенных видов, отсутствующих на Кавказе, вряд ли можно объяснить иначе, как историческими причинами, и свидетельствует о большей изоляции Сибири от Кавказа, чем от средней Европы.

10. Бедность средиземноморских видов в фауне Кавказа доказывает малое значение этого элемента в формировании кавказской фауны сосновых; этот элемент гораздо более значителен в Крыму.

11. Европейские виды кавказской фауны в три раза более многочисленны, чем средиземноморские, поэтому можно считать, что заселение Кавказа фауной сосновых происходило с севера.

12. Основная масса фауны хвойных Кавказа состоит из широко распространенных видов.

Среди видов, обладающих интересными для нас ареалами, можно выделить группу типично таежных видов, сохранившихся в Европе в реликтовых стациях и проникнувших иногда и в Северную Америку, но не обнаруженных на Кавказе. К этой группе можно причислить:

<i>Ancyllochira sibirica</i> Fleisch.	Судеты, Иссук-куль, вост. Сибирь, Корея
<i>Tragosoma deparium</i> L.	Пиренеи, горы средней Европы, тайга от Брянска до Дальнего Востока, Северная Америка до Мексики
<i>Pachyta lamed</i> L.	горы средней Европы, вся тайга до Японии и Аляски
<i>Asmaeops septentrionis</i> Thoms.	горы средней Европы, тайга до Маньчжурии
<i>Asmaeops smaragdula</i> F.	Альпы (редок), тайга до Кореи и Дальнего Востока
<i>Cornumutilla quadrivittata</i> Gebl.	горы средней Европы (единичные находки), Сибирь
<i>Nivellia sanguinosa</i> Gyll.	горы средней Европы (единичные находки), тайга до Кореи
<i>Leptura variicornis</i> Deg.	средняя Европа, тайга до Японии

<i>Judolia sexmaculata</i> L.	горы Европы, Сибирь, Япония, Корея
<i>Strangalia arcuata</i> Panz.	горы Европы, тайга до Японии, Корея
<i>Semanotus undatus</i> L.	от средней Европы (редок) до Монголии
<i>Acanthocinus carinulatus</i> Gebl.	восточные Альпы (единичные на- ходки), Сибирь

Все эти виды в Европу явно пришли с востока; большинство из них — полифаги, но предпочитают ель или лиственницу. Можно полагать, что эти формы проникли в Европу недавно, т. е. в ресс-вюрмский период; отсутствие их на Кавказе доказывает, что эта миграция не смогла сюда проникнуть из-за какого-то экологического барьера. Однако среди кавказских видов, проникнувших сюда из Сибири, можно привести несколько характерных примеров. В частности в роде *Evodinus* известны три викариата:

<i>E. variabilis</i> Gebl.	в тайге от Волги до Дальнего Востока и далее
<i>E. caucasicola</i> Plav.	Дагестан, Главный хребет
<i>E. borni</i> Gnglb.	Альпы (найден лишь один раз, но в изобилии на перевале Варс, выше лиственничного леса)

Своеобразные ареалы имеют и другие виды, например *Cyrtoclytus capra* и *Acmaeops daghestanica*, о которых мы говорили выше, а также *Evodinus Interrogationis* L. (горы Европы, тайга до Японии, Теберда). Эти примеры свидетельствуют о прохождении миграционной волны из Сибири на запад, которая на этот раз достигла Главного хребта, но не проникла в Закавказье. Однако и среди закавказской фауны имеются выходцы из таежной зоны, как *Rhagium inquisitor* L. и *Monochamus galloprovincialis* Ol. Типичная форма первого из этих видов заселяет Средиземноморье, большую часть Европы с Крымом и западную Сибирь. Подвид *stshukini* Sem. свойствен Кавказу, два других подвида — восточной Сибири, Маньчжурии и Кореи, один — Малой Азии. *Monochamus galloprovincialis pistor* известен из восточной Европы, Сибири и с Кавказа, типичная форма — из Западной Европы. Аналогичный ареал имеют некоторые другие таежные виды, не связанные с хвойными, как *Evodinus caucasicus* Rost. Этот вид обнаружен от Майкопа до Абхазии; близкий викариат *E. fasciatus* Ol. встречается на Дальнем Востоке, в Китае, Японии и в Тибете; третий близкий вид описан с Балкан. Дровосек *Strangalia thoracica* Creutz. известен с севера Палеарктики и с Кавказа (здесь очень редок).

В свете приведенных нами сведений и с учетом палеоботаники происхождение кавказской сосны нам представляется в следующем виде.

В нижнем олигоцене (в эпоху, с которой мы начинаем наш обзор) основные массивы сосен в Европе сконцентрированы вокруг Балтики и обладают богатой фауной (фауной янтаря), в которой, однако, отсутствуют многие характерные виды современных хвойных, например короедов. В верхнем олигоцене сосновые леса, мигрируя на юг, проникают в Трансильванию и Западную Грузию (*Pinus praeparvithusa*). В дальнейшем сосны из секции *Lariciones* достигают пышного развития вокруг Средиземноморья, и здесь зарождаются богатые биоценозы, к которым, в частности, принадлежат все эндемичные виды Макаронезии; впрочем эти виды свойственны родам, большинство которых и сейчас богато представлено в Средиземноморье. Таковы роды *Ancylochira*, *Anthaxia*, *Eriopobius*, *Criocerphalus*, *Brachyderes*, *Rhyncolus*, *Hylastes*, *Crypturgus*, *Pityogenes*, *Ips.*, хотя некоторые роды представлены ныне в этой провинции лишь несколькими видами, как *Stephanopachys*, *Temnochila*, *Aulonium*, *Oxypleurus*, или не представлены вовсе (*Lipaspis*). К древним средиземноморцам следует, очевидно, также отнести роды *Amaugonia*, *Xanthochroina*, *Chrysanthia*, *Salpingus*, *Hylophilus*, *Hymenogus*, *Rushia*, *Aphyllura*, *Rhinomacer*, *Diodyrhynchus* и некоторые другие. Следует отметить, что только один из приведенных выше родов (*Amaugonia*) имеет на Кавказе эндемичного представителя; кроме этого, один род (*Ancylochira*) представлен одним, правда мало характерным, эндемичным подвидом.

Эти факты свидетельствуют об отсутствии на Кавказе древней фауны сосны, несмотря на обилие сосновых, особенно сосен в олигоценовых и миоценовых лесах Кавказа, доказанное за последнее время исследованиями Н. А. и К. Д. Мчедлишвили (1953) и А. А. Чигуряевой (1951). Однако из этих же работ явствует вытеснение древесной растительности, в том числе и хвойных, травянистой в конце миоцена. Поэтому нам кажется вероятным предположение о почти полном исчезновении хвойных и их древней фауны в послемiocеновом периоде на Кавказе; этим же предположением можно объяснить загадочное отсутствие хвойных в Талыше, где современные условия среды несколько не препятствуют их произрастанию. По данным В. З. Гулисашвили (1951), граница нынешнего распространения сосны на Кавказе совпадает с границей его наибольшего оледенения, и расселение сосны имело место в голоцене, во время отступления ледников. Таким образом, фаунистический спектр наших сосняков может быть результатом плейстоценовой, или даже голоценовой миграции в Армянскую ССР согласно следующей схеме.

В миоцене похолодание среды должно было привести к образованию более холодоустойчивых видов сосен, которые возникли вероятнее всего в средней Европе, возможно на только что образовавшихся Альпийских

хребтах; в дальнейшем эти сосны широко распространяются по Европе, обогащая свою фауну за счет таковой других хвойных и ангарских видов, мигрирующих на запад.

Следует допустить по крайней мере две большие волны расселения сосны по Европе, одну более древнюю, проникнувшую в Закавказье с северо-запада, и одну более позднюю, дошедшую лишь до Главного хребта; но крайне вероятно, что количество миграционных волн было гораздо более значительным. Таким образом, современная кавказская сосна обособилась во время плейстоцена, тогда как ее фауна за это время едва изменилась, но, вероятно, несколько обеднела. Что же касается проникновения сосны в Сибирь, то оно произошло, очевидно, совсем недавно, как на это указывал Д. Н. Флоров (1955).

VII. СТЕПИ

Степи, совместно с американскими прериями, образуют характерный тип растительности, происхождение которого вызвало среди ботаников упорные споры, по сегодняшний день еще окончательно не разрешенные. Мы здесь ограничимся кратким изложением наиболее интересных предположений, высказанных по вопросу генезиса степей Кавказа и прилегающих стран.

Проф. Н. И. Кузнецов приписывал возникновение кавказских степей плиоцену и допускал более позднее проникновение этих формаций отсюда в степи СССР. А. А. Гроссгейм, наоборот, приходит к выводу о развитии флоры степей Советского Союза в послеледниковое время из бореальных элементов, причем им различаются два самостоятельных центра видообразования, один на севере от Кавказа, а другой в Малой Азии; эти центры развивались параллельно, и некоторое сходство в чертах этих формаций приписывается явлению конвергентности. Что же касается Кавказа, то степные элементы проникли сюда с севера и с юга, а также из Средней Азии, но из этой последней пришли лишь полупустынные формы. Е. В. Вульф (1944) также считает степные формации Кавказа молодыми, возникшими в голоцене. А. В. Ярмоленко (1941) идет еще дальше и полагает, что травянистая растительность в целом образовалась лишь с конца плиоцена. Д. И. Сосновский считает вместе с А. А. Гроссгеймом, «что степной тип развитие и распространение в Закавказье получил в послеледниковую эпоху. За пределами Кавказа этот тип растительности («горные степи») распространен в нагорьях Передней Азии, где можно считать, и находится его древняя колыбель» (1943, стр. 166). Наконец, А. Л. Тахтаджян (1946, стр. 76) полагает, что

«по соседству с ксерофильным редколесьем... уже задолго до ледникового времени сформировались первые наиболее примитивные степные сообщества» за счет форм, зародившихся в неогене на цепях гор, идущих «через Средиземье и западную Азию до северной Монголии». В плиоцене в южной части Армении должны были существовать «разнотравные степи, где, наряду со степными злаками—дернообразователями, очень большую роль играли двудольные травы. Уже тогда должны были существовать также трагантиковые степи, в которых, среди основного фона травянистой растительности, были вкраплены подушкообразные кустарники из родов *Astragalus*, *Onobrychis* и *Acantholimon*. Однако главной областью формирования и развития трагантиковых степей были более аридные нагорья Передней Азии (стр. 77). При этом «несомненно, что в третичное время... степные сообщества могли занимать лишь такие места, на которых поселение древесной растительности было невозможно в силу чисто эдафических причин...» Ледниковое и послеледниковое время дало начало обширным черноземным степям», возникшим в Армении, как в восточной Европе, «из одного источника—из третичных нагорных степей Передней Азии. Именно этой общностью происхождения, а не «параллельным» развитием нужно объяснить... сходство между этими степями».

Небезынтересен для нас результат флорогенетического анализа степной растительности, проведенного Е. М. Лавренко (1942). Этот автор различает здесь следующие элементы:

1. Средиземно-палеотропический (пример: *Andropogon ischaemum*).
2. Гондванский (пример: *Cynodon dactylon*).
3. Арало-каспийский (пример: род *Agropyrum*).
4. Средиземноморский (основные эдификаторы степи, как ковыль).
5. Выходцы из леса (многочисленные второстепенные элементы).

В общем основные элементы степной растительности средиземноморского происхождения, хотя с фитоценологической точки зрения эта растительность голарктического типа.

Эта схема вызывает, однако, одно возражение: средиземноморское происхождение ковыля очень сомнительно; гораздо вероятнее считать его родиной прерии Северной Америки, как это делает А. Л. Тахтаджян (1946).

Что касается палеоботанических данных, то они повсеместно отсутствуют, если только не видеть косвенного доказательства образования степей в факте исчезновения лесных массивов, как это допускает А. Н. Криштофович. Наоборот, в палеонтологии можно найти ряд прямых указаний на образование и развитие если не степной, то во всяком случае травянистой растительности на открытых безлесных пространствах (пастепах). Эти указания связаны с развитием гиппарионовой фауны, о которой мы уже говорили.

Хотя по степной фауне имеется несколько работ, ее генезис изучен недостаточно. Однако в основной работе по фауне степей СССР («Жи-

вотный мир СССР», III, 1950) имеется немало интересных для нас данных. Главный вывод большинства авторов этого коллективного труда— это скудность типично степных форм. Так, среди млекопитающих Б. С. Виноградов приводит в качестве характерных видов лишь слепышей, полевок, ушастого ежа, малую и белобрюхую белозубку, а в качестве эндемиков 7 видов: крапчатого, рыжеватоого и краснощекого сусликов, степную пищуху, мышовку, байбака и обыкновенного слепыша. Кроме этого, можно указать на ныне исчезнувших диких лошадей. Всего в степи встречается около 50 типичных представителей млекопитающих. Из 250 видов птиц, зарегистрированных в степной зоне, процент степных видов невелик (Л. А. Портенко) и состоит преимущественно из хищников (3 вида), пастушковых (3 вида), одного рябчика (саджу) и шести жаворонков. Для пресмыкающихся С. А. Чернов приводит всего четыре характерных вида, подчеркивая факт крайней бедности степной фауны в сравнении с пустынной.

Переходя к насекомым, следует отметить заключение В. В. Попова об общем характере видового спектра фауны степных перепончатокрылых: «Естественной и несомненной представляется большая общность— генетическая, экологическая и биологическая (по преобладанию жизненных форм) фауны степей с фауной полупустынной и пустынной зон, чем фауной лесной зоны. Замечательно, однако, при этой генетической общности отсутствие того родового и более высокого ранга эндемизма, который так характерен для пустынной зоны» (стр. 263). А. Н. Кириченко отмечает слабый эндемизм степных полужесткокрылых «только видовой ранга» (стр. 350) и принадлежность большинства видов к лесным родам. Наконец, для прямокрылых, включая таракановых, богомоллов, палочников и кожистокрылых, Г. Я. Бей-Биенко приводит следующую численность видовой состава для СССР (стр. 381): лесная зона—72, лесостепная—104, степная—171, полупустынная—138, пустынная—221.

Интересно также его заключение: «Ни один вид из числа пустынных хортобионтов не вошел в фауну степей» (стр. 421), основная масса степных хортобионтов, как и прочих прямокрылых, средиземноморского происхождения. Для степных прямокрылых в целом указывается на отсутствие «вполне самобытного фаунистического комплекса», что приписывается «начальному периоду фаунистического становления» (стр. 442). Для пауков Д. Е. Харитонов отмечает «значительное увеличение числа видов по сравнению с зоной пустынь» (стр. 441). Всего здесь известно 504 формы, из них 62 эндемика, 171 вид общий с пустынями, 289 видов распространены широко, 75 видов средиземноморского происхождения, 51—южноевропейского, 27 видов степных. Для наземных моллюсков И. М. Лихарев приводит 71 вид, из них только один характерен для степи, тогда как типично пустынных видов нет вовсе. Наконец, С. И. Медведев счел возможным установить цифровые данные по степной фауне

жесткокрылых, приведенные в систематическом порядке. Эти данные интересно сравнить с таковыми других стран, что мы и сделали в табл. 10.

Таблица 10
Сравнительная таблица численности видов жесткокрылых степной зоны СССР, Европы, Франции и Армении по семействам

Семейства	Степи СССР		Европа		Франция		Армения	
	виды	%	виды	%	виды	%	виды	%
Долгоносики	763	14,5	3786	19,5	1329	15,8	717	18,8
Жужелицы	728	13,7	2270	11,7	831	9,9	417	10,9
Коротконадкрылые	657	12,4	2342	12,1	1476	17,5	379	9,9
Листоеды	500	9,4	1349	6,9	656	7,8	273	7,1
Пластинчатоусые	288	5,5	700	3,6	258	3,1	221	5,8
Дровосеки	275	5,2	641	3,3	238	2,8	226	5,9
Чернотелки	170	3,2	952	4,9	135	1,6	134	3,5
Щелкуны	170	3,2	448	2,3	188	2,2	87	2,3
Златки	170	3,2	433	2,2	157	1,9	181	4,7
Карапузики	105	2,0	223	1,1	123	1,5	81	2,1
Мертвоеды	87	1,6	383	2,0	186	2,2	62	1,6
Блестянки	87	1,6	244	1,3	163	1,9	48	1,2
Нарывники	80	1,5	169	0,9	41	0,5	70	1,8
Коровки	79	1,5	146	0,8	96	1,1	61	1,6
Водолюбы	92	1,7	320	1,6	189	2,2	53	1,4
Melyridae	62	1,2	535	2,8	159	1,9	69	1,8
Мягкотелки	50	1,0	485	2,2	124	1,5	17	0,4
Точильщики	52	1,0	169	0,9	101	1,2	38	1,0
Скакуны	24	0,5	35	0,2	12	0,1	12	0,3
Итого жесткокрылых	5300	100	19650	100	8440	100	3319	100

Здесь, рядом с цифрами Медведева, мы даем аналогичные данные для Европы (по каталогу Гейдена, Рейттера и Вейзе, 1906), Франции [по каталогу Сент-Клер Двиль (Sainte-Claire Deville), 1936] и Армянской ССР (по нашему каталогу). К сожалению, эти данные не всегда сравнимы, так как мы не знаем точно, в каком объеме было принято Медведевым то или иное семейство, а данные использованных нами каталогов частично устарели. Однако общее соотношение цифровых данных вряд ли очень далеко от истинного. Таблица показывает, что в степях сравнительно наиболее богато представлены семейства нарывников, златок, щелкунов, карапузиков, пластинчатоусых, листоедов и жужелиц; промежуточное место занимают чернотелки; наконец, сравнительно высокий процент видов некоторых семейств, как дровосеки, скакуны или коротконадкрылые, следует приписать наличию в степи микроландшафтов, не характерных для степной фауны.

С нашей точки зрения все приведенные выше фаунистические данные страдают общим недостатком, а именно: они отражают фауну не определенного биотопа, а растительной зоны, включающей ряд биоценозов, связь которых не генетическая или экологическая, а только геогра-

фическая. Поэтому их использование в наших целях становится возможным лишь после надлежащей переработки, которая, однако, в большинстве случаев, превышает нашу компетенцию.

Если мы попробуем со своей стороны охарактеризовать фауну жесткокрылых степных биоценозов, то здесь мы сможем различить следующие экологические группы:

1. Хищников, развивающихся в земле, включая сюда и «паразитов» насекомых.

2. Ризофагов и сапрофагов, также развивающихся в земле.

3. Фитофагов, развивающихся за счет наземных частей травянистых растений, включая сюда и хищников ими питающихся.

4. Виды, развитие которых связано с позвоночными (трупоеды, навозники и др.).

1. В первой группе наиболее богато представлено семейство жуужелиц, среди которого можно найти как выходцев из леса (напр. степные *Pterostichus*), так и издавна ксерофилизированные группы, как триба *Harpalini*. В этой трибе есть много типично древнесредиземноморских родов, как *Gynandromorphus*, *Scybalicus*, *Acinopus* etc, происхождение других родов менее ясно. Из других триб типично древнесредиземноморскими родами следует считать *Zabrus*, *Calathus*, *Dolichus*, степных красотелов, не проявляющих каких-либо связей с лесными формами, но зато часто близких к африканским родам.

Типично степные коротконадкрылые немногочисленны и заселяют отрицательные формы рельефа; большинство из них выходцы из прибрежной фауны. Известно также несколько ботриофилов, в основном лесного происхождения. Из леса также произошли немногочисленные степные ошупники и родственные группы.

Очень характерно для степной фауны семейство маек в целом, представленное здесь гораздо богаче, чем в любом другом из европейских ценозов. Это семейство широко распространено по всему миру и особенно обильно в тропической зоне, где в основном придерживается саванн, являющихся, очевидно, его исходным биотопом.

2. Во вторую группу можно включить пластинчатоусых—фитофагов и сапрофагов, щелкунсов, чернотелок, пыльцеедов, некоторых мягкотелок, дровосеков из рода *Dorcadien*, блошек и несколько мелких групп. По Медведеву, все степные пластинчатоусые произошли от лесных форм, правда, с промежуточным этапом в зоне редколесий или саванн; всем степным родам приписывается неогеновая давность. Для щелкунов аналогичная эволюция возможна, но менее ясна. Наоборот, среди чернотелок, наряду с несколькими мезофилизировавшимися родами, вышедшими из лесной среды (в трибе *Helopini*), мы имеем также примеры пришельцев из пустынных ландшафтов, причем можно здесь слово в слово повторить приведенное нами выше заключение В. В. Попова о степных перепончатокрылых. Происхождение степных пыльцеедов, несомненно,

лесное, но очень древнее (не позже палеогена) и, очевидно, центрально-азиатское; при этом между наиболее примитивным родом *Podonta* и конечным этапом их эволюции—родом *Omorplus*, наблюдаются значительные морфологические преобразования, свидетельствующие о длительной эволюции этой группы; во время этой эволюции от центрального ствола отделились и боковые ветви, породившие типично пустынные формы. Отметим, что в противовес лесным *Alleculinae* степные формы пыльцеедов подсемейства *Omorphiinae* почти все свойственны Палеарктике, что свидетельствует об их образовании в этой области.

Из других семейств в степях встречается несколько долгоносиков ризофагов, но в общем эти формы представлены здесь неизмеримо беднее, чем в лесу. Так, в обширном роде ушастых долгоносиков известен только один типично степной вид *Otiorrhynchus conspersus* Germ. Достопримечательно, что в противовес степям русских равнин нагорные степи Передней и Средней Азии, а также, но в меньшей мере, Кавказа, насчитывают богатую фауну долгоносиков ризофагов, частично древнесредиземноморского происхождения. В земле развиваются также некоторые листоеды; но так как их личинки придерживаются корневой шейки и систематически близки к формам следующей группы, то мы их рассмотрим вместе с этой последней.

3. Третья группа представляет для нас особенный интерес, так как насчитывает много олигофагов, развитие которых неизбежно должно было быть связанным с развитием их растения-хозяина. В этой группе наиболее характерны долгоносики и листоеды, а также блестянки из рода *Meligethes*. Кроме этого, к третьей группе принадлежит несколько родов усачей, шипоносок, гладышей, златок и других семейств.

Большинство европейских листоедов заселяет берега Средиземного моря и, в основном, придерживается редколесий. В степи наиболее обильны блошки, далекие родственники которых свойственны тропическим лесам, откуда триба *Halticini* и произошла; такого же происхождения, очевидно, и прочие группы степных листоедов.

Среди долгоносиков особенно богато представлены в степи скрытнохоботники и апионы, группы, очевидно, исходно лесного происхождения.

Большой интерес представляет выбор заселяемых растений-хозяев. Удивительно в этом отношении ничтожное количество олигофагов, приспособившихся к питанию злаками. Для всей европейской фауны жесткокрылых мы можем указать лишь на следующие роды:

Varythychius на *Calamogrostis* (Средиземноморский род), *Perieges*, *Phyllostreta* и *Chaetocnema*, на разных злаках, всего несколько видов (прочие виды свойственны двудольным).

Lema, на разных злаках, всего 2—3 вида, прочие на других растениях.

Calamobius (монотипический род), преимущественно на злаках.

Henicopus, на разных злаках, в степи один вид.

Dolichosoma и некоторые родственные роды, на разных злаках.

Что же касается прочих травянистых растений, привлекающих фитофагов нашей группы, то большинство из них относится к семействам крестоцветных, гвоздичных, мальвовых, бобовых, колокольчиковых, сложноцветных, губоцветных и, в меньшей мере, зонтичных. Кроме этого, по имеющимся у нас данным, фитофаги развиваются также на родах *Adonis*, *Delphinium*, *Papaver*, *Fumaria*, *Reseda*, *Geranium*, *Erodium*, *Hypericum*, *Galium*, *Scabiosa*, *Vincetoxicum*, *Convolvulus*, *Cuscuta*, *Echium*, *Lithospermum*, *Lycopsis*, *Cynoglossum*, *Anchusa*, *Symphytum*, *Hyoscyamus*, *Verbascum*, *Scrophularia*, *Linaria*, *Veronica*, *Orobanche*, *Plantago*, *Armeria*, *Atriplex*, *Chenopodium*, *Beta*, *Rumex*, *Polygonum*, *Euphorbia*, *Mercurialis*, *Urtica*, *Cannabis*, *Allium*, *Asparagus*, *Juncus*.

Возможно, что перечисленные здесь семейства и роды представляют основной состав травостоя прастепей. Бедность фауны злаков здесь, как в некоторых предыдущих примерах, свидетельствует о большой консервативности жесткокрылых в целом, не успевающих приспособиться за короткое время к изменениям растительности. Таким образом, энтомофауна наших степей является как бы реликтовой по отношению к ее растительности и без сомнения более древней, чем эта последняя. Эти соображения объясняют расхождения между представлениями геоботаников о генезисе степей и палеонтологическими данными, о которых мы говорили выше.

4. К четвертой группе относятся многочисленные виды, питающиеся навозом, из семейства пластинчатоусых и водолюбов; хищники, развивающиеся в навозе и на падали за счет разных насекомых и клещей, преимущественно личинок двукрылых, и принадлежащие к семействам коротконадкрылых и карапузиков, жесткокрылые, развивающиеся на падали—мертвоеды, многие булавоусые, некоторые пестряки, троксы и др., наконец, несколько видов, также связанных с млекопитающими, но обладающих более или менее своеобразной или недостаточно известной нам экологией. Большинство этих видов принадлежит к более или менее евритопным и широкораспространенным родам, часто богато представленным также в тропической зоне и, вероятно, очень древним. Многие из этих видов встречаются в разнообразных условиях среды и обладают часто обширными ареалами. Исходным биотопом этой фауны можно считать лес, хотя некоторые формы, как например троксы, характерны для открытых ландшафтов.

В общем, степная фауна жесткокрылых сложилась за счет элементов более древних ценозов, лесных, саванных, пустынных и прибрежных, которые в дальнейшем претерпели лишь незначительные изменения, что свидетельствует о молодости ее биоценотического обособления.

VIII. ЛУГ

Как мы видели выше, в Армении встречаются три группы луговых формаций: альпийские, субальпийские и послелесные, однако только первая из этих групп представляет самостоятельный тип фауны и будет рассматриваться в этом разделе. Заметим по этому поводу, что то же можно сказать о фауне европейских лугов в целом, так как низменные луга, хотя и широко распространены там во всей зоне островных лесов, тем не менее нигде не обладают сколько-нибудь характерной фауной, что следует приписать их большой молодости, признаваемой всеми ботаниками. Что же касается наших альпийских лугов, то и им приписывается недавнее происхождение, причем Тахтаджян намечает их окончательное формирование лишь в конце плейстоцена и в начале голоцена, т. е. приблизительно 20—30 тысяч лет тому назад. Таким образом, наши луга, в том числе и альпийские, представляют очень молодой биоценоз, гораздо более молодой, чем все прочие.

Изучение альпийских ценозов выявляет известное сходство между ними и островными. Как эти последние, они занимают ряд изолированных друг от друга стадий, каждая из которых обладает довольно бедной фауной, представленной, однако, как и на островах, часто обильными популяциями. Для горных цепей характерен высокий процент эндемичных форм, а также наличие ряда видов, обладающих разорванными ареалами и встречающихся в нескольких стадиях, часто значительно отдаленных друг от друга. Сейчас известно 96 видов растений, общих Кавказу и Альпам, а также ряд видов общих Кавказу и Алтаю или Гималаям. Среди насекомых аналогичные примеры имеются в группе бореоальпийских видов, свойственных Арктике и альпийским лугам. Для жесткокрылых тщательный, хоть неполный список этих видов составлен Гольдгаузом и Линдротом (K. Holdhaus, C. Lindroth, 1939). В общем этот список включает 42 вида, из них 36 известны с Альп, 30 с Карпат, 20 с Судет, 8 с Балкан и только один вид из Малой Азии. Несколько видов найдено на вершинах Аbruцц. Для Кавказа приводится всего 6 видов, все общие с Альпами, причем один из них представлен местной расой. Хотя этот список далеко не полон, на что, впрочем, указывают и его авторы, однако он ценен достоверностью приведенных данных, проверенных лично авторами. Общая схема расселения бореоальпийских видов свидетельствует, между прочим, о несостоятельности теории Шарффа (1928), который выдвигал гипотезу заселения альпийской зоны европейских гор путем миграции в верхнетретичное время с востока. Эта миграция должна была проходить по гипотетическому хребту, связывавшему все горы Европы, начиная с Пиренеев и простиравшемуся до Байкала. Как это правильно отмечается авторами, такая гипотеза совсем не увязывается ни с геологическими данными, ни с характером рас-

селения современных бореоальпийцев. Если эти виды проникли бы в горы с востока, то следовало бы ожидать их обилие на Кавказе и в Малой Азии и их постепенное обеднение по мере продвижения на запад, тогда как на самом деле получается обратная картина. К тому же, нахождение в Германии многих бореоальпийцев даже на сравнительно низких уровнях явно указывает на их проникновение с севера. Аналогичным доказательством является нахождение на меловых холмах северной Украины типично альпийских растений, «живых ископаемых» Б. М. Козо-Полянского (1931), или лапонского плавунца в окрестностях Киева. Что же касается флоры, то «арктоальпийские элементы довольно богато представлены в альпийской зоне Главного хребта» (Гроссгейм и Сосновский, 1927, стр. 30). Эти данные свидетельствуют о бывшей связи родственных, но сегодня далеко друг от друга отдаленных ценозов. Более многочисленны примеры таежных форм, встречающихся островками на Кавказе.

Большинство ботаников выделяет в кавказской флоре значительный процент бореальных элементов, мигрировавших, по их мнению, в ледниковую эпоху. Так, Сосновский считает, что «в эту эпоху на Кавказ проник целый ряд форм северного происхождения..., надо думать, что именно тогда происходило расселение таких древесных пород, как осина, береза, рябина, бредина и др., складывавшихся в новые, необычные для Кавказа фитоценозы. Параллельно с этим на Кавказ влился широкий поток арктических и альпийских представителей луговой и водно-болотной травянистой растительности» (1943, стр. 164). Такого же мнения придерживаются П. Д. Ярошенко (1940) и А. А. Гроссгейм.

Тумаджанов также признает вторжение «целой плеяды представителей бореальной лесной, травянистой и полукустарниковой флоры, особенно видов, свойственных лесам северного типа» (1938, стр. 223). Наоборот, в 1946 г. Тахтаджян резко выступил против этих взглядов, считая, что основная масса холодоустойчивых форм Кавказской флоры — местного происхождения и процент в ней настоящих бореальных пришельцев невелик.

Альпийская флора и фауна Кавказа богата эндемичными видами и даже родами, в основном сконцентрированными на западной половине Главного хребта, следовательно, в самой влажной части альпийской зоны Кавказа. Обилие эндемиков привело Н. И. Кузнецова (1909) к выделению Главного хребта в особую геоботаническую провинцию, которая, однако, не нашла признания ни у одного из последующих геоботаников, изучавших Кавказ, и в дальнейшем была отвергнута самим ее автором, как не отражающая реальный фитогеографический элемент, а лишь зональное явление. Однако такое же деление и в том же объеме было принято в 1936 г. А. П. Семеновым Тянь-Шанским на его карте зоогеографических делений Палеарктики, в силу наличия в этой зоне богатого энде-

мизма среди жесткокрылых. Происхождение этих элементов до сих пор неясно. Тахтаджян выводит соответствующие растения из леса, в основном за счет растительности каменистых россыпей, ранневесенней и древней нагорной. Прочие ботаники склоняются скорее к их бореальному происхождению. Мы не ставим перед собой задачи разобраться в вопросе происхождения альпийской флоры Кавказа, но сделаем попытку выяснить генезис его фауны жесткокрылых.

Заметим, во-первых, что альпийские ценозы изобилуют эндемиками почти во всех группах, им свойственных, даже среди высших позвоночных. Что же касается жесткокрылых, то с западного Кавказа известно значительное количество характерных, в основном эндемичных видов, но биотоп этих видов соответствует не только альпийским лугам, но также и субальпийской зоне, особенно березовому криволесью, а отчасти и верхней зоне леса.

Из встречающихся здесь форм наиболее показательными являются наземные жужелицы. Намечается «видовой сгусток» из 132 эндемиков, принадлежащих к 6 родам и в большинстве случаев тяготеющих к таежным формам ангарского происхождения.

Для многих из этих форм характерен общий тип распространения, центром которого является западная часть Главного хребта, откуда некоторые виды расселяются на восток, вдоль горных хребтов, а другие на юг через Сурамский перевал до Малого Кавказа включительно, заселяя ареал, приблизительно совпадающий с распространением кавказского тетерева, как правило не достигая Талыша и значительно обедняясь по мере удаления от указанного центра. Эту фауну мы называем «эльбрусской». Как образовалась эта фауна и откуда она произошла?

Полное отсутствие даже сравнительно отдаленных родственников в Талыше и Малой Азии исключает, по нашему мнению, возможность ее эгейского происхождения. В самом деле, все типичные древние лесные группы почти полностью представлены в Талыше. С другой стороны, в эльбрусской фауне отсутствуют какие бы то ни было связи с ксерофиллизированными элементами, что, по нашему мнению, является доказательством ее сравнительно недолгого пребывания на Кавказе.

Предположение о возникновении этих форм на месте путем существенного преобразования их предков в связи с изменением условий среды невероятно, а молодость кавказского рельефа исключает возможность того, что здесь протекал длительный процесс видообразования альпийских форм. Можно отметить также некоторый параллелизм в образовании альпийских и арктических форм. Если первые могли бы быстро образоваться за счет лесных видов, то непонятна хорошо известная бедность арктической фауны в целом, по крайней мере среди жесткокрылых.

Эти соображения привели нас к выдвиганию следующего предположения.

За Полярным кругом на севере Европы имеются два горных масси-

ва: Скандинавские горы и Урал, оба очень древние. Сегодня их высота не очень значительна, но нет сомнения, что в прошлом они были много выше и медленно снизились под действием эрозии, которая была особенно интенсивной в ледниковом периоде, а также под давлением материковых льдов. Можно полагать, что в нижнетретичное время эти горы достигали значительных высот. Если учесть, что в это время в связи с общим потеплением климата земного шара лесная зона продвигалась много севернее теперешней и всюду достигала берегов Ледовитого океана, тундровые формации, которые, несомненно, должны были образоваться в более древние холодные периоды, известные в мелу и в начале третичной эпохи, смогли сохраниться только на вершине этих массивов и, в частности, в северной части Уральского хребта, где и сейчас имеются точки, превышающие 1800 м над уровнем моря. В дальнейшем, по мере охлаждения климата, эта формация должна была медленно продвигаться на юг по оси Уральского хребта, прекрасно ориентированного для такой миграции. Конечно, пенеппенизация этого хребта, имевшая место в неогене, должна была несколько задерживать это передвижение, но никак не могла его приостановить. Когда климат охладился настолько, что тайга приблизилась к берегам Черного моря и вошла в связь с кавказскими лесными массивами, спустившимися с гор и распространившимися на север, уральская фауна должна была начать свое просачивание к Кавказу, однако бедность типичных арктических форм на Кавказе приводит к предположению о том, что основная миграция произошла за счет форм субальпийского типа. Так как к концу плиоцена тайга не проникла в южное Поволжье, волна лесных мигрантов должна была продвигаться вдоль Черноморского побережья и оттуда на Главный хребет. Достигнув его отрогов, уральские виды, привыкшие к горным ландшафтам, нашли здесь тем более выгодные условия для своего распространения, что местная фауна была совсем не приспособлена к новым условиям среды, явившимся следствием совокупного воздействия похолодания климата и местных тектонических движений. Неудивительно поэтому, что древние элементы биоты оказались в значительной мере вытесненными новыми пришельцами.

Но уральские формы мигрировали, очевидно, не только на юг, но и веерообразно в разные направления. Этим соображением легче всего объяснить наличие общих форм альпийской флоры в разных горах Евразии. В самом деле, очень трудно себе представить обмен флор или фаун горных цепей по параллелям, вдоль которых существовали бесчисленные препятствия; даже если допустить возможность преодоления этих препятствий в сравнительно краткий срок, удивительно при этом сохранение морфологических признаков видов. Гораздо правдоподобнее предположение о заселении этих хребтов от исходной точки, расположенной много севернее, чем они сами, и откуда организмы расселялись по путям, проходившим вдоль больших долин. Мысленное установление

таких путей естественно приводит к Уральскому хребту, как к исходной зоне их перекреста. Прибавим, что для ангарских форм, образующих громадное большинство холодолюбивых элементов Палеарктики, можно отметить часто значительные различия между европейскими и сибирскими видами. Можно допустить, что древняя уральская фауна была ангарского происхождения, но обособилась на Урале в палеогене, и что современные высокогорные европейские виды образовались именно на Урале. Таким образом, мы приходим к заключению о существовании в прошлом на Урале богатой и характерной фауны и флоры, которые заселили впоследствии Европу и Кавказ. Заметим, что все высокие горные хребты обладают характерной биотой, и было бы непонятным исключение только одного Урала из этого правила.

Правда, сейчас на Урале не сохранилось никаких следов этих древних форм, но на это здесь имелся ряд исторических причин, связанных с резким изменением условий среды за четвертичный период. В противовес Скандинавскому массиву, всецело подвергшемуся оледенению, Урал в своей южной части остался, очевидно, свободным от льдов, и южная граница его покровного оледенения, по данным С. Г. Боча и И. И. Краснова, должна была проходить около 58-й параллели (1946, стр. 68). Такое сравнительно северное прохождение этой границы можно объяснить только допущением существования в это время очень сухого климата, о чем имеются многочисленные доказательства, исходящие как из геологических, так и из палеонтологических данных. Учитывая, что весь комплекс нашей эльбрусской фауны типично гигрофилен, становится понятной неизбежность его исчезновения на Урале, как, впрочем, и любой другой горной фауны европейско-ангарского типа; однако, остатки древней уральской фауны могли сохраниться в пещерах южного Урала, к сожалению энтомологами не исследованных. Что же касается доледниковой фауны жесткокрылых Скандинавии, сохранившейся по нынешний день, то она насчитывает всего несколько видов, уцелевших на прибрежных скалах во время покровного оледенения страны, в таких же условиях, в каких существует сейчас энтомофауна Гренландии.

Изложенные здесь соображения частично подтверждаются высказываниями специалистов, изучавших четвертичную историю Урала. Так, Д. В. Наливкин (1943, стр. 89—90) описывает оледенение Урала следующим образом: «В начале четвертичной эпохи или, скорее, в конце неогена, на горных массивах... Полярного Урала начали накапливаться массы снега и льда... поверхность материкового льда была бесконечной, белоснежной, ослепительной северной пустыней, на которой не было ничего живого... Полярная тундра простиралась на юг до Уфы». В работе по животному миру Урала (1951, стр. 4) С. С. Шварц, В. Н. Павлинин и И. Н. Данилов указывают, что «за исключением гор южного Урала весь хребет был под льдом, вытеснившим растения и животных, которые могли селиться только по окраинам льдов»; профессор Н. А. Бобрин-

ский объясняет отсутствие на Урале эндемичной фауны и бедность эндемичной флоры ледниковым периодом, «уничтожившим древнюю фауну и флору Урала» (1949, стр. 68). Однако среди древних элементов флоры Урала сохранилось несколько видов, общих Уралу и Кавказу или представленных здесь и там викариатами. К наиболее характерным из них можно отнести *Carex caucasica* Stev., *Knautia tatarica* (L.) Litv., замеченного на Кавказе *C. montana* DC, *Muldegium hispidum* DC, викариатом кавказского эндемика *M. macrophyllum* DC и др. Все эти виды свойственны как лесам, так и субальпийским лугам, и некоторыми ботаниками рассматриваются как третичные реликты (по Крашениникову, 1937); их можно с полным правом рассматривать как представителей «эльбрусской флоры».

С другой стороны, нам следует напомнить выводы Б. К. Штегмана (1938) насчет генезиса типов фауны Палеарктики по отношению к альпийской орнитофауне. Совокупность высокогорных птиц Палеарктики причисляется им к двум типам, за исключением двух видов из восточной Азии, стоящих особняком. Эти два типа фаун названы автором арктический и тибетский, причем на Урале представлен лишь первый, а на Кавказе—лишь второй из этих типов; этот последний, по мнению Штегмана, выходец из китайских лесов. Если эти данные правильны, следует допустить разные пути заселения высоких гор Кавказа птицами и членистоногими, ибо наличие среди этих последних, так же как во флоре, типично арктических элементов (в понимании Штегмана) неоспоримо. Прибавим, что тибетский тип фауны, очевидно, очень молодой, так как последнее эпэйрогенетическое поднятие Центральной Азии по современным представлениям имело место в плейстоцене. Таким образом, остается допустить, что проникновение на Кавказ высокогорной орнитофауны произошло лишь недавно, а более древние миграции фауны на ее современном видовом составе не отразились. Что же касается жесткокрылых, то здесь представители тибетского типа фауны нам не известны; конечно, энтомофауна Тибета изучена недостаточно, но нахождение там родственников нашей эльбрусской фауны мало вероятно, хотя бы из-за гигрофильного характера этой последней, так как в Тибете условия среды соответствуют типу «холодной пустыни». С другой стороны, никакого, даже отдаленного родства между лесной фауной Китая и большинством наших альпийских видов не проявляется.

Можно остановиться еще на одном моменте: в целом арктическая фауна и флора очень бедны. Однако на крайнем востоке около Чукотского полуострова наблюдается значительное обогащение видового состава, и именно там мы находим горные массивы, заходящие за Полярный круг. Очень вероятно, что эти горы, бывшие в прошлом выше, чем сейчас, послужили, так же как Урал, убежищем для холодолюбивых форм в теплые периоды кайнозоя; этими соображениями можно объяснить сравнительное обилие видов чукотской фауны, не прибегая к пред-

положению о перемещении в этот край северного полюса, которое наталкивается на ряд неразрешимых трудностей. Напомним, однако, возможность еще одного объяснения: некоторые геологи выдвигали гипотезу существования на Дальнем Востоке суши, простиравшейся в прошлом намного далее на север, чем сейчас; эта суша также могла бы оказаться рефугиумом холодолюбивых видов в палеогене.

В конечном счете мы склонны искать корни образования эльбрусской фауны именно на Урале. Однако из этого не следует обязательство приписывать уральское происхождение для всех наших альпийских видов; наоборот, в Армянской ССР эта фауна представлена очень бедно, и большинство видов нашей альпийской зоны, очевидно, образовалось на месте за счет менее холодоустойчивых форм более низких зон, как мы это уточним в следующей главе.

Можно также отметить своеобразное распространение на Кавказе бореальных видов плавунцов, как будто последовательно сконцентрированных вокруг Ахалциха, как местного центра распространения. Аналогичную картину можно, очевидно, наблюдать и для некоторых других беспозвоночных (Садовский, 1950). Особенно интересен в этом отношении ареал лапонского плавунца, напоминающий ареал «живых ископаемых» Козо-Полянского, о которых мы говорили выше, и рода *Pedilus* (северо-западная Армения, Предкавказье, Украина, Урал, северная Азия, Северная Америка).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный нами краткий обзор хода развития некоторых биоценозов с третичного периода до настоящего времени показал, что уже на заре кайнозоя существовал ряд вполне оформившихся сообществ, в дальнейшем претерпевших лишь незначительные изменения. Среди изученных нами биотопов древними являются по крайней мере лиственный лес, приречные ценозы, сазы и пустыни. Очень возможно, что сюда же следует причислить и редколесья. Следовательно, какими бы путями ни шла эволюция, она уже издавна привела к образованию биоценозов очень близких к современным. Однако среди наших биотопов есть и молодые образования, как степи или луга, а также, вероятно, фригана, формирование которых протекало за изучаемый нами отрезок времени и за счет преобразования более древних форм, мигрировавших сюда из других биотопов. Но преобразованию подвергались и некоторые элементы древних ценозов, которые обогащались новыми видами; конечно, наряду с появлением новых форм, имело место и вымирание более древних. При этом мы видели, что разные группы организмов обладают разной степенью консервативности, причем среди жесткокрылых проявляется удивительная способность к сохранению древних форм, как об этом свидетельствует сравнение их современной фауны с фауной янтаря, а

также изучение распространения многих видов; правда, некоторые формы сохраняются лишь в реликтовых убежищах, иногда очень отдаленных от исходного ареала этих форм. Эта консервативность фауны жесткокрылых не является, однако, прирожденным свойством, но определяется для каждого вида его взаимосвязями с внешней средой, то есть характером требований, которые он к ней предъявляет. Так, в лесной фауне наиболее устойчивой является группа ксилофагов, потому что она легче всего приспособилась к похолоданию климата, имевшему место за последние геологические эпохи. Наоборот, фауна древесной листвы, несмотря на то, что она связана с тем же биотопом, очень чувствительна к изменениям климата и поэтому в Европе не только сильно изменилась, но и обеднела.

Таким образом, для понимания хода эволюции фауны следует учитывать не только изменения условий среды, но и их отражение на экологии организмов. Этими простыми соображениями мы попробуем руководствоваться в следующей главе при изучении генезиса фауны жесткокрылых Армении.

ОПЫТ ИСТОРИИ ФАУНЫ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ АРМЯНСКОЙ ССР

«Для биогеографов вопрос об изменениях фауны всегда связывается с изменениями физико-географических условий»

П. П. Сушкин*

В В Е Д Е Н И Е

Хотя анализ генезиса фаун издавна привлекал внимание естествоиспытателей, однако до сих пор не имеется сколько-нибудь установленного метода для проведения такого анализа. Как известно, исходным объектом зоогеографии является изучение ареалов видов и более крупных систематических единиц, что часто приводило к выдвиганию зоогеографического районирования, несколько не отражавшего генетического прошлого соответствующей фауны. Так, хорошо известно то громадное расхождение, которое имеется между ареалами большинства родов и семейств млекопитающих за третичный период и сейчас, так что учет современного ареала никак не выясняет ход генезиса этих форм. Однако изучение ареалов выявляет существование аномалий и дизъюнкций, привлекавших внимание еще Дарвина, которые часто объясняются лишь с помощью исторического фактора. Учет этих аномалий для понимания истории становления фаун неоднократно использовался зоологами и может, в частности, служить доказательством мезозойской древности многих родов изучаемых нами жесткокрылых. Аномалии обычны и в видовых ареалах, но использование лишь этих данных недостаточно для полноценного генетического анализа и вызывало неоднократно критику «обветшалых» методов «классической» зоогеографии, по выражению Н. Я. Кузнецова.

* П. П. Сушкин. 1938. Птицы советского Алтая и прилежащих частей северо-западной Монголии. Изд. АН СССР, М.—Л., т. 2, стр. 375.

Некоторые исследователи попробовали разрешить интересующую нас задачу несколько иным путем, стараясь увязать тщательное изучение определенной группы организмов и установленные при этом филогенетические взаимосвязи с предполагаемыми линиями расселения изученной группы, с учетом палеонтологических и палеогеографических данных. Особенно многочисленны такие работы по флоре, но есть и посвященные насекомым, в том числе жесткокрылым, например ряд работ Гольдгауза, Шеерпельтца и др., наиболее замечательны как по объему, так и по содержанию для нас работы проф. Р. Жаннеля. Этот последний, исходя из правильного допущения большой древности жесткокрылых и гораздо более спорного предположения о существовании большинства современных родов жесткокрылых с мела, считает возможным восстановить палеогеографию земного шара с помощью зоогеографических данных и указанного выше метода. Однако этот метод вряд ли достаточно точен, и многие из предложенных Жаннелем схем далеко не обладают достаточной убедительностью. В частности, установление достоверных филогенетических связей с помощью существующих морфологических методов удается лишь в порядке исключения (напр., для рода *Choleva*), в громадном же большинстве случаев признаки у разных, даже близких, видов могут развиваться в разных направлениях, так что сближение форм, исходя из того или иного признака, приводит к самым разнообразным группировкам. Особенно достопримечательны расхождения, наблюдаемые между внешними морфологическими признаками и строением половых органов, проявляющиеся как в пределах одного рода, так и среди более крупных систематических делений вплоть до семейства и подотряда. При этом сплошь и рядом виды, имеющие сходные гениталии, могут резко различаться морфологически, и наоборот. Соответственно и выявление действительного генетического родства наталкивается часто на неразрешимые трудности. Прибавим, что построения проф. Жаннеля исходят из допущения правильности теории Вегенера, убежденным сторонником которой он является, и часто далеко недостаточно объективны.

Как бы то ни было, в работах Жаннеля и других колеоптерологов имеются некоторые очень интересные данные, которые мы постараемся использовать в этой главе; мы также остановимся на распространении некоторых родов, которые хотя и не подвергались систематико-зоогеографической обработке в монографическом разрезе, но тем не менее достаточно изучены для этой цели. Однако всем этим данным можно приписать лишь вспомогательную роль.

Что же касается руководящего метода, то его следует искать в биоценологии.

Значение учета экологии организмов для зоогеографического анализа признавалось уже издавна; за последние годы оно неоднократно указывалось, как единственно правильный путь для будущей зоогеографии. Так, например, Боденгеймер, проведший недавно (1937) зоогео-

графический анализ фауны Палестины согласно обычным методам, в своем заключении выражает надежду, что изучение экологии позволит в дальнейшем превратить зоогеографию из статической науки в динамическую. В аналогичном смысле высказывались также Р. Чепмен, Грассе и др., однако ни один из этих авторов не пробовал выдвигать указаний о сущности «динамической» зоогеографии.

Большое теоретическое значение изучению экологии придают и многие советские ученые, например покойный А. А. Захваткин. В этом направлении имеется ряд ценных работ отечественных биологов, особенно ботаников, о которых мы говорили в предыдущей главе. Что же касается советских зоологов, то и они издавна стремились учитывать экологический фактор, но, в основном, только для высших позвоночных.

При учете экологии организмов также выявляются аномалии, связанные с историческим фактором. В частности, мы почти не знаем примеров олигофагов, распространенных на всем ареале их растения-хозяина, что и естественно, так как требования, предъявляемые теми или иными организмами к среде, разные и у разных организмов могут совпадать лишь в порядке исключения. Однако во многих случаях расхождения в ареалах фитофагов и их кормовых растений могут быть использованы для генетических целей; так, мы видели выше, что в Армении фауна некоторых растений иногда вся принадлежит к одной из наших зоогеографических группировок, а иногда сборная, что позволяет выяснить пути проникновения в Армению этих растений; наличие местных эндемиков свидетельствует иногда о древности в нашей флоре того или иного элемента, а спектр фауны определенной породы (например, сосны) проливает свет на ее историческое прошлое. Однако изучение лишь отдельных моментов не даст нам целостной картины, и поэтому разрешение вопроса генезиса фаун мы должны искать во взаимосвязях биоценозов и среды. В нашей стране прогрессивное направление в зоогеографии вырисовывается особенно ясно; можно утверждать, что задача связи экологии и зоогеографии сводится не к учету той или иной особенности экологии или строения организмов, как бы интересны они ни были сами по себе, но к анализу всей среды, как движущей силы эволюции, следовательно, совокупности факторов, влияющих на изменение организмов, связанных друг с другом биоценологическими зависимостями.

Иными словами, всякие методы изучения организмов, искусственно отрывающие их от среды, как систематика, или сводящие понятие ее влияния к учету географического ареала, сами по себе заведомо недостаточны и могут служить лишь вспомогательными средствами. Основным же моментом следует считать изучение биотопов, как исходных неделимых зоогеографического анализа, и влияния происходящих в них преобразований на комплекс всех элементов биоценозов, с учетом их взаимосвязей. Только такой метод может разрешить современный вопрос

«генетической» зоогеографии и поставить ее на должный научный уровень.

При этом следует придерживаться некоторых теоретических посылок, которые можно свести к следующим пунктам.

1. Представление о геологическом прошлом земли долго искажалось неправильным учетом ритмики эволюции организмов, с одной стороны, и земной тектоники, с другой. Признание законов эволюции приводило к подразумеваемому предположению обязательно быстрого темпа этой эволюции (в геологическом разрезе) и о постоянно активном процессе видообразования, протекавшем в геологически-краткие сроки; пример млекопитающих, являвшихся в этом отношении скорее исключением, чем правилом, подкреплял биологов в этом убеждении. Однако сейчас существуют бесспорные палеонтологические данные, свидетельствующие о крайней изменчивости ритма видообразовательного процесса и о существовании консервативных форм, сохраняющихся неизменными иногда за очень длительные геологические периоды. Наоборот, тектонические преобразования и, в частности, процессы орогенеза, отодвигались долгое время в отдаленное прошлое, и предположение возможности недавних горообразовательных движений представлялось невероятным. Однако современная геология доказала, что во многих случаях, и в том числе на Кавказе, мы имеем примеры очень молодого рельефа и гораздо более древней биоты.

2. Сейчас мы не только знаем примеры разных ритмов эволюции, но в состоянии указать на некоторые закономерности этих ритмов. Изучение развития биоценозов ясно выявляет зависимость хода их эволюции от изменения условий среды; в частности, если эти условия консервативны, то и сообщества организмов проявляют такую же консервативность, тогда как изменение этих условий влечет за собой преобразование биоценозов и порождение новых форм.

3. Однако нельзя отождествлять ритмы эволюции ценозов и изменений условий среды, как это неоднократно отмечалось крупнейшими отечественными биологами, например В. Л. Комаровым, А. Н. Криштофовичем и др. Наоборот, хорошо известно, что при быстрых изменениях жизненных условий организмы не успевают приспособляться к новым условиям и принуждены мигрировать или исчезнуть. Соответственно, изменения фаунистического спектра любого биотопа определяются двумя процессами: с одной стороны, при наличии медленных изменений условий среды, организмы также испытывают медленные преобразования, отражающиеся на их морфологических признаках и приводящие к порождению новых видов. С другой стороны, резкие изменения в условиях среды приводят к миграциям и к замене части бывшей фауны и флоры пришлыми элементами. Последовательный зоогеографический анализ должен суметь вскрыть наслоения разных элементов в изучаемом спектре и этим самым уточнить историю его становления. Но здесь вы-

двигается новый вопрос: как и когда проходили миграционные движения, чем обуславливались их направление и пределы.

Конечно, разные причины могут вызвать миграцию фауны: изменения контуров и рельефа материков, образование континентальных связей между участками суши, до этого изолированными друг от друга, а также появление или исчезновение экологических преград, играли важную роль в распространении видов. Но, как бы важны ни были эти факторы, они могли иметь лишь второстепенное значение, руководящим же стимулом миграций являлся ход климатических изменений земного шара, в свою очередь определяющийся законом зональности.

Изучение закона зональности связано с именами В. В. Докучаева, акад. Л. С. Берга, А. Н. Криштофовича и Л. А. Зенкевича; следует также напомнить интересные попытки применения этого метода А. Н. Бартевым, который, поскольку нам известно, был первым энтомологом, обратившим внимание на этот момент, правда не совсем последовательно.

За последнее время этот закон также нашел широкое признание среди геологов. Особенно интересны в этом отношении большие работы акад. Страхова (1947, 1951), которому удалось не только проследить влияние зональности на кору выветривания земли начиная с карбона, но и начертить на карте положение засушливой субтропической зоны в Палеарктике для разных геологических эпох вплоть до плейстоцена. Интересно отметить, что засушливая зона располагалась в прошлом, как правило, севернее современной, что свидетельствует о том, что в нынешнее время климат земли холоднее средней нормы. К аналогичному выводу пришли и многие палеоклиматологи (например Брукс, 1952), считающие, что за геологически обозримое время климат земли в среднем не изменился, но испытывал временные колебания; современный климат соответствует периоду похолодания и, следовательно, ниже средней нормы.

Зональность в распределении флористических поясов Криштофович прослеживает с палеозоя, где им выделены: одна флора тропического типа — вестфальская и две умеренные — тунгузская и гондванская. В кайнозойе наличие хорошо выраженных растительных зон не вызывает сомнения и носит здесь, в общем, тот же характер, что и в настоящее время.

Учитывая эти обстоятельства, нетрудно восстановить основное направление миграций ландшафтов за интересующий нас отрезок времени от олигоцена до голоцена, с само собой разумеющейся оговоркой о существовании неизбежных местных отклонений от общей схемы, связанных с рельефом, очертаниями материков, почвенными условиями, микроклиматом и т. д.

В олигоцене в Палеарктике широкими лентами простираются зоны двух лесных флор, на севере тургайской, а на юге полтавской. Между ними, по крайней мере местами, в частности в Центральной Азии до Китая, должна была существовать пустынная зона с ксерофитной расти-

тельностью. В миоцене, в связи с похолоданием климата, эти зоны должны были начать свое перемещение на юг, хорошо отраженное в сукцессии местонахождений янтаря, о которой мы говорили выше. В сармате нам известно наличие хорошо выраженного засушливого пояса, простиравшегося от средней Европы до Палеарктики. Этот пояс отмежевывает лесные зоны. В плиоцене дальнейшее продвижение на юг этого пояса вызывает ксерофилизацию Средиземноморья, а также Кавказа. Здесь его прохождение наиболее ярко сказывается в киммерийское время. В акчагыле ареал засушливой зоны примерно совпадает с современным пустынным ярусом Голарктики, но, в противовес нынешним ландшафтам, акчагыльские должны были сохранить еще многие остатки вытесненных лесов, продолжавших подвергаться процессу ксерофитизации. Наконец, во время ледниковых периодов этот пояс спустился далеко на юг и проникал местами в тропики, как об этом свидетельствует ряд зоогеографических данных, например нахождение насекомых ангарского происхождения на горах Эльгон и Килиманджаро у самого экватора (Жаннель, 1938—1939), средиземноморских элементов на горах Ахагара и пр. Южная граница проникновения тайги также может быть установлена как рядом зоогеографических данных, так и при помощи пыльцевого анализа. В Средиземноморье она достигает средней Италии и Корсики, оставляя здесь ряд бореоальпийских эндемиков, сохранившихся сейчас на вершинах Аbruцц, и еловые леса с некоторыми характерными элементами таежных биocenозов (например на острове Корсика). На Кавказе бореальные элементы обнаружены до долины Аракса и Талыша. Но некоторые таежные элементы проникли и южнее. Так мы находим представителей такого типично бореального рода, как *Olorhinus*, в северном Иране и по среднему течению Евфрата.

За плейстоцен произошли сильные колебания климата, которые должны были вызвать миграции как на север, так и на юг. Наконец, в голоцене пустынный пояс и вместе с ним лесные зоны передвигаются на север, причем, как известно, достигают значительно более высоких широт, чем в настоящее время, так что здесь намечается дополнительное и совсем недавнее изменение в направлении сдвигов, с последующим отступлением на юг теплолюбивых форм.

Таков общий ритм изменения ландшафтов в западной Палеарктике с начала неогена до наших дней, но, как мы уже указывали выше, этот ритм местами подвергался значительным отклонениям; в частности на Кавказе мощные орогенические движения, полностью видоизменившие местный рельеф, естественно отразились и на преобразовании ландшафтов и на направлении миграций. Однако местные явления не могли изменить общий ход преобразования биocenозов, неизбежно связанный с их зональными перемещениями. Поэтому учет зональных сдвигов может способствовать разрешению ряда генетических вопросов. Так, мы видели, что места образования многих ксерофилизированных родов тяготеют

к общему географическому очагу в Центральной Азии. В свете учета явлений зональности естественно допустить наличие здесь в палеогене очага ксерофилизации фауны и флоры, в котором и возникли современные ксерофильные роды. Это объяснение пригодно также и для насекомых, в частности, и восточно-иранский центр видообразования пустынных прямокрылых Уварова, и туранский центр древних чернотелок Бауера, о которых мы писали выше, явно тяготеют к этому же очагу. Те же соображения зональности приводят к выводу о заселении современных пустынь Ирана, Передней Азии и Сахары в основном с севера, о чем имеется ряд и прямых доказательств, например у Эйга (1931) для флоры этих стран; в этом отношении также очень показательны несколько выводов Боденгеймера (1937) о фауне некоторых стран Средиземноморья, например (стр. 18; эта, как и следующие цитаты переведены нами.—С. Хиз.) «Фауна верхнего плоскогорья Атласа имеет много связей с Ирано-Туранской... Ирано-туранские виды заселяют значительные площади на высоких уровнях центрального массива Синая... Среднеазиатский центр имел громадное влияние на формирование фауны Палестины» (стр. 29) и т. д. Мы можем также напомнить приведенные нами выше высказывания А. А. Штакельберга (стр. 128) и С. А. Чернова, указать на распространение газелей (А. А. Саркисов, 1945), страусов или верблюдов и т. д. Наоборот, допущение за учитываемый нами промежуток времени мощных миграций с юга на север нам представляется неприемлемым. Такой ход миграций мог существовать только в голоцене, а также, но, очевидно, в более скромном объеме, во время межледниковых периодов.

На Кавказе прохождение засушливой волны с начала плиоцена или мзотиса объясняет исчезновение там вечнозеленых пород, так поразившее В. И. Баранова (1942); поэтому нет надобности следовать за акад. А. А. Гроссгеймом (1948), ищущим объяснения, «почему коренной перелом во флоре Кавказа произошел значительно раньше последнего ледникового периода» (стр. 172) в предположении о существовании плиоценовых ледниковых периодов. Это предположение было выдвинуто С. А. Ковалевским, насчитавшим целый ряд великих оледенений Кавказа с верхнего сармата до плейстоцена. Однако беспочвенность построений Ковалевского признана сегодня всеми геологами, изучавшими этот вопрос.

Обязательность увязки миграций с передвижением растительных зон с севера на юг и с юга на север позволяет разрешить многие вопросы и, что, пожалуй, самое важное, датировать ту или иную миграцию. Однако, наряду с изменением климата, миграции могут быть вызваны и другими причинами, например географическими факторами (изменением рельефа, очертаний материков и др.). Наконец известно, что биocenозы изменяются в силу собственного развития (экогенез акад. В. Н. Сукачел

ва), как на это в свое время с особой настойчивостью указывал акад. В. Л. Вильямс (1931).

В этой главе мы попробуем применить совокупность изложенных нами соображений для разрешения вопроса генезиса фауны жесткокрылых Армянской ССР.

I. НИЖНЕТРЕТИЧНЫЙ ПЕРИОД ДО САРМАТА

В палеогене большая часть Армении находилась под морем, однако на ее месте существовал ряд островов, в частности в северной Армении и в бассейне озера Севан. Один остров простирался также в восточной части НахАССР, примерно от Джульфы до Мегринского района. Можно полагать, что очертания этих островов значительно изменялись на протяжении длительного периода палеогена, причем их размеры мало-помалу увеличивались так, что к концу олигоцена большая часть Малого Кавказа и Армянской ССР образует сушу, связанную с Малоазиатской плитой. Севернее Малого Кавказа один большой остров простирался вдоль оси нынешнего Главного хребта, а другой—вдоль Сурамского горного массива. Все Предкавказье до конца миоцена было под водой, море занимало также современные бассейны Черного и Каспийского морей, так что единственная связь Закавказья с сушей имела место с юга; к сожалению, мы еще не знаем, была ли Малоазиатская плита островом или же она, по крайней мере временами, входила в контакт с более восточными районами Ирана, Турана или Афганистана, которые, в свою очередь, могли иметь общение с Ангарской плитой, зато известно, что с севера, запада и юга она омывалась морем Тетис. Известно также, что в тортоне, в связи с тектоническими движениями, Малая Азия соединяется с Балканами и через них с Западной Европой. Наконец, в плиоцене общая регрессия моря Тетис приводит к образованию современной Передней Азии и современных контуров Средиземного моря.

Таким образом, формирование исходной биоты Кавказа всецело связано с Эгейдой, которая в те времена была покрыта лесами; следовательно, его древняя фауна в основном лесная, с примесью форм прибрежных ценозов. Было бы заманчиво выяснить, не содержала ли эта фауна ирано-афганских элементов, но, к сожалению, древняя фауна этих стран изучена настолько посредственно, что разрешить этот вопрос сейчас вряд ли возможно. Однако в фауне жесткокрылых Армении можно выявить несколько древних элементов, обладающих бесспорными связями с востоком. Так, в подроде *Duvalius* s. str. рода *Duvalius* Delarouz., о котором мы писали выше, согласно Жаннелю (1930), наиболее примитивными формами, обладающими, в противовес всем прочим видам этого

подрода, хорошо развитыми глазами, следует считать: *D. bodoanus* Reitt. из Тянь-Шаня; *D. hetschkoii* Reitt. из Бухары; *D. dromoides* Reitt. из Маргелана.

Эти формы наиболее близки к единственному армянскому виду этого рода *D. stepanavanensis*, а также к *D. antoniae* Rtt из НахАССР.

Pterostichus (*Agastillus*) *capitatus* ближе всего стоит к двум монотипическим под родам *Hoplodactylus* Chaud. и *Hoplaluchenum* Tschitsch.,—оба из Ирана—с одной стороны, а с другой, к под родам *Aphaonus* Reitt. с западного Кавказа, *Percosteropus* Gnllb. из Малой Азии и Ирана, *Hypogeobium* Tschitsch. из Албании и *Tapinopterus* Schaum, распространенным сейчас от Альп до Передней Азии. Заметим, что из подрода *Agastillus* было описано три вида, все с Зангезурского хребта, которые, при просмотре обширного материала, имевшегося в нашем распоряжении, оказались лишь вариациями одного и того же вида.

Среди видов из рода *Trechus* Clairv., принадлежащих к группе *T. lederi*, в понимании Жаннеля, которую мы подробнее изучим в дальнейшем, также имеются представители кавказской и туранской фауны, однако, расселение этой группы произошло, вероятно, в конце плиоцена, как мы это изложим ниже. Наоборот, расселение типично лесных форм рода *Duvalius* и подрода *Agastillus* бесспорно очень древнее и может считаться доказательством существования, по крайней мере краткой, древней континентальной связи между Кавказом и более восточными странами. К сожалению, мы сейчас не в состоянии уточнить время этой связи.

В тортоне происходит обмен фаунами между Малой Азией и Балканами, которые в это время также были покрыты лесами. Следовательно, здесь налицо новая миграция лесных форм, которая должна была проникнуть и на Кавказ. К сожалению, мы не располагаем убедительным критерием, позволяющим отличить соответствующие элементы от более древних. За отсутствием более точной методики мы попробуем выдвинуть следующее предположение.

Как фауна, так и флора Талыша и Западной Грузии, несомненно, близки и насчитывают ряд родственных или даже тождественных элементов, в том числе и эндемичных. При этом характерно, что многие эндемики Талыша в прошлом были распространены, очевидно, гораздо шире, чем сейчас. Так, каштанолистный дуб и железное дерево, сейчас являющиеся гирканскими эндемиками, известны в ископаемом состоянии из ряда местонахождений в Грузии. Дровосек *Pagandra caspia* Mén., сейчас эндемичный для Гиркании, близок к ископаемому представителю этого рода, найденному в Германии (Бадене), и т. д. Поэтому можно допустить, что Талыш оказался рефугиумом для многих видов, в прошлом широко распространенных на Кавказе, но в дальнейшем сохранившихся только здесь. С другой стороны, в Талыше не найдены представители многих лесных родов жесткокрылых, отсутствие которых здесь трудно объяснить иначе, как историческим фактором, так как их вряд ли воз-

можно приписать особенностям местной лесной среды. Так же характерно отсутствие в Талыше некоторых лесных млекопитающих. Естественно предположить, что эти формы никогда не достигли Талыша в силу наличия географических или экологических преград; если учесть, что в миоцене Талыш был отделен от остальной части Закавказья широким морским проливом, занимавшим нынешнюю долину Аракса, и что континентальная связь с Эгеидой южнее этого залива могла быть прерванной или непригодной для миграции лесных элементов, то можно видеть во всех родах жесткокрылых, свойственных лесам Кавказа, но не представленных в Талыше, более молодые элементы, проникнувшие сюда в тороне или еще позднее. Заметим, что древняя изоляция Талыша от прочих лесных массивов Кавказа уже допускалась разными биологами, например А. А. Гроссгеймом, но ей приписывали более позднюю, а именно плиоценовую давность.

Для выяснения генезиса лесной фауны жесткокрылых Кавказа следует ее разделить на два основных элемента согласно изложенным нами выше соображениям, а именно: на более древний, состоящий из фауны древостоя, подстилки и ручейков, и более молодой, к которому мы отнесем фауну травостоя и древесной листвы, а также навозников. Этот последний элемент мы рассмотрим в дальнейшем, а первый распределим по трем группам: к 1-й мы отнесем роды, на Кавказе известные лишь из Талыша; к 2-й—роды, обнаруженные в Талыше и других районах Закавказья; к 3-й—роды, известные с Кавказа, но отсутствующие в Талыше. Первые две группы мы считаем образованными за счет исходной фауны Кавказа, а 3-ю группу—производное более поздних миграций.

Подсчет родов древнего элемента показывает, что большая часть лесной фауны Кавказа древняя (240 родов из 330, то есть более 70 процентов, причем при дальнейшем изучении этой фауны этот процент, вероятно, еще увеличится), что подтверждается также обилием эндемичных форм. Этим самым доказывается второстепенный характер значения последующих миграций, однако следует учесть, что разные виды одного и того же рода могли проникнуть на Кавказ в сукцессионном порядке. Заметим также, что в наш список мы включили только те роды, которые считаем лесными или явно лесного происхождения. К этому списку можно будет, вероятно, прибавить ряд родов, биоценотическая принадлежность которых сейчас недостаточно установлена.

Конечно, предлагаемая нами схема должна рассматриваться лишь как очень грубое приближение к истине. В самом деле нет сомнения, что даже при полном отсутствии контакта между лесами Талыша и соседних стран между ними мог происходить обмен фаунами, даже через значительные пространства; об этом свидетельствуют многочисленные наблюдения над заселением некоторых островов, например Галапагосских, которые, однако, значительно отдалены от ближайшей суши. С другой стороны, многие формы могли переселяться во время влажных периодов

вдоль берегов рек или через горные луга. Наконец, допускаемая нами древняя изоляция Талыша от соседних лесных массивов, хотя и очень вероятна, но не доказана.

Среди многочисленных древних элементов фауны лесов Армении мы выберем несколько примеров, на которых остановимся подробнее.

Род *Leistus* Fröl. представлен в Армении лишь одним видом—*L. (Leistophorus) fulvus*, обычным во всех наших лесах; этот вид распространен во всем Закавказье до Талыша, в Алжире и в Тунисе, а может быть также в Сардинии. Ареал этого вида растягивается вдоль пути миграции эгеидской фауны, о котором мы говорили выше (Кавказ, Малая Азия, Балканы, Италия, Сардиния, Тунис). Примерно по этому же пути распределены еще четыре вида этого же подрода *Leistophorus* Reitt., а именно *L. crenatus* Fairm., известный из северной Италии, Сицилии, Туниса и Алжира, *L. sardous* Baudi, заселяющий северную Италию, Сардинию, Тунис и Алжир, *L. danieli* Reitt., эндемичный для Сардинии, *L. hermonii* Pioch., известный из Сирии и с острова Кипр (подродовая принадлежность этого вида спорная). Остальные три представителя подрода распространены: *L. oberthuri* Reitt. в Португалии, *L. fulvibarbis* Dej. от Малой Азии до всего западного Средиземноморья и Западной Европы, указан также для Абхазии и Талыша, *L. nitidus* Duft. в южной Европе от Югославии до Испании.

Из приведенных ареалов явствует, что подрод *Leistophorus* расселился в сармате, однако его исходное происхождение неизвестно. Весь род *Leistus* палеарктический и распространен от Макаронезии до Японии; он, вероятно, ангарского происхождения и вряд ли очень древний, но в среднюю Европу должен был проникнуть в палеогене, хотя не известен из янтаря. Из средней Европы, вероятнее всего, произошел и подрод *Leistophorus*.

Обширный род *Trechus* Clairv., хорошо изучен Жаннелем (1926—1927), который при этом подверг его филогенетическому и зоогеографическому анализу. Жаннелю было известно 242 вида этого рода, сейчас количество видов немного увеличилось. Ареал рода охватывает всю Голарктику, высокие горы Африки (Абиссинию, Эльгон и др.) и Филиппинские острова; род считается ангарского происхождения и проник в Европу не позднее нижнего олигоцена (в янтаре найден один трехус, ничем не отличимый от современного европейского *T. quadristriatus*). На Кавказе известно 45 видов этого рода (считая 5 видов описанных нами), в Талыше обнаружены лишь два вида, широко распространенные на Кавказе. Согласно представлению Жаннеля, кавказские трехусы—древнеэгеидские и проникли на Кавказ издавна (в палеогене); однако отсутствие сколько-нибудь характерных форм в Талыше приводит нас к другому предположению; соответственно, мы не можем согласиться со схемой расселения этих видов, предложенной Жаннелем, но его филогенетический анализ, основанный на изучении строения внутреннего меш-

ка полового аппарата самца, нам представляется очень ценным для установления родственных связей разных видов, так как конвергентное образование сходного вооружения внутреннего мешка у разных видов нам кажется невероятным. Кавказские виды распределены Жаннелем по нескольким группам, которые мы будем называть секциями. Сюда принадлежат:

а) Секция *T. quadristriatus*, на Кавказе насчитывающая 4 вида, а именно: тип группы, широко распространенный во всей Европе, в Египте, Передней и Средней Азии и на всем Кавказе, включая Талыш. Этот вид обычен в лесах Армении, но встречается также вдоль берегов рек, даже в пустынной зоне, например в Джаграх. *T. melanocephalus* известен из долины Аракса «вместе с предыдущим». *T. phryganobius* найден лишь в очень определенных условиях среды, а именно в фригане под подушками рогатого эспарцета на северных склонах в мае месяце; других видов трехусов в этих условиях мы не встречали. *T. infuscatus*, указанный лишь из долины Аракса, встречается во всех наших лесах, в тех же условиях, что *T. quadristriatus*, но никогда не бывает с ним вместе. *T. korbi* Reitt. описан из Перли-Дага.

Эта группа, в Закавказье своеобразно сконцентрированная на юге Малого Кавказа, распространена широко. На Кавказ она проникла, вероятно, из Малой Азии в сармате, лишь один из ее видов распространился до Талыша.

б) Секция *T. liopleurus*. Все виды этой секции найдены на Кавказе, тип секции *T. liopleurus* Chd. известен также из Крыма (sbsp. *jailensis* Winkl.), а кроме этого, распространен на горных лугах всего Кавказа, включая Талыш. Четыре других вида этой группы эндемичны для Черноморского побережья Кавказа и встречаются в горах, один вид описан из Уч-дере и другой из Осетии. В целом ареал этой секции типично эльбрусского типа; следовательно, мы считаем ее молодым пришельцем, проникнувшим на Кавказ с севера не раньше конца плейсцена.

в) Секция *T. subcordatus* включает всего два вида с гор Кубани и Западной Грузии. Эта секция проникла на Кавказ, вероятно, вместе с предыдущей.

г) Секция *T. subnotatus* представлена, кроме Кавказа, на Аbruццах и в Малой Азии, следовательно, по пути сарматской миграции; на Кавказе насчитывает лишь один вид, *T. quadrimaculatus*, широко распространенный в Грузии и найденный также в районе Кировабада (Бабаджаниди); в Армении он известен из Санаина, Севкарских лесов, вообще богатых западнокавказскими элементами, и из Азизбековского района; здесь он найден в скалах выше речки Элегиса в зоне фриганы, где обнаружен на площади около одного квадратного метра, на песчаном пляже у родника; вместе с этим видом найден новый вид: *Stenus cribroides* n. Мы допускаем, что *T. quadrimaculatus* проник на Кавказ в миоцене из Малой Азии (Жаннель считает всю секцию эгейского происхождения).

д) Секция *T. caucasicus* насчитывает 9 видов, из них 8 свойственны западному Кавказу (на запад от Сурама). О девятом виде, *T. angelicae*, мы уже говорили. Эта группа типично лесная и обособилась, вероятно, на Сурамском хребте за счет выходцев из Малой Азии; ее время происхождения, очевидно, миоценовое.

е) Секция *T. maculicornis* насчитывает всего четыре вида, все они альпийцы; один из них свойствен западной части Главного хребта, другой — горному массиву Сарер Сарцали, третий широко распространен в Грузии, четвертый в Армении найден на Кечутском и Памбакском хребтах. Мы относим эту секцию к эльбрусской фауне.

ж) Секция *T. lederi*, о которой мы уже писали, насчитывает два альпийских вида из Центрального Закавказья, третий — *T. ogesitrophus*, встречается в Армении на высоких горах Зангезура. Кроме этого, к этой группе принадлежат два вида из Тянь-Шаня и один вид из Иркутска и Саян. На Кавказ эта секция проникла, несомненно, в ледниковые периоды.

з) Секция *T. fulvus* типично западносредиземноморская и заселяет главным образом литорали. По Жаннелю, она африканского происхождения и близка к секции *T. bipartites* из Абиссинии. В лесу выше с. Иджеван нами найдена одна самка нового вида этой секции, *T. yatsenokhmelevskyi*; этот вид ближе всего стоит, вероятно, к североафриканскому *T. lallemanti* Fairm., но, так как самец неизвестен, действительные генетические связи этого вида установить трудно. Если подтвердится его близость к североафриканскому виду, мы здесь сталкиваемся с распределением по пути сарматской миграции, что позволяет приписать сармату момент проникновения этого вида на Кавказ.

Проведенный нами краткий анализ кавказских представителей рода *Trechus* показывает, что этот род проник на Кавказ из разных стран, но, очевидно, лишь после тортона. Также после тортона в Грузию должны были проникнуть несколько характерных лесных родов, на которых мы не будем останавливаться, так как ни один из них не представлен в Армении.

Как пример исходной лесной фауны Кавказа мы здесь рассмотрим цветороек (род *Noplia* Ill). Согласно Медведеву (1952), этот род насчитывает 242 вида и распространен в Европе, средней Америке, восточной Азии и южной Африке. На Кавказе известно 8 видов, распределенных в три подрода. Из них один вид (*N. (Decamega) corallipes* Reitt.) эндемичен для Талыша, другой (*N. (Xenoplia) raupera* Kryn.) известен из Казахстана, Астрахани и Дагестана, на Кавказе явно молодой пришелец. Остальные 6 видов принадлежат к подроду *Noplia* s. str. и все эндемичны для Кавказа; один из них, *N. ciscaucasica* Medv., свойствен Предкавказью, другой — западному Азербайджану, третий указан из Боржом и Кодора, нами найден у озера Рица, четвертый заселяет северные склоны Малого Кавказа, пятый — западный Азербайджан, включая Ордубад и Гирканию. Наконец, шестой вид, *N. pollinosa*, широко распро-

странен по всему Кавказу и приводится под сомнением для Греции; это единственная цветоройка, известная из Армении, где она очень обычна в лесах северных районов. Распределение большинства кавказских цветороек характерно для древней лесной фауны Кавказа. Здесь хорошо обособлен гирканский элемент; ряд видов сконцентрирован в лесных рефугиумах Малого Кавказа. *H. ciscaucasica* можно рассматривать как мигранта, проникнувшего на Ставропольское плато вскоре после его выхода из-под моря и в дальнейшем изолировавшегося в связи с поднятием Главного хребта. Что же касается древности рода, то, судя по его ареалу, место его происхождения следует искать в южной Африке, откуда он мог проникнуть в Европу не позже палеогена, так как в дальнейшем эти страны были изолированы морем Тетис до верхнего плиоцена. Допустить же распространение цветороек в северном полушарии именно в это время невероятно по многим очевидным причинам. Таким образом, этот род можно рассматривать как лесной вариант «фауны вельвичии»; к сожалению, его филогения еще не изучена, что препятствует более тщательному изучению его эволюции.

К древним лесным формам можно также отнести все роды рогачей Кавказа. Особенно характерны в этом отношении роды *Aesalus* F. и *Sinodendron* Hellw.

Род *Aesalus* представлен в северной Америке, Японии и Европе, насчитывает всего 7 видов. Его распространение напоминает распространение тиссов. На Кавказе известно два вида, один из них из Грузии; этот же вид найден в Армении в Севкарских лесах, вообще богатых западно-кавказскими эндемиками. Второй вид описан из Дагестана и, очевидно, обособился одновременно с *H. ciscaucasica*, о котором мы говорили выше. Что касается Талыша, то по неподтвержденным устным данным там водится один вид этого рода, ближе не определенный. В остальной части Европы известен лишь один широко распространенный вид, который, возможно, найдется в западном Предкавказье. Все виды этого рода связаны с густым лесом и развиваются в упавших стволах многочисленными колониями.

Род *Sinodendron* насчитывает всего три вида, из них один известен из Калифорнии, другой из Гиркании, а третий — из Европы и Сибири; этот вид обычен во всех лесах Армении. Все виды типично лесные и развиваются в древесине разных лиственных пород.

Было бы нетрудно проанализировать здесь еще большое количество родов, относимых нами к исходной лесной фауне Кавказа. Как для рода *Sinodendron* и цветороек, для многих из них характерно наличие гирканских эндемиков. Особенно многочисленны таковые среди дровосеков, может быть потому, что это семейство на Кавказе изучено много лучше, чем большинство других; среди дровосеков гирканские эндемики известны из родов *Parandra*, *Rhagium*, *Allosterna*, *Strangalia*, *Clytus*, *Plagi-notus*, *Paraclytus*, *Anaglyptus*, *Purpuricen*us.

Среди лесных эндемиков Кавказа встречаются виды, принадлежащие к разным миграциям. Большинство из них относится к родам нашей исходной лесной фауны и может рассматриваться как очень древние, что не исключает возможности дальнейшего преобразования того или иного из этих видов в более поздние периоды. Это же допущение можно принять для гирканских и восточномедиземноморских видов; что же касается немногочисленных иранских и туранских видов, то они, вероятно все, кавказского происхождения и расширили свой ареал в плиоцене или постплиоцене.

Сравнительно богато представленная группа крымско-кавказских эндемиков свидетельствует о бывшем общении лесных массивов Крыма и Кавказа. К сожалению, геологами еще не установлено время этого общения и, с другой стороны, трудно сейчас предсказать в каком направлении протекал обмен фауны: из Крыма на Кавказ или наоборот. Мы можем лишь отметить, что большинство видов этой группы связано с древостоем и, следовательно, могло распространиться без взаимопроникновения лесных ценозов. С другой стороны, отсутствие викариатов или местных рас можно рассматривать как указание на сравнительно недавнее, вероятно верхнеплиоценовое время этого общения.

Наша степная группа насчитывает формы в основном мало характерные для леса и проникнувшие сюда возможно из редколесья. *Sisijus haematodes* мы рассматриваем как выходца из европейского олигоценового леса, проникшего на Кавказ с Балкан. Древнесредиземноморские виды здесь, как и для ряда других биоценозов, вероятнее всего, являются мигрантами с запада и проникли на Кавказ не раньше тортона, как об этом свидетельствуют их родственные связи и тип распространения; бедность этой группы в фауне Армении (всего 5 видов) можно объяснить кратковременностью связей лесов Турана с Средиземноморьем, эти связи должны были проходить через Кавказ.

Средиземноморские виды представлены много богаче (19 видов) и также в основном западного происхождения. Половина видов этой группы принадлежит к фауне лесной подстилки, чем доказывается ее влаголюбивый характер; эти формы должны были проникнуть на Кавказ в условиях влажного климата. Западномедиземноморская группа представлена лишь двумя видами: *Leistus fulvus*, о котором мы говорили выше, и *Ptinus italicus*.

Для видов, обладающих обширными ареалами, трудно установить их точное место происхождения, поэтому их использование для зоогеографических целей представляет второстепенный интерес. Однако здесь можно сделать следующие замечания.

Согласно имеющимся палеогеографическим данным и учитывая закон зональности, о котором мы говорили выше, в верхнем миоцене после лесной миграции наступает засушливый период, длящийся до акчагыла. Если за это время в Армянской ССР леса могли сохраниться благодаря

изрезанности ее рельефа, их общение с соседними лесами вряд ли было возможно. Однако именно за это время, в связи с изреживанием древостоя, должна была обогатиться фауна травостоя, но прочие элементы лесной фауны могли лишь обедняться вплоть до акчагыла, когда на Кавказ начала проникать фауна северных лесов. Однако эта последняя миграция не могла отличаться особенной интенсивностью, так как все лесообразующие листовенные породы Закавказья эндемичны или общи у него с сопредельными странами и согласно палеоботаническим данным существовали на Кавказе до акчагыла. Следовательно, последняя лесная миграция на эдификаторах листовенного леса не отразилась вообще, а на составе древостоя отразилась лишь в малых размерах. Существенное влияние бореальных элементов здесь наблюдается только в высокогорном криволесье, но эта последняя формация в Армении представлена очень бедно. В этих условиях трудно допустить, что наша лесная фауна могла бы существенно измениться в акчагыле; еще труднее принять такое допущение для Талыша, который в это время должен был быть полностью изолирован от прочих кавказских лесных массивов обширными степями или пустынями; однако в Талыше встречается значительное количество лесных видов, общих ему и Европе, в том числе и таких, которые из других районов Закавказья неизвестны. Поэтому нам кажется вероятным предположение о существовании на Кавказе издавна большинства широко распространенных видов, особенно среди ксилофагов и мицетофагов, проявляющих удивительную морфологическую консервативность, о которой мы писали выше. Это предположение особенно вероятно для многих голарктических и широко распространенных видов. Однако североголарктические виды, а также европейско-сибирские проникли к нам, очевидно, именно с последней лесной миграцией.

Среди видов, обладающих особым распространением, интересно отметить *Thymalus aubei*, известного из Сибири и западного Закавказья. В наши леса этот вид должен был проникнуть недавно, очевидно с последней лесной миграцией. Однако уже тот факт, что во всей кавказской фауне можно найти не более двух-трех примеров такого типа расселения, свидетельствует об ограниченном значении соответствующей миграционной волны. Своеобразен ареал скрытнохоботника *Scutorrhynchus caucasicus*, известного из Алжира, Европейской части СССР, Средней Азии и с Кавказа. Можно допустить, что этот вид возник на востоке, а в Алжир проник в миоцене с миграцией сарматского времени. Два вида, общие Кавказу и Дальнему Востоку, в Армению должны были проникнуть с севера, вероятно в плиоцене. Один вид, общий Кавказу и Индии, свидетельствует о существовании континентальной связи между этими странами ограниченного значения; наконец, по несколько устаревшим данным, *Bembidion tetrasemum* заселяет Сумерийскую провинцию (в понимании Семенова-Тян-Шанского) от Кавказа до Египта. Это—един-

ственный лесной вид, обладающий таким типом расселения, если он на самом деле заселяет этот ареал.

В конечном счете, проведенный нами анализ лесной фауны Армянской ССР позволяет выявить древнее ядро, сохранившееся на месте издавна, очевидно с палеогена, и более молодые наслоения, к которым мы еще вернемся в дальнейшем. Этот анализ всецело подтверждает общепринятое мнение о лесном характере исходных ценозов Армении, как, впрочем, и Кавказа в целом. Но, кроме лесных, здесь должны были также существовать приречные ценозы и сазы, насчет которых имеются некоторые, хотя и скромные палеоботанические данные.

В противовес лесу эти ценозы могли заселяться не последующими миграциями, а постепенно, так как проникновение пришельцев из соседних стран допустимо при разнообразных климатических условиях. Однако видовой состав этой фауны позволяет наметить несколько группировок, которым возможно приписать определенный возраст. С другой стороны, хотя мы и не знаем, какие именно условия среды благоприятны для расселения этой фауны, есть причины считать таковыми существование обширных литоралей, объединявших берега северного Средиземноморья. Это предположение подтверждается составом этой фауны: так, араратская и восточносредиземноморская группы здесь представлены бедно (всего 22 вида), средиземноморская—богаче (28 видов); довольно значительно здесь также количество западносредиземноморских видов, большая дизъюнкция ареалов которых свидетельствует об их сравнительно древнем расселении. Характерна также бедность западно- и восточнокавказскими видами, что указывает на ограниченное общение бассейна Аракса с другими бассейнами Закавказья.

Наряду с формами средиземноморского происхождения, достаточно богато представлен азиатский элемент, в основном связанный с тугаями, в котором преобладают туранские виды. Эта фауна в Армению проникла, несомненно, лишь в киммерии, как мы это уточним в нижеследующем.

Богатый местный эндемизм свидетельствует о мощном развитии в прошлом прибрежных ценозов и саз, о чем имеются и некоторые палеоботанические данные. Большинство эндемиков средиземноморского происхождения; особенно характерны здесь такие виды, как *Balaninus excellens*, близкий к западно-средиземноморскому *B. ochreatus* Fahr.; *Lixus farinifer*, с трудом отличимый от *L. cylindricus* L. (этот последний встречается в Средиземноморье и в Средней Азии); *Gymnetron getmani*, близкий к средиземноморским формам этого рода; *Anomala abchasica*, близко родственная европейскому *A. dubia* Scop.; *Stenalia araxicola*, принадлежащий к типично средиземноморскому роду; *Airaphilus depressus*, викариат европейского *A. nasutus* Chevrr.

Однако некоторые виды явно туранского происхождения. Так, хрущ Малюженко принадлежит к туранскому роду *Cyphopoxia*. *Arthro-*

stenus ignoratus, *Memptorrhynchus ripicola*, *Sphenoptera hispidula*, очевидно, выходцы с востока.

Род *Geodromicus* Redt. интересен тем, что, будучи распространен по Европе примерно так же, как родственный род *Lesteva*, часто встречающийся с ним вместе, он представлен на востоке, особенно на Кавказе, гораздо богаче, чем на западе, тогда как для рода *Lesteva* имеет место обратное соотношение видов; при этом большинство его кавказских представителей эндемично. Поэтому мы приписываем ему восточное происхождение, хотя его проникновение на Кавказ датировать трудно.

В Армении обнаружены два эндемичных вида рода *Pronotaea* Eg., в основном представленного в тропиках и в остальной части Европы, насчитывающего лишь один бореальный вид. Наши виды принадлежат очевидно, к очень древним, может быть даже меловым реликтам (в это время в Армении уже существовали тростниковые болота). К древним формам можно также причислить виды нашей 20-й группы, обладающие все более или менее разорванными ареалами. Особенно достопримечателен ареал *Bembidion piloticum*, охватывающий Закавказье, Египет и тропическую Азию до островов Филиппин и Японии включительно. Прибавим, что в Армении этот вид встречается в верховьях рек, выше 2000 м над уровнем моря, что является несколько неожиданным биотопом для тропического вида. Другая приречная жужелица, *Chlaenius coeruleus*, распространена от Кавказа до Кашмира. Ареалы обоих этих видов можно сравнить с ареалами некоторых лесных видов, которые также заходят в тропическую Азию.

В фауне саз и приречных ценозов имеется немало видов, широко распространенных в Европе или в Палеарктике, а также 8 голарктических. Как и для лесной фауны, мы склонны считать большинство этих видов древними, согласно соображениям, изложенным в предыдущей главе.

В заключение мы можем допустить, что фауна саз и приречных ценозов Армянской ССР начала формироваться, очевидно, одновременно с лесной фауной, однако исходная фауна была, вероятно, довольно бедна. Основная масса наших современных форм проникла к нам в тороне из Средиземноморья, следуя вдоль литоралей. В дальнейшем эта фауна продолжала обогащаться, в основном за счет туранских видов.

II. ОТ САРМАТА ДО ПОНТА

В Европе сармат знаменуется появлением гиппарионовой фауны, которая быстро распространяется по всей умеренной части Палеарктики, свидетельствуя о существенном изменении ландшафтных зон и о широком распространении травянистых формаций, с отступлением на юг тропического леса. В это время в средней Европе, в особенности в долине

Дуная, образуются мощные накопления соли, солеотложения имеют место также в долине Аракса. По мнению А. Н. Криштофовича (1954), на юге Европейской части СССР с эоцена царствует сухой климат, соответственно здесь господствуют степные или «пастеппные» ландшафты. Разрастание степной растительности наблюдается и в Закавказье; по данным П. А. Мчедлишвили (1953), в восточной Грузии в нижнем сармате преобладающим ландшафтом является лиственный лес со слабой примесью хвойных; в среднем сармате появляются первые степные элементы, при этом ореховые исчезают; в верхнем сармате леса, как лиственные, так и хвойные, отступают, преобладающим ландшафтом становится степь, растительный покров которой в значительной степени состоит из маревых. Таким образом, мы можем с достаточной долей достоверности приписать сармату начало ксерофитизации лесной растительности как в Грузии, так и в Закавказье в целом.

Что касается рельефа Кавказа, то он был нерезким, и горные цепи, хотя и существовали, но были много ниже современных; только Сурамский хребет достигал значительной высоты, возможно даже выше современной, и резко отмежевывал западную Грузию от остальной части Закавказья (Мчедлишвили, 1951).

Согласно имеющимся палеогеографическим данным в сармате Большой Кавказ окончательно объединяется с Малым, который до этого времени был от него отделен морским проливом, правда часто сильно мелевшим. Долины Аракса и Куры остаются еще под морем, которое в среднем миоцене даже достигало озера Севан. С запада, севера и с востока Кавказ широко изолирован морем от соседних стран, но в понте из моря выступает Ставропольское плато, соединявшееся сушей с Главным хребтом.

В понте многими учеными предполагается прохождение холодной волны, которая, согласно некоторым предположениям, могла привести к появлению ледникового периода, однако эта последняя гипотеза обоснована совершенно недостаточно; что же касается похолодания климата, то оно допускается главным образом вследствие нахождения нескольких растительных остатков более холодолюбивого типа, чем найденные в нижележащих слоях, факт, который можно объяснить и независимо от климатических колебаний, например с учетом зональности. Прибавим, что никакого похолодания в понте не отмечается ни в соседних странах Европы, ни в Средней Азии, а местное похолодание Кавказа трудно объяснимо.

Как бы то ни было, основным характерным моментом в истории биоты Кавказа от сармата до понта следует считать прогрессивную аридизацию климата при отсутствии всяких территориальных связей с соседними странами, за исключением Малой Азии. Соответственно преобразование биоты здесь должно было происходить за счет изменения местных лесных форм, так как в Малой Азии ксерофитизация должна

была протекать медленнее, отчасти благодаря умеряющему влиянию Тетиса, а отчасти в силу ее более южного расположения в сравнении с Кавказом.

Можно прибавить, что сарматское море было замкнутым, так что в сармате Кавказ мог общаться с Балканами, а Мэотический бассейн был связан с Тетисом; следовательно, в это время Кавказ был изолирован от Европы (по В. П. Колесникову, 1940). В понте связь Малой Азии и Балкан снова восстанавливается; с этого момента должно было начаться проникновение степной (или «прастепной») фауны Европы в Малую Азию и оттуда на Кавказ; однако здесь могли существовать и лесные массивы, препятствующие этому проникновению; во всяком случае эта степная миграция, если она состоялась, не оставила сейчас ощутимых следов. Более этого, все известные древние остатки гиппарионовой фауны найдены, наоборот, в восточном Закавказье. Поэтому можно считать, что основным ландшафтом в центральном Закавказье и в Армении за изучаемый отрезок времени должно было быть редколесье. В этот период также должны были появиться элементы фриганы и пустыни, однако, для удобства изложения, мы рассмотрим эти элементы в следующем разделе.

В этой главе мы ограничимся анализом фауны редколесья, но, прежде всего, нам следует рассмотреть эволюцию лесной фауны на протяжении верхнего миоцена.

За это время леса Армении, как и Закавказья в целом, сокращают свои ареалы и подвергаются частичной ксерофитизации. При этом их полог должен был изредиться, полнота насаждений уменьшиться, так что этим самым создавалась возможность образования в лесу травяного яруса, который до этого времени должен был там отсутствовать, как это наблюдается сейчас в тропических лесах. Соответственно, естественно искать именно в это время начало формирования фауны лесного травостоя. В этой фауне можно различать три элемента: первый состоит из форм, развивающихся в почве за счет мелких корней и в имагинальной фазе охотно питающихся листьями и побегами древесной растительности. Этот элемент можно считать исходно лесным и обособившимся на лесных опушках; но его проникновение на Кавказ гетерохронно. К родам исходно кавказской фауны можно причислить роды *Hoplia*: о котором мы говорили выше, *Trichius*, *Urometopus*, *Nastus*, *Plinthus*, *Aomus*, *Hyllobius*, *Athous* и некоторые другие. К более молодым пришельцам на Кавказ—отнести скосарей, происхождение которых мы проанализируем ниже и, возможно, роды *Phyllobius* и *Polydrosus*.

Ко второму элементу мы относим формы, развивающиеся в наземных частях травянистых растений, которые все более или менее приурочены к определенным видам хозяев. В лесу эти формы заселяют преимущественно виды семейств губоцветных, бурачниковых, сложноцветных,

крестоцветных и некоторые другие. Эти формы могли проникать в кавказские леса с сармата до четвертичного времени.

Третий элемент составляют навозники, фаунистический спектр которых свидетельствует о их большой молодости в Закавказье. В самом деле, все виды этого элемента, кроме одного местного и одного панкавказского эндемиков, более или менее широко распространены в Европе при полном отсутствии средиземноморских или переднеазиатских форм. Прибавим, что оба вида, свойственные Закавказью, систематически очень близки к европейской фауне. Такой спектр мы можем объяснить только допущением недавнего проникновения этого элемента на Кавказ.

Как пример характерного рода первого из наших элементов мы здесь рассмотрим род *Urometopus* Form. Этот род насчитывает 11 видов, из которых один известен с Балкан, 9 с Кавказа и юга европейской части СССР, а один из Астрабада (Иран); этот последний вид также указан с Эльбруса, но это, очевидно, опечатка (вместо Эльбурса). На Кавказе виды этого рода распределены более или менее цельной цепью от побережья Черного моря до Талыша; в Армении пока найдено два вида, встречающихся иногда вместе. Все виды живут в подстилке густых лесов. Этот род можно приписать исходной лесной фауне Кавказа и допустить его проникновение на Балканы в сармате.

Как пример рода второго из наших элементов можно привести скрытнохоботников (род *Scutotrichus* Germ.). Этот род насчитывает более 500 видов, из которых около 400 палеарктических; остальные виды свойственны Неарктике, Аргентине, южной Африке и Индии. Такое распространение, напоминающее биполярное, свидетельствует о большой (меловой) древности этого рода. На Кавказе известно 114 видов этого рода, число далекое от предельного, из них 25 видов эндемичных; ни один вид не эндемичен для Талыша.

Скрытнохоботники редко встречаются на больших высотах, в нашей альпийской зоне очень редки. Наиболее обычны они в лесу, редколесье и степи, встречаются и в полупустыне, но не развиваются ни на одном из характерных пустынных растений. Вопреки некоторым литературным данным, до сих пор не известно ни одного скрытнохоботника, развивающегося на древесной растительности. Большинство видов связано с двудольными из семейств губоцветных, бурачниковых, крестоцветных, сложноцветных, маковых и некоторых других. Несколько видов встречаются на однодольных (луках).

Основная масса видов сконцентрирована в зоне листопадных лесов и степей Палеарктики, в Неарктике скрытнохоботников немного. В Средиземноморье они нередки и насчитывают ряд эндемичных форм, но встречаются преимущественно в горных районах; в средиземноморских биоценозах, как маквис, гаррига или шибляк редки и нехарактерны. Ископаемые формы неизвестны. Совокупность приведенных факторов не позволяет отнести этот род к древней средиземноморской фауне;

наиболее вероятной нам представляется следующий ход его развития: в силу неблагоприятных условий среды в палеогене скрытнохоботники были вытеснены в зону лесов умеренного климата обоих полушарий; в Палеарктике они должны были сохраниться на Ангарском материке, откуда, в верхнем олигоцене, начали распространяться в Европу вместе со своими кормовыми растениями. Здесь должен был образоваться мощный очаг видообразования этого рода, который должен был развиваться в связи с эволюцией двудольных вплоть до голоцена, так как многие виды чрезвычайно близки и могут рассматриваться как очень молодые. На Кавказ и в Армению этот род должен был проникнуть в сармате, но многие виды мигрировали сюда много позднее.

По типу своего расселения скрытнохоботники сильно напоминают земляных блошек (триба *Halticini*). Мы не будем здесь подробно останавливаться на этой трибе, но ограничимся некоторыми общими замечаниями. Многие роды блошек известны из умеренной зоны обоих полушарий, но не обнаружены в тропиках. Такой ареал характерен для родов *Degeoprepis*, *Ochrosis*, *Chalcoides*, *Hippuriphila*, *Mantura*, *Argopus*. Многие роды распространены почти всемирно, но в тропических странах, как правило, представлены бедно. Из узкораспространенных родов на Кавказе мы можем назвать лишь род *Orestia* Germ., представленный в Грузии (один вид) и в Средиземноморье; этот род типично лесной и на Кавказ должен был проникнуть в сармате.

Как и скрытнохоботники, почти все блошки связаны с лесом, редколесьем или степью, но несколько видов развивается на древесных растениях, в том числе и на ивовых. Очень немногие виды альпийцы. В целом, для европейских представителей этой трибы характерны те же типы распространения и местообитания, как и для скрытнохоботников, и генезис обеих этих групп мы считаем сходным. Но род *Orestia* можно причислить к древней средиземноморской фауне, так же как и монотипический европейский род *Mniophila*. Прибавим также, что многие из наших родов блошек представлены в Австралии и что 4 вида рода *Haltica* (*sensu lato*?) описано из янтаря, а три из третичных отложений.

В лесу встречается несколько представителей родов *Agapanthia* Scop. и *Phytoecia* Muls., большинство видов которых свойственно редколесью, а некоторые виды связаны с фриганой и даже с полупустыней. Виды этих родов развиваются в стеблях, реже в корнях разных травянистых растений, преимущественно из семейств зонтичных, сложноцветных и бурачниковых, реже крестоцветных, губоцветных и др. Виды обоих родов часто встречаются вместе, иногда на одном и том же кормовом растении. Ни один вид не характерен ни для высоких гор, ни для пустыни или прибрежных ценозов.

Палеарктический род *Agapanthia* насчитывает 45 видов, из которых большинство свойственно восточному Средиземноморью; на Кавказе известно 14, в Армении 12 видов.

По Плавильщикову (1948), род *Phytoecia* насчитывает 102 вида, из них 4 представлены в эфиопской фауне, 98 в палеарктической, в том числе 10 палеаркхорктических. Большинство видов свойственно восточному Средиземноморью, на Кавказе известно 32 вида, в Армении—27 видов.

В ареалах этих двух родов заметна явная аналогия, но второй из них распространен несколько шире первого; основным очагом видообразования для обоих родов были Малая Азия и Кавказ, но обилие видового состава этих родов в Малой Азии следует объяснить миграцией многих форм из Закавказья. Место происхождения этих родов установить трудно, но время образования большинства видов редколесья естественно искать в верхнем миоцене; более сухолюбивые формы, развивающиеся в корнях, образовались, вероятно, позднее, в плиоцене, таковы, например, *P. armeniaca* и *P. vittipennis*.

Что касается зоогеографических групп, то мы ограничимся здесь следующими замечаниями.

Из пяти местных эндемиков травостоя (вместе с навозниками) один принадлежит к роду скосарей, два к долгоносикам *Brachyderinae*, один к блошкам и один к навозникам. Все эти виды, кроме *P. zangezurgicus*, эгейского происхождения и явно молодые. Гирканская группа, насчитывающая три вида, носит, наоборот, отпечаток значительной (нижнетретичной) древности. Крымско-кавказская группа представлена лишь одним видом, в биоценотической принадлежности которого мы не совсем уверены, так как сами его не находили. Этот вид должен был проникнуть на Кавказ с севера. Средиземноморский и эгейдо-туранский элементы здесь очень бедны, а европейская группа богата (34 вида), европейско-сибирская насчитывает 23 вида. В целом, характер этого спектра проявляет гораздо большую молодость этой фауны, чем предыдущих; можно также отметить, что в Средиземноморье фауна лесного травостоя развита бедно, а в Средней Европе и на Кавказе—богато.

Мы теперь перейдем к рассмотрению фауны наших редколесий; эта фауна с интересующей нас здесь точки зрения значительно напоминает фауну лесного травостоя, хотя никакой последовательности миграций здесь проследить не удастся. Однако и тут можно выделить ряд элементов, генетически гетерохронных.

К первому из этих элементов мы отнесем сравнительно гигрофильные виды, которые и сейчас встречаются в лесах или представлены там близкими формами. Сюда можно отнести роды: *Trechus*, *Duvalus*, *Dromius*, *Homalium*, *Phyllodrepa*, *Stenus*, *Quedius*, *Philonthus*, *Tachinus*, *Zyras*, *Claviger*, *Drilus*, *Haplocnemus*, *Dasytes*, *Throscus*, *Priobium*, *Ochina*, *Ptinus*, *Pentaphyllus*, *Mordella*, *Mordellistena*, *Rhinosimus*, *Prionychus*, *Triplax*, *Aulonium*, всех *Coccinellidae*, *Scolytus*, *Carphoborus*, всех двовосеков, кроме родов *Hesperophanes*, *Trichoferus*, *Cerambyx*, *Dorcadion*, *Stenidea*, *Anaesthetis*, *Agapanthia*, и трибы *Phytoeciini*, роды *Haltica*, *Phyllobius*, *Magdalis*, *Rhamphus*, *Nanophyes*, *Otiorrhynchus*, *Polydrosus*,

Phyllobius. Многие из этих родов нам уже знакомы; большинство можно отнести к исходной лесной фауне Кавказа, другие проникли сюда позднее (в конце плиоцена).

Ко второму элементу мы отнесем роды, которые следует рассматривать как выходцы из субтропических лесов или саванн Средиземноморья, причем эти роды не характерны для современных листопадных лесов ни Кавказа, ни Европы. Сюда мы относим златок, кроме родов *Perotis* и *Carpodis*, всех трубковертов, роды *Calosoma*, *Lebia*, *Cetonia*, *Potosia*, *Oxythyrea*, *Denops*, *Clerus*, *Attagenus*, *Dermestes*, *Orphilus*, *Zonitis*, *Nemognatha*, *Evaniocera*, *Macrosiagon*, *Lytta*, *Anoncodes*, *Isomira*, *Psoa*, *Cybocephalus*, *Sinoxylon*, *Stenidea*, *Hesperophanes*, *Trichoferus*, *Brachycerus*, *Gasterocercus*, *Anthonomus*, *Coeliodes* etc.

Сюда же следует отнести роды, которым можно приписать исходно лесное происхождение, но которые издавна ксерофилизировались и могут рассматриваться как представители древней, вероятно палеогеновой, фауны редколесья. К таковым можно причислить роды *Adoretus*, *Trichodes*, *Malachius*, *Dasytiscus*, *Mylabris*, *Cardiophorus*, *Baris*.

Все эти роды широко распространены в тропических странах. К этому же элементу мы отнесем голарктические роды *Amphicoma*, *Scobicia*, *Cryptocerphalus*, *Pachybrachys*.

Эти два последних рода интересны тем, что первый из них богато представлен в Палеарктике, а бедно—в Неарктике, тогда как для второго наблюдается обратное явление. Можно допустить, что расселение этих родов протекало одновременно с таковым гиппарионовой фауны, но в противоположных направлениях. К этому же элементу мы относим ряд родов, эндемичных или характерных для древней средиземноморской фауны, как-то: *Amphimallon*, *Rhizotrogus*, *Carpodis*, *Stenalia*, *Lydus*, *Oenas*, *Cerambyx*, *Agarantia*, *Phytoecia*, а также роды, свойственные восточному Средиземноморью: *Neogonus*, *Hedyphanes*, *Coptosia*, *Hartomerus*.

Распространение видов родов *Amphimallon* и *Rhizotrogus* своеобразно, хотя ареалы обоих этих родов почти тождественны, первый из них гораздо богаче представлен в восточной, а второй—в западной части их ареалов.

Третий элемент охватывает фауну травостоя, состав которой мало отличается от состава второго элемента нашего лесного травостоя; оба этих элемента образовались, очевидно, одновременно и за счет родственных форм; они насчитывают также немало общих видов.

Наконец, в четвертый элемент мы выделяем формы, проникнувшие в редколесье из более сухих биотопов; этот элемент мало характерен для редколесья и здесь он—сравнительно молодой пришелец; мы его рассмотрим в следующем разделе.

Из перечисленных нами родов мы остановимся на следующих.

Род *Carpodis* Eschsch. насчитывает 15 видов, распространенных от

Испании до Гималаев. Виды развиваются в комле стволов и в корнях деревьев, кустарников, изредка и травянистых растений, связаны с розоцветными, фиесташиками, ивовыми (один вид) и *Polygonaceae*.

Несколько видов описано из миоценовых отложений средней Европы в зоне предположительных саванн («прасаванн»). Эти находения позволяют искать родину этого рода в средней Европе, но анализ ареалов современных видов приводит к иному заключению. В Западной Европе, а также в северной Африке, встречается сейчас лишь два вида этого рода, широко распространенных по всему Средиземноморью и на Кавказе; большинство же видов встречается в Средней Азии и в северной Индии; здесь известны как типично пустынные виды (например *C. excisa*, развивающаяся на джугуне), так и формы редколесья. Поэтому правильно искать родину этого рода где-то около Гималаев в зоне нижнетретичных саванн; в Европу этот род должен был проникнуть в верхнем олигоцене, отсюда через Малую Азию он мог распространиться до Кавказа; однако формы пустыни и фриганы пришли к нам, очевидно, позднее и прямо с востока.

Род *Cerambyx* L. насчитывает 10 видов, свойственных Средиземноморью. Этот род близок ко многим тропическим формам, связанным преимущественно с саваннами, но наличие одного гирканского эндемика *C. multiplicatus* Motsch., свидетельствует о его древнем появлении на Кавказе, а следовательно, и в Эгеиде, где он, возможно, и возник; прибавим, что сейчас известны как западно-, так и восточно-средиземноморские эндемики этого рода, но большинство видов свойственно восточной части родового ареала.

Род *Clerus* F. состоит из 11 видов, распространенных в Европе, Африке и в тропической Азии. Из шести палеарктических видов один встречается в лесах средней Европы и Кавказа, но в Армении не найден; другой вид, *C. mutillaroides*, известен из Алжира (по Пейеримхоффу) и Закавказья, где обнаружен около Ареша (северный Азербайджан), в Ордубадском, Мегринском районах, а также на юге Кафанского района. Распространение этого вида, очевидно, связано с сарматской миграцией, о которой мы уже говорили. Поскольку ни один вид этого рода не найден в Талыше, мы допускаем, что *P. mutillaroides* проник на Кавказ в верхнем миоцене по литорали; прибавим, что этот вид очень близок к средневропейскому, но, очевидно, более молодой, так как более ксерофилизован.

Из четырех красотелов, встречающихся в Армении, двое принадлежат к фауне редколесья; Жаннель их рассматривает как самых примитивных из всех палеарктических красотелов и считает, что этим видам можно приписать большое количество ископаемых остатков надкрылий, известных из третичного периода Европы. Оба вида распространены по зоне листопадных лесов Европы, *C. sycophanta* L. известен также из Средней Азии. *C. inquisitor* образует в Закавказье подвид, которого пробовали возвести в самостоятельный вид на основании недостаточно устойчи-

вых признаков. Можно допустить, что эти виды образовались в редколесьях палеогена Европы. Голарктический род *Calosoma* Web. насчитывает сейчас шесть видов, из них пять палеарктических.

Род *Neogonus* Hampre включает пять видов, из них три известны из Греции и два из восточного Закавказья. Эти последние являются викариатами и заселяют—один долину Куры, а другой долину Аракса. Первый из этих видов, *N. fausti*, найден нами в можжевелевом редколесье, второй, *N. hampei*, постоянно встречается на колючих кустарниках фриганы (трагантах, рогатом эспарцете), на которых, очевидно, развивается. Хотя этот род и не приводится из Малой Азии, он бесспорно эгейского происхождения; учитывая, что все родственные ему роды принадлежат к лесной фауне, естественно видеть в нем выходца из леса, но, несомненно очень древнего, так как он в морфологическом отношении значительно отличается от ближайших родов. На Кавказ этот род должен был проникнуть не позже миоцена, но претерпел в дальнейшем дополнительную ксерофилизацию.

Род *Stenalia* Muls. до последнего времени считался типично средиземноморским; однако недавно описано несколько видов этого рода из центральной Африки; возможно, что эти виды—средиземноморские мигранты, проникшие на юг во время ледниковых периодов. В Средиземноморье известно восемь видов этого рода; один из них довольно широко распространен в средней Европе, другой достиг долины Аракса (Зангезура), один вид эндемичен для Армении и связан с пустынной зоной. Большинство видов свойственно литоралиям. Можно полагать, что на Кавказ этот род проник в верхнем миоцене по литоралиям и здесь в дальнейшем частично ксерофилизировался. Род *Hedyrhanes* Fisch. насчитывает 20 видов, распространенных в Передней и Средней Азии, на Кавказе и на острове Крит. Из 10 видов, встречающихся на Кавказе, пять обнаружены также в Средней Азии. Этот род считается обитателем пустынь, но действительный биотоп многих видов не установлен. Из пяти видов, встречающихся в Армении, два типично пустынных, третий придерживается более мезофильных стаций, два вида нами найдены в редколесье, причем один из них (*H. quadraticollis*) один раз даже в густом лесу (в долине Цава). Таким образом, можно задать себе вопрос, каков был исходный биотоп этого рода. К сожалению, его систематический анализ не позволяет ответить на этот вопрос. Однако, учитывая общее направление изменений условий среды, его можно считать выходцем из редколесья или саванн, и его проникновение в Среднюю Азию должно было произойти в плиоцене из Закавказья.

Род *Anaesthetis* Muls. насчитывает всего четыре вида, из которых один широко распространен по Европе, Кавказу и в западной Азии, остальные виды свойственны азиатской части СССР. Этот род принадлежит к трибе *Apodasyini*, большинство форм которой тропическое, и, очевидно, выходец из западной Палеарктики; на Кавказ он проник

вероятно, лишь в плиоцене, с севера или с востока. Можно отметить, что в Армении этот вид иногда встречается в полупустыне, где его образ жизни неизвестен. Этот род можно рассматривать как редкий пример восточного элемента в фауне нашего редколесья; другим и, пожалуй, еще более четким примером можно считать род *Adoretus*.

Род *Adoretus* Lap. насчитывает около 250 видов, громадное большинство которых связано с тропиками и субтропиками Старого Света. В Палеарктике известно 17 видов, из них два найдены на Кавказе. Один из них эндемичен для восточного Закавказья и широко распространен в долине Аракса в зоне садов. Другой вид туранский, встречается в долине Куры. Может быть, исходным биотопом этих видов следует считать тугай, так как в типичном редколесье они до сих пор не найдены.

Род *Baris* Germ. распространен всеевропейно и, следовательно, очень древний. Он насчитывает около 600 описанных видов, из которых около 150 приходится на Палеарктику. На Кавказе найден 41 вид, из них 16 эндемиков; в Армянской ССР—34 вида, в том числе 8 местных эндемиков. Все европейские виды связаны с травянистыми двудольными, в стеблях или корнях которых они развиваются,—главным образом с маревыми, бурачниковыми, губоцветными, крестоцветными, реже с гвоздичными, сложноцветными и другими. В лесах этот род не представлен вовсе, а в болотах—лишь одним европейским видом, в Армении не встречающимся и живущим на *Pulicaria* (*Baris analis* Ol.); правда, болотам свойствен родственный род *Limnobaris* Bed. Происхождение этого рода следует, очевидно, искать в редколесье, так как в Палеарктике известны виды, развивающиеся на типичных элементах редколесья: клене и туге, или в саваннах. В Европу и на Кавказ этот род проник, вероятно, в миоцене и здесь в дальнейшем претерпел дополнительную ксерофилизацию.

Род *Blattivorus* Chob. представлен на Кавказе одним единственным видом, *B. margaritae*, найденным на Арагаце в одном экземпляре у нижней опушки редколесья (этот экземпляр пойман на террасе жилого дома). Остальные два вида этого рода свойственны Мадагаскару и Португалии; виды развиваются паразитически в теле таракановых и могут рассматриваться как древние представители фауны саванн.

Род *Evaniosera* Guér. насчитывает 14 видов, распространенных в Средиземноморье (один вид), Средней Азии, Новой Гвинее, Австралии и южной Африке. В Палеарктике 4, на Кавказе один средиземноморский вид. Хотя экология этих видов не изучена, они развиваются несомненно паразитически за счет других насекомых. Этот род также можно рассматривать как древний реликт фауны саванн. К этой же фауне можно причислить роды *Oenas* Latr. и *Lydus* Latr., оба расселенные по Средиземноморью и югу Европейской части СССР, а также на Кавказе; виды развиваются паразитически за счет разных ос, встречаются в степи или в редколесье, изредка и в пустыне. Всего известно 60 видов, из них 18

найден на Кавказе. Следует полагать, что эти роды обособились в зоне саванн средней Европы и на Кавказ проникли в миоцене.

Мы здесь приостановим наш родовой анализ, так как пересмотрели все наиболее характерные примеры родовых ареалов фауны нашего редколесья; остается просмотреть состав наших зоогеографических групп. При этом нам надлежит выяснить, выявляет ли анализ этих групп элементы туранского или иранского происхождения и какова значимость этих элементов.

Из 34 эндемичных видов редколесий Армении почти все виды—средиземноморского или переднеазиатского происхождения и обособились, вероятно, в миоцене. Ни один из них не может считаться выходцем из Ирана или Турана. Однако родственные связи *Amphimallon medvedevi* и *Dasytiscus aeneolus* неясны. К молодым (плиоценовым) мигрантам с севера мы относим виды родов *Anisopila*, *Dorcadion*, *Otiorrhynchus*, которые рассмотрим в дальнейшем. Прочие виды наших кавказских групп (№№ 1—5) либо средиземноморского, либо малоазиатского происхождения, за исключением двух видов из родов *Adoretus* и *Tanypoctus*, которые оба на Кавказ проникли с востока, но нехарактерны для редколесья.

Ирано-закавказская группа состоит из 10 видов, из которых *T. anthaxioides* принадлежит к роду *Tropeopeltis*, богато представленному в Африке и бедно—в Палеарктике (10 видов); можно считать, что этот вид на Кавказ проник с юга. *A. pubescens*—единственный кавказский представитель рода *Aopus*, насчитывающего 7 видов, в том числе 6 переднеазиатских (Сирия, Аравия, Иран). В Армению этот вид также должен был проникнуть с юга, вероятно в плейстоцене, о чем свидетельствует его узкий ареал (долина Арпы, НахАССР). *Saprinus genitalis* не характерен для редколесья, он, вероятно, степного происхождения и проник в Армению с севера. Остальные виды явно тяготеют к средиземноморской фауне. Образование араратской группы (17 видов) мы приписываем акчагылу и рассмотрим ниже. Видовой состав явно тяготеет к восточносредиземноморской фауне, как и состав следующей группы. Древнесредиземноморские виды (10 видов) все широко распространены по Средиземноморью и в Среднюю Азию пришли, очевидно, с запада.

Наиболее интересно для нас происхождение эгеидо-туранской группы, состоящей из 20 видов, поэтому мы ее рассмотрим более внимательно. Не характерны для редколесья в Армении довольно редкие виды *Sharpia soluta*, *Larinus lederi* и *Lachnaeus horridus*. Последний из этих видов имеет викариат в западном Средиземноморье, поэтому естественно видеть в нем исходно восточносредиземноморский элемент. Остальные 17 видов эгеидо-туранской группы—типичные обитатели редколесья. Из них *Anthaxia intermedia* можно рассматривать как промежуточную форму между *A. manca* и *A. aurulenta* F.; поскольку ни один из этих видов в Средней Азии не обнаружен, естественно искать место образования

A. intermedia в западной части его ареала, следовательно на Кавказе, где он местами обилен. *Anthaxia holoptera* также, вероятно, кавказского происхождения, хотя здесь пока известен лишь из Армении, так как его ближайший родственник *A. hircana* Kirsch—гирканский вид. *Lebia holoptera* можно считать викариатом европейского *L. humeralis* Dej.; его родину естественно искать на Кавказе. *Oxythyrea albopicta* распространен в восточной Турции, Закавказье, на Ставропольском плато и, изолированно, в Средней Азии, его логичнее всего считать исходно кавказским видом. *Lydus halbhuberi*—реликт саванной фауны, его родина, вероятнее всего, южноевропейская, так как здесь этот род представлен богато, тогда как в Средней Азии—бедно. Родину остальных видов этой группы с уверенностью определить трудно, но ни один из них не может считаться характерным представителем туранской фауны.

Степная группа состоит из 71 вида, из которых многие известны из Средней Азии. По вопросу происхождения этих видов мы можем отметить следующее: *Anthaxia bicolor*—викариат западосредиземноморского *A. dimidiata* Thnb. Родину этого вида следует искать в западной части его ареала, т. е. в Закавказье. *Anthaxia discicollis* распространен от восточного Средиземноморья до Средней Азии и развивается на арче, как это было установлено нами лично. Из остальных видов, найденных в Армении на арче, один вид панкавказский, один средиземноморский, один эгеидо-туранский, один степной и один европейский. Все эти виды, кроме одного малохарактерного короеда, тяготеют к средиземноморской фауне, поэтому логично считать, что на Кавказ арча пришла с запада или северо-запада. Однако, в противовес фауне лиственных пород редколесья Армении, фауна арчи насчитывает здесь лишь один эндемичный кавказский вид (*Anthaxia caucasica*), который при этом развивается иногда и на розоцветных. Поэтому нам представляется вероятным, что на Кавказ арча проникла много позже основных элементов редколесья, возможно в акчагыле, тем более, что третичных ископаемых остатков арчи на Кавказе не обнаружено. *Anthaxia passerinii* на запад достигает Италии, откуда она и описана. Генетически этот вид, как и предыдущий, тяготеет к средиземноморской фауне. *Perotis lugubris* в Армении представлен подвидом *longicollis*, свойственным восточному Закавказью и Средней Азии и викарирующим с европейским подвидом, на восток достигающим Грузии, и с одним переднеазиатским подвидом; родиной этого вида следует считать центр перекреста ареалов этих подвидов, т. е. Балканы или Переднюю Азию. *Scolytus orientalis* распространен от Балкан до Средней Азии и представляет собой викариат европейского *S. multistriatus* Marsh., на Кавказ должен был проникнуть с запада. *Melibaeus reitteri*, образующий на Кавказе особый подвид, развивается на полыни *Artemisia absinthium*, очевидно степного происхождения, на Кавказ должен был проникнуть с севера, как и большинство прочих

видов этой группы. Во всяком случае, ни один из этих видов не может рассматриваться как типичный представитель туранской фауны.

Что касается прочих групп, то мы их здесь не будем подвергать анализу; заметим только, что эти группы особенно богато представлены в фауне светлых лесов, которую следует считать более молодой, чем фауну аридного редколесья. В частности, европейско-сибирская группа в Армении проникла не раньше акчагыла. Характерно, что из 22 видов этой группы 21 связан со светлыми лесами и лишь один—с аридным редколесьем, причем этот вид—*Scutorrhynchus faeculentus*, степной и для редколесья не характерен.

В заключение следует отметить, что проведенный нами анализ от-лично увязывается с палеогеографическими данными и показывает, что туранский элемент не принимал участия в формировании фауны наших редколесий; этим самым подтверждается миоценовый возраст этой фауны, по крайней мере для аридного редколесья, так как в дальнейшем туранские формы свободно проникали в Закавказье, как мы это изложим ниже. Но тогда сухость климата должна была быть уже настолько значительной, что редколесья уже не образовали сомкнутых массивов и должны были быть раздроблены широкими лентами пустынь. После же похолодания климата, в верхнем плиоцене, фауна наших редколесий обогатилась за счет новых мигрантов, но с севера.

Что касается прибрежных ценозов, то за изучаемый здесь отрезок времени их фауна, конечно, должна была несколько измениться, но мы не располагаем никакой методикой, позволяющей выяснить ход этих изменений.

III. КИММЕРИИ

За всю третичную эру континентальная связь Кавказа с севером, поскольку известно, впервые устанавливается в киммерии; в этом веке имеет место мощная морская регрессия, окончательно отделившая бассейны Черного и Каспийского морей; в дальнейшем между этими бассейнами от времени до времени устанавливается морской пролив; однако он, по имеющимся данным, всегда был узким и часто мелел, так что мог служить лишь временным, да притом второстепенным препятствием для миграции фаун. Этот пролив впервые появился в акчагыле и исчез лишь в историческое время.

В киммерии морская регрессия привела к резкому сокращению бассейна Каспийского моря, именуемого Балаханским бассейном; отложения Каспия в этом веке, как и среднеазиатские, причисляют обычно к

балаханскому ярусу, который считают синхронным киммерийскому, относимому к отложениям Черного моря. В связи с регрессией Каспия путь для проникновения на запад элементов среднеазиатской фауны был открыт; этот путь мог проходить либо на уровне Устюрта через полуостров Мангышлак, либо по гипотетической горной цепи, перерезывавшей Каспий, как мы это указывали выше.

В связи с образованием этих новых континентальных связей киммерий знаменует переломный момент в развитии закавказской фауны, которая обогащается за счет элементов, проникавших сюда с севера и с востока.

Каков был климат киммерийского века? По общепризнанному мнению он должен был быть жарким, а в Средней Азии даже пустынным. Засушливым он должен был быть, по нашему мнению, также в Закавказье, по крайней мере восточном, что вытекает как из принципа зональности, так и из совокупности известных нам данных. Однако не все ученые согласны с этим предположением. Так, Н. Д. Мчедlishvili (1955), исходя из спорово-пыльцевого анализа дуабских отложений в Очемчирском районе (между Поти и Сухуми) считает, что на Кавказе в киммерии климат был влажным. Дуабские отложения известны из западного Предкавказья и западной Грузии; они морского происхождения, но в них сохранилась пыльца разных лиственных пород; при этом пыльца субтропических растений, например магнолии, в хорошей сохранности, пыльца пород листопадных лесов несколько окатана. Мчедlishvili справедливо допускает, что вечнозеленые породы тогда произрастали у морского побережья, а листопадные—в горах, так что их пыльца была сверху занесена водой. Нет сомнения, что в это время вдоль побережья должен был существовать влажный микроклимат, но он обуславливался местным рельефом, то есть наличием высоких горных хребтов, защищавших побережье с востока и с севера; такого же мнения придерживается и А. А. Колаковский (1955, стр. 283).

А. Г. Эберзин (Колесников и др., 1940), который также, между прочим, изучал и дуабские слои, считает, что климат суши, окружавшей киммерийское (то есть Черное) море, несомненно, отличался высокой температурой. «По-видимому, прибавляет он (стр. 520), кроме того он был еще и влажным... На увеличение количества выпадающих осадков указывает возросшая по сравнению с понтийским временем деятельность рек, выносивших в Киммерийское море значительное количество обломочного материала и доставлявших в Приазовье одновременно материал для образования железных руд». Заметим, что количество выносов обломочного материала не обязательно возрастает с обилием осадков, так как влажный климат способствует разрастанию пышной растительности, являющейся лучшей защитой от эрозии. В аридных ландшафтах, наоборот, даже небольшие дожди могут привести к образова-

нию селевых потоков. С другой стороны, в горных странах решающее значение в объеме выноса обломочного материала принадлежит рельефу.

Что касается палеоботанических данных, то, как мы писали выше, на Кавказе, за исключением Черноморского побережья, за это время они почти отсутствуют; только в Мегринском и Азизбековском районах Армянской ССР известны остатки довольно богатой флоры, приписываемой нижнему плиоцену. Однако некоторые ботаники, в том числе и Мчедлишвили, датируют киммерием богатую субтропическую флору Годерзского перевала, правда без убедительных доводов. Однако, даже если бы оно было доказано, наличие лесных массивов в киммерии все-таки было бы правильнее объяснить не существованием влажного климата на всем Кавказе, а только местными условиями среды, определенными рельефом. В противном случае остатки лесной растительности должны были бы быть гораздо более многочисленными.

Доказательство сухого климата, по крайней мере в восточном Закавказье, можно найти в ряде геологических данных. Так, С. А. Ковалевский описал из западного Азербайджана континентальную толщу Аджинаура, отложившуюся в жарких полупустынных лагунах; правда, сам Ковалевский датирует эту толщу акчагылом, но крайне вероятно, как на это справедливо указывает П. А. Мчедлишвили (1954), что она принадлежит к киммерию. Также к киммерию принадлежит вохчабердская свита, описанная Паффенгольцем, Асланяном и Бальяном, которая, несомненно, образовалась в условиях жаркого сухого климата. С другой стороны, трудно себе представить резкую разницу климатических условий между Кавказом в целом и Средней Азией. Наконец, многочисленные и богатые остатки гиппарионовой фауны, найденные в Азербайджане, также доказывают существование здесь аридного климата. Таким образом, естественно допустить существование на Кавказе в киммерии сухого климата с наличием, однако, влажных микроклиматов на северных и западных склонах высоких гор. В Армении климат был, несомненно, пустынным, но и здесь местный горный рельеф создавал более влажные зоны, где сохранялись редколесье и даже лес, но только в виде разорванных массивов. Соответственно, этот век знаменуется мощным развитием пустынной фауны, к изучению которой мы сейчас и перейдем.

Мы уже видели выше, что фауна наших пустынь разнородна и образовалась различно в ее разных биотопах. Поэтому мы рассмотрим здесь отдельно видовой состав каждой из выделенных нами выше фаун: сложноцветной полупустыни, солянковой пустыни, пустыни красных глин и увлажненных солончаков. Наш обзор начнем с этой последней фауны, так как ее считаем древнее остальных.

Эта фауна является остаточным элементом фауны лагун морского побережья, существовавшего в долине Аракса до конца миоцена; несмотря на изменения ландшафта и мощные климатические колебания ледниковых периодов, несколько видов этой фауны сохранилось до ны-

нешнего времени, но сейчас, вследствие мелиоративных работ, проводимых в долине Аракса, они находятся на грани исчезновения. К типично литоральным формам миоценового происхождения можно отнести *Pogonius punctulatus*, эндемичного *Cataphronetis plagiosnema* и *Zuphium olens*; распространение этого последнего вида (от Средиземноморья до Сиам) обусловлено, очевидно, древним контуром литоралей. Вместе с этими видами встречается несколько туранских форм, которые должны были проникнуть сюда позднее, в нижнем плиоцене, когда на месте отступившего моря простирались обширные лагуны. К исходно туранским формам следует также причислить эндемика *Amara bradytoides*, все родственники которого свойственны Средней или Центральной Азии. Происхождение остальных видов фауны увлажненных солончаков либо средиземноморское, либо туранское.

Остаточные элементы морского побережья сохранились также на берегах озера Севан, к ним принадлежат *Dyschirius sevanensis* и *Vembidion rivulare* (свойствен средиземноморскому побережью и Кавказу). Туранские элементы сюда не проникли, так как от Севана море отступило много раньше киммерия.

Другим древним биотопом можно считать пустыню красных глин Арагатской котловины. Эта пустыня сейчас значительно преобразована человеком, однако здесь все же сохранился ряд интереснейших видов, в том числе и таинственный *Eremodromius takhtajani*. Среди многочисленных эндемиков этой фауны есть типичные выходцы из Средиземноморья, как *Cyclobaris richteri*, *Argoptochus reitteri*, *Nemonyx grisescens*. *Tanymecus telephus* принадлежит к роду, широко распространенному в тропиках и субтропиках обоих полушарий, кроме Австралии (известно более 90 видов). Он развивается на наиболее характерном растении флоры красных глин—*Halanthium*—и очень обычен весной. Его происхождение неясное, может быть эгейское. Типично эгейского происхождения можно считать *Mylacorrhina modesta*. Род *Mylacorrhina* Reitt. насчитывает всего 4 описанных вида, два из Передней Азии и два из долины Аракса; кроме этого, Малюженко в Цахкадзоре найден один экземпляр нового вида этого рода, которого мы не описали из-за его плохой сохранности. Интересно также отметить нахождение в пустыне красных глин aberrантного эндемика *Melanotus aterrimus*, который здесь очень обычен в апреле. Остальные виды этого большого рода со всесветным распространением обычны в лесу, некоторые свойственны тугаям или редколесью. Эндемик *Amara punctipennis* принадлежит к среднеазиатскому подроду *Phanerodonta* Tschitsch. туранского происхождения. Происхождение местного эндемичного рода *Araxia* и *Helops bogatschevi* неясно.

Сармату можно приписать время проникновения в Армению западно-средиземноморского *Procas armillatus*, но этот вид для пустыни не характерен. К туранскому элементу в этой фауне можно причислить лишь *Astaeodera gibbulosa*. Что касается остальных видов нашего спектра, то

ни одному из них нельзя приписать с уверенностью туранское происхождение, хотя в некоторых случаях оно не исключается. Из приведенных данных мы сделаем следующие выводы:

Хотя фауна пустынь красных глин Армянской ССР очень бедна, она выявляет признаки высокой самобытности, выражающейся в первую очередь в удивительном обилии местных эндемичных видов и даже наличии двух эндемичных родов. Эту самобытность трудно объяснить иначе, чем допущением существования древней пустынной зоны типа красных глин (сахарского типа) в долине Аракса и, вероятно, также в восточной Эгеиде, по крайней мере с миоцена.

Хотя в дальнейшем в этот биотоп проникло несколько туранских видов, в общем происхождение данной фауны восточномедиземноморское, и туранский элемент беден; поэтому, можно полагать, что уже с плиоцена площадь этой пустыни значительно сократилась и изолировалась, что способствовало обособлению местных эндемиков.

Мы теперь перейдем к рассмотрению фауны солянковой пустыни. Выше мы уже видели, что спорово-пыльцевым анализом выявлено мощное разрастание маревых в верхнем миоцене; следовательно, уже тогда на них могла обособиться определенная энтомофауна. Однако среди известных нам видов сюда мы можем отнести лишь *Cryptocephalus rubi*, эндемичный для Закавказья, две златки из рода *Sphenoptera* и два местных эндемика (*Stephanophogus armeniacus* и *Elasmobaris nigropicta*), которые, однако, бесспорно иранского происхождения и, следовательно, проникли в Армению не раньше киммерия.

Из родов, представленных в солянковой пустыне, мы остановимся на следующих.

Гигантский род *Sphenoptera* насчитывает более 800 видов, распространенных в Средиземноморье, Средней Азии, до Сибири, всей Африке и тропической Азии, но в Палеарктике не представлен; около половины этих видов палеарктическое. Остатки видов этого рода описаны из среднетретичных отложений средней Европы. Все виды, поскольку нам известно, развиваются в корнях многолетних двудольных, травянистых или кустарниковых; на деревьях, кроме саксаула и гребенщика не встречаются. В Армении эти златки свойственны пустыне или фригане, в редколесье очень редки и встречаются там лишь при наличии типичных элементов фриганы, в лесу отсутствуют, в Армении в горы поднимаются до 3000 м над ур. моря, в Западной Европе лишь до 1000 м. Некоторые виды из подрода *Chrysoblemma* Jakov. развиваются на гребенщике и придерживаются тугаев.

Экология златок этого рода изучена слабо; однако нам удалось удостовериться в широкой полифагии некоторых из наших наиболее обычных видов, как *S. glabrata* или *S. scovitzii*. Этим, возможно, объясняется удивительный полиморфизм многих видов, который крайне затрудняет их изучение. Среди палеарктических форм можно выделить доволь-

но характерный и обособленный очаг западномедиземноморского происхождения. Второй очаг охватывает Среднюю и Переднюю Азию, юг Европейской части СССР и Кавказ и дальнейшему раздроблению не поддается, так что мы его считаем генетически однородным. Место происхождения этого очага следует, очевидно, искать в полосе саванн средней Европы и Средней Азии, за счет древних форм, проникших туда не позднее палеоцена. В дальнейшем эти златки расселились вместе с гиппарионовой фауной и приблизительно по одному и тому же ареалу. На Кавказ они проникли с севера или с северо-востока вместе со многими другими элементами степного или пустынного типа, например с *Cleonini* и родами *Lixus*, *Larinus*, *Glaphyrus*, а позднее *Dorcadion* и *Anisoptera*. Для всех этих родов характерна приверженность к открытым ландшафтам, при отсутствии типичных представителей в лесу и даже в редколесье. Как правило, эти формы наиболее богато представлены в Передней и Средней Азии, но характерных представителей насчитывают и в западном Средиземноморье, особенно на Иберийском полуострове. В Неарктике эти группы, как правило, не представлены, что является, в наших глазах, свидетельством их сравнительно недавнего проникновения в Западное Средиземноморье; однако из Америки описан один вид рода *Larinus* (тогда как в Палеарктике известно 146 видов этого рода); обширный род *Lixus* (фрачников) имеет представителей в Америке, но их принадлежность к этому роду оспаривается; *Cleonini* также представлены в северной Америке, но много беднее, чем в Палеарктике.

Род *Sphenoptera* широко расселился в Закавказье, где продолжал интенсивно развиваться, очевидно до голоцена, так как многие виды проявляют все признаки молодого эндемизма. Однако формы, связанные с тугаями, гораздо более устойчивы, что следует объяснить большой консервативностью этой среды.

Род *Aphodius* распространен во всем мире и насчитывает более 700 описанных видов. Он также известен из третичных отложений Европы и янтаря. Этот род, несомненно, древний, хотя его можно рассматривать как конечное звено развития трибы *Aphodiini*.

На Кавказе виды этого рода существовали, вероятно, издавна, однако современные формы тяготеют здесь в целом к открытым ландшафтам и проникли сюда, очевидно, с гиппарионовой фауной. Наши пустынные эндемики очень близки к туранским формам и должны были образоваться за их счет. Так как они свойственны наиболее аридным из наших стадий, можно видеть в них продукт дополнительной ксерофиллизации исходно туранских форм. Что касается видов этого рода, встречающихся в лесу, то почти все они не характерны для леса и проникли сюда, вероятно, в связи с похолоданием климата.

Согласно Медведеву (1949), род *Phaenonopus* близок к роду *Popillia* широко распространенному в тропических странах Старого Света, а также в Австралии. Он насчитывает 5 ксерофильных видов; из них наи-

менее специализированный и поэтому, вероятно, наиболее примитивный вид распространен в Сирии, Ираке и западном Иране; 2 вида известны из Средней Азии, один из Египта и один вид, близкий к нему, из Араратской котловины. По Медведеву, центром происхождения рода следует считать Месопотамию. Однако это предположение наталкивается на ряд возражений; во-первых, Месопотамия освободилась из-под моря лишь в плиоцене, во-вторых, род *Phagaonus* возник от предков, близких к роду *Rorilia*, следовательно, вероятно где-то в южной или восточной Азии, так как допущение его африканского происхождения не вяжется с палеогеографическими данными. Наконец, если этот род образовался в Передней Азии, непонятно его отсутствие в Малой Азии. Прибавим, что расселение видов этого рода с юга на север мало вероятно, так как прогрессивное похолодание среды должно было вызвать миграции в обратном направлении, и что основная масса пустынной фауны и флоры Передней Азии турано-иранского происхождения, как мы это изложили в предыдущей главе. Из этих соображений следует, что род *Phagaonus* образовался вероятнее всего где-то в Центральной Азии за счет палеарктических предков, отсюда распространился на запад до Кавказа, Передней Азии и Египта через Туран. Что же касается сравнительно примитивного строения сумерийского вида, то его можно объяснить простыми соображениями; достаточно допустить, что после расселения этого рода изменение среды в Средней Азии было более резким, чем в более южных странах и привело к дальнейшей эволюции сохранившихся здесь форм.

Род *Ptochus* Schönh. насчитывает 58 видов, из них 31 вид палеарктический и распространен в Передней, Средней и Центральной Азии, на Кавказе и в Индии. Все виды—характерные обитатели ксерофильных стадий пустыни и фриганы, в Армении в горы поднимаются по крайней мере до 2000 м над уровнем моря. Они, вероятно, полифаги, но чаще всего встречаются на чебреце. Наши виды близки между собой и должны происходить от общих предков туранского происхождения, проникнувших в Армению издавна, с нижнего плиоцена, так как из семи видов, известных здесь, 4 эндемичны, один западнокавказский, один иранский и один восточноевропейский.

Род *Arrhaphipterus* Кг. насчитывает всего шесть видов, распространенных в Алжире (два вида), Греции, Передней Азии и на Кавказе. Это единственный род семейства *Sandalidae*, известный из западной Палеарктики. Расселение этого рода можно отнести к сарматской миграции, его происхождение, вероятно, эгейское, за счет каких-то тропических предков. Единственный вид, найденный на Кавказе, известен из западного Азербайджана, Араратской котловины и Малой Азии; он связан с аридной средой; его экология неизвестна, но некоторые виды этого же семейства развиваются эктопаразитически на личинках цикад. Наш вид явно эгейского происхождения.

Из всех жесткокрылых пустыни наиболее характерно семейство чернотелок. Из эндемичных чернотелок Армянской ССР солянковой пустыне свойственно 3 вида, а именно: *Bogomorphus armeniacus*, *Belopus armeniacus*, *Calyptopsis caucasica*; в наших пустынях встречаются эндемичные *Scaurus araxinus*, *Pachyscelis musiva*, *Trigonoscelis armeniacus*, *Platynosum collare*, *Stenosis motschulskyi*, *Leptodes lederi*.

Виды родов *Bogomorphus*, *Belopus*, *Stenosis* встречаются в пустынях всей древнесредиземноморской провинции и, очевидно, распространились по литоралиям. Их происхождение можно искать как на западе, так и на востоке этой провинции. *Scaurus araxinus* известен лишь из Джульфы и Кярки, найден в двух экземплярах. Ареал остальных 24 видов этого рода простирается от Сирии до западного Средиземноморья. В Армению этот вид мог проникнуть лишь с запада по литоралиям; *Trigonoscelis armeniacus* эндемичен для НахАССР и Урцского хребта. Остальные виды этого рода распространены от восточного Закавказья до Китая. К нам этот вид проник с востока. Оттуда же проникли два кавказских представителя рода *Leptodes*. Однако мы должны отметить, что в Армении виды этого последнего рода нами обнаружены лишь в селениях, в природе же никогда не встречались, даже в тех местах, где обычны чернотелки наших погребов; поэтому принадлежность этих видов к природной фауне Армении остается под вопросом.

Один из этих видов, *L. lederi*, известен лишь из Ордубада, другой—из восточного Закавказья, остальные 13 видов этого рода встречаются от Каспийского моря до Китая.

Что касается прочих эндемиков, то они в общем тяготеют к востоку, но *Dichillus araxidis* близок к восточнесредиземноморскому *D. pertusus* Kiesw., следовательно, проник в Армению с запада. Таким образом, генезис эндемичной фауны чернотелок Армении протекал за счет двух очагов, туранского и восточнесредиземноморского, причем роль первого из них была преобладающей; то же можно сказать для эндемичной фауны пустынных чернотелок Кавказа в целом; здесь, однако, интересно отметить наличие эндемичного монотипического рода *Aspidocephalus*, встречающегося и в долине Аракса. Преобладание туранского элемента сказывается и на спектре пустынных чернотелок Армении в целом; здесь 18 видов—выходцы из Средней Азии, 5—общих с Ираном, 6—восточнесредиземноморских или эгейских, а 8—широко распространены по пустыням Палеарктики.

Анализ наших зоогеографических групп приводит к следующим заключениям. Среди местных эндемиков солянковой пустыни ряд видов обособился на месте за счет выходцев из редколесья; к таковым можно отнести виды родов *Amphicoma*, *Lydus*, *Tychius*, *Sibinia*. Прочие виды принадлежат к исходно степным формам. В восточнокавказской группе, кроме эгейского *Arrhaphipterus schelkownikoffi*, все виды более или менее явно тяготеют к востоку. Из остальных групп наиболее богата эгей-

до-туранская (41 вид), а затем степная. В Армению все эти виды проникли, очевидно, в киммерии. Виды с обширными ареалами очень немногочисленны, что можно считать доказательством древней изоляции долины Аракса от соседних солончаковых пустынь.

Нам остается здесь рассмотреть фауну сложноцветных полупустынь.

Мы уже видели выше, что эта фауна неоднородна и что здесь, наряду с типичной полупустынной фауной, имеется много степных форм, которые, однако, в наших горных степях не встречаются или спорадичны, очевидно из-за особенностей местного климата. Эти виды можно считать более молодыми пришельцами, которые в современной Армении не нашли нужных условий для образования обособленных биоценозов. Что касается настоящей полупустынной фауны, то здесь особенно замечательна бедность фауны эдификаторов, состоящая всего из 8 долгоносиков: одного апиона (*Apion sulcifrons*), *Baris artemisiae* и 6 видов из трибы *Cleopini*; мы уже указывали, что виды этой трибы должны были к нам проникнуть с севера в киммерии, апион и барис, очевидно, такого же происхождения. Однако в Армении отсутствуют многие виды, характерные для полыни в Европе или западной Азии. Возможно, что современные формации сложноцветных полупустынь долины Аракса создались лишь недавно и после существенных преобразований, связанных с вулканическими излияниями, так как сложноцветные полупустыни здесь в основном покрывают лавовые плато.

В противовес эдификаторам, компоненты полупустынь Армении обладают довольно богатой фауной со значительной примесью эндемиков, в том числе и древних. Изучение фаунистического спектра некоторых растений позволяет наметить путь их проникновения на Кавказ. Так, фауна *Phlomis pungens* в Армении состоит из трех долгоносиков: одного скрытнохоботника, известного также из Испании и южной Франции, где он развивается также на одном *Phlomis*, и двух видов рода *Baris*; эти последние имеют родственников в южной Франции и Алжире, которые также связаны с родом *Phlomis*. Поскольку эта фауна, как и их хозяин, степного типа, их происхождение следует искать в «прастепях» Европы. Отсюда же произошла фауна наших полупустынных двудольных. Наоборот, фауна джужгуна и верблюжьей колючки—типично туранского происхождения. Наконец, фауна *Atraphaxis* более древняя и представлена лишь листоедами, которые все—выходцы из редколесья.

Мы уже ознакомились выше со многими родами, характерными для полупустынь; здесь можно рассмотреть еще два примера таких родов.

Род *Leptoschema* Horn насчитывает 13 видов, из них 4 неарктических и 9 палеарктических; из этих последних один известен с Иберийского полуострова, один из Югославии, один из Греции, один из Крыма, три из Передней Азии и один из долины Аракса. Этот последний встречается в июле, летает ночью и ловится на свет. Все виды развиваются в почве, свойственны открытым ландшафтам. Происхождение этого рода

следует искать в саванных Голарктики, откуда он впоследствии передвинулся на юг, но в северную Африку проникнуть не смог. В Армению этот род должен был прийти в киммерии с севера.

В роде *Tanyproctus* Fald. известно 43 вида, из которых многие вряд ли действительны. Родовой ареал охватывает Среднюю Азию, Иран, восточное Закавказье и Переднюю Азию. Большинство видов—типичные обитатели пустынь, однако *T. persicus* был найден Коленати на ковыле, следовательно в степи; этот же вид мы поймали на лету у пшеничного поля в Иджеванском районе в зоне редколесья, его происхождение, несомненно, степное. Виды этого рода в Армении летают весной, в Иране, по Медведеву (1952), с конца зимы, что можно рассматривать как древнее приспособление к ксеротермической среде. Род *Tanyproctus* следует считать туранским по происхождению, его проникновение в Переднюю Азию можно приписать верхнему плиоцену.

Мы теперь перейдем к рассмотрению наших фаунистических групп.

Эндемичные виды довольно многочисленны и могут быть распределены следующим образом:

1. Виды исходно лесных родов, обособившиеся на месте из редколесья: *Pristonychus piceus*, *Stenichnus kamberskyi*, *Ebaeus speciosus*, *Anaspis caucasica*, *Lydus araxidis*, *Apalus erevanensis*, *Laena constricta*, *Cryptophagus opacosericus*.

2. Виды средиземноморского, или эгейского происхождения: *Catopomorphus magnicollis*, *Eocatops ursus*, *Piochardia aleocharina*, *Acmaeodera subcyanea*, *Scaurus araxinus*, *Stenosis motschulskyi*, *Mylacorrhina vernalis*, *Trachyphloeus planophthalmus*.

3. Виды, проникнувшие в Армению с востока: *Medon praecursor*, 3 вида из рода *Tanyproctus*, *Pharaonus caucasicus*, *Sphenoptera detrita*, *Pachyscelis musiva*, *Apion calligonicola*, *Otiorrhynchus hajastani*, *Ptochus antoniae*, *Bangasternus fausti*.

4. Реликтовые формы древнейшей армянской фауны: *Archeophloeus hypocrita*, *Eriphanops dohrni*.

5. Пришельцы из северных „прастепей“: *Leptoschema buyssoni*, *Phyllotreta discophora*, *Bruchus bagdasarjani*, *B. richteri*, *Urodon hesperidis*, *Apion uncinatum*, *Baris rugulipennis*, *Sibinia lactaria*, *Gymnetron linkei*.

Первую, вторую и четвертую группы можно рассматривать как потомков доплиоценовой фауны пустынь долины Аракса. Остальные группы—как потомков киммерийских миграций. Наконец, *Anisoplia reitteriana* мы считаем выходцем из более молодой степной фауны.

К выделенным нами сейчас группам можно отнести также совокупность наших прочих кавказских эндемиков; однако здесь преобладают выходцы из редколесья, а туранское влияние незначительное. Иранско-армянская группа состоит из 24 видов, место происхождения которых можно с равной степенью вероятности искать в Иране или на Кавказе.

Арагатских и восточнесредиземноморских видов больше, чем туранских, что можно приписать более ксеротермическому характеру фауны Средней Азии.

Прочие виды полупустынной фауны, вероятно, все проникли в Армению с севера, но в последовательном порядке; к наиболее древним пришельцам можно отнести средиземноморские, западнесредиземноморско-кавказские и южнопалеарктические виды, а также некоторые широкораспространенные, к наиболее молодым—европейско-сибирские.

Мы уже указывали на то, что фауна фриганы близка к пустынной и может рассматриваться как ее горный вариант. Однако между фито-генетическим спектром растительности и фаунистическим спектром жесткокрылых наблюдается большая разница. Почти все характерные растения фриганы, как миндаль, траганты, рогатый эспарцет, акантолимоны, представляют собой древних выходцев из редколесья Центральной Азии. Однако их фауна в пределах Армении содержит лишь два туранских вида—*Capnodis henningi* и *Rhynchites zaitzevi* (оба на миндале); остальные виды, очевидно, все средиземноморского или эгейского, происхождения и выходцы из редколесья этих стран; отсюда же происходят и эндемики, вероятно обособившиеся на месте. Поэтому следует допустить, что если с флорой в долину Аракса проникла также и туранская фауна фриганы, то эта фауна в дальнейшем почти полностью вымерла. К сожалению, видовой состав жесткокрылых фриганы Средней Азии нам неизвестен.

Время образования араксинской фриганы Тахтаджян относит к верхнему плиоцену, мы же ищем его в киммерии, так как видовой состав наших эндемиков свидетельствует об их длительной адаптации к сухости на месте за счет элементов фауны редколесья в ксеротермических условиях, которые, судя по имеющимся данным, существовали здесь лишь в этом веке; прибавим, что энтомофауна фриганы значительно обедняется с повышением ее места обитания, что подтверждает ее в общем ксеротермический характер.

Одним из характернейших элементов фауны фриганы является род *Mallosia* Muls.; этот род распространен от Греции до северного Ирана, насчитывает всего 13 видов, из которых 6 встречаются на Кавказе, а 3—в Армянской ССР. Эти три вида развиваются на зонтичных из рода *Pragos*, растениях, типичных для фриганы. Некоторые другие виды этого рода связаны с чертополохами. Род *Mallosia* образовался, очевидно, в Эгейде, за счет выходцев из редколесья.

К флоре фриганы мы также причислили эфедру, фауна которой своеобразна и специфична. Среди жесткокрылых к этому хозяину приурочено несколько родов скрытнохоботников. На эфедре известны также специфичные роды червецов. По Борхсениусу, в долине Аракса на эфедре найдено четыре вида, из которых один переднеазиатский, два

туранских и один древнесредиземноморский. Видовой состав в целом тяготеет к Средней Азии, откуда к нам проникло, возможно, и кормовое растение.

IV. КУЯЛЬНИЦКИЙ ВЕК

К куюльницкому ярусу геологи относят маломощные отложения Черноморского бассейна, перекрывающие местами киммерийские. Обычно эти отложения считаются синхронными верхнебалаханским и выделяются в особый век, которому приписывают незначительную длительность.

Климат куюльницкого века должен был быть холоднее киммерийского, однако, по Эберзину (1940, стр. 546) «резких изменений физико-географических условий, которые заметно отражались бы на составе фауны (подразумевается морской.—С. Хнз.) в пределах куюльницкого яруса, по-видимому, также не было».

Мы допускаем несколько гипотетично, что именно в это время на Кавказ проникли древние типично степные элементы. Однако возможно, что на самом деле это проникновение началось в конце киммерия или длилось до начала акчагыла.

Наиболее характерными элементами этой миграции можно считать виды родов *Harpalus*, *Amara*, *Anisoplia* и *Dorcadion*, на которых мы здесь вкратце остановимся.

Род *Harpalus* Latr. близок к роду *Orphonus* Serv., и наличие ряда переходных форм делает его выделение несколько искусственным, как на это уже давно указывалось Т. С. Чичериным (1901); этим же автором разработаны подроковые деления рода *Harpalus*, которых мы будем придерживаться в дальнейшем. Ареал родов *Harpalus* и *Orphonus* охватывает Голарктику, Африку и тропическую Азию, их видовой состав насчитывает более 600 видов, из которых более половины свойственно Палеарктике, где эти роды должны были образоваться и обособиться. Род *Harpalus* насчитывает в Палеарктике около 250 видов, из них 66 известны с Кавказа и 37 из Армении. Большинство видов этого рода проявляет все признаки молодого видообразования, многие виды близки между собой, обладают высокой внутривидовой изменчивостью и трудно определимы. Строение penisов, поскольку оно известно, очень однообразно. Ряд видов описан из третичных отложений, один вид из янтаря. Большинство видов придерживается степей или лугов, многие из них альпийцы; некоторые виды связаны с тугаями, ни один вид не свойствен болотам. Особняком стоит группа кавказских эндемиков из секции *Harpaloxys* Reitt. подрода *Haralus* s. str. Один вид этой группы, *H. aeneipennis*, широко распространен по лесам Закавказья до Талыша, этот вид нередок в северной Армении; остальные три кавказских эндемика этой группы свойственны горам Черноморского побережья. Хотя

все эти виды хорошо отличаются от прочих, систематически они очень близки к степным формам. Искать в них исходных представителей этого рода нет основания, так как вся триба *Naupalini* состоит главным образом из видов, связанных с открытыми пространствами; поэтому в них можно видеть довольно редкий пример гигрофилизированных форм; аналогичным примером в той же трибе можно считать род *Trichotichnus* Mог., на Кавказе не представленный. Остальные виды рода *Naupalus*, если и встречаются в лесу, то только на открытых местах, опушках, прогалинах и т. п. Экологически обособленную группу представляет подрод *Artabas*, который приурочен к солончакам; в Армении этот подрод не обнаружен, хотя и представлен в Закавказье.

Центром образования рода *Naupalus* в Палеарктике следует, очевидно, считать Центральную Азию, однако в Европу он проник уже с палеогена, что доказывается как его нахождением в янтаре, так и наличием ряда видов, в том числе и эндемичных, в Макаронезии. Однако в Европе узколокализованных видов этого рода очень мало, и все они свойственны альпийской зоне; пещерных форм или видов, ведущих подземный или полуподземный образ жизни, не известно вовсе; поэтому мы допускаем, что этот род никогда не проникал в древний субтропический средиземноморский лес.

В Армении известны два эндемика, один из них придерживается берега Аракса (*N. brevisculus*), второй (*N. mihatschi*) описан с Арагаца. Из остальных видов этого рода два (*N. raddei* и *N. lubricus*) эндемичны для Малого Кавказа и оба высокогорные. *N. aeneipennis*, о котором мы уже говорили, эндемичен для Закавказья; один, нам неизвестный, вид—гирканский и один—эгейский; остальные распространены широко, по крайней мере в Европе, и расселились, вероятно, во время ледниковых периодов. Род *Orthonus* более теплолюбив, чем род *Naupalus*, в Армении выше 2000 м над ур. моря не поднимается, при этом наименее теплолюбивыми являются формы, ближе всего стоящие к роду *Naupalus*. На Кавказе род *Orthonus* насчитывает лишь одного эндемика, тогда как в роде *Naupalus* их 16; прибавим, что этот единственный эндемик, описанный Фальдерманном в 1835 году, остался неразгаданным; что же касается *O. somcheticus* Schaub, описанного с Арагаца, то это, вероятно, лишь подвид или aberrantный экземпляр *O. cephalotes* Fairm. Можно полагать, что основная масса видов родов *Orthonus* и *Naupalus* на Кавказе проникла с севера, виды первого рода в киммерии, а второго—начиная с куяльницкого века.

Род *Ataga* Wop. насчитывает около 600 видов, в основном голарктических, он также известен из Индии и с горы Килиманджаро. Около половины видов этого рода—палеарктические. Десяток видов описан из третичных отложений, один из янтара.

Род *Ataga* представлен во всех биотопах, но в лесу довольно бедно и нехарактерными видами, причем здесь полностью отсутствуют энде-

мичные формы, обычные, наоборот, в горных лугах и в пустынях. Поэтому мы допускаем, что лесные формы—выходцы из степи или луга. Некоторые средиземноморские виды ведут скрытый образ жизни и могут рассматриваться как полуэндоген, хотя сохранили зрение.

Можно допустить, что виды этого рода пришли в Европу из Азии в палеогене, однако, в противовес предыдущему роду, в Макаронезии они представлены лишь несколькими широкораспространенными формами, которые сюда, вероятно, завезены человеком. Можно также отметить, что в Пиренеях, древнем хребте, поднявшемся в олигоцене, известно лишь два эндемичных вида этого рода, тогда как в Альпах их гораздо больше.

Род *Ataga* распадается на ряд подродов, из которых мы рассмотрим лишь те, которые встречаются в Армянской ССР.

Виды подрода *Zezeia* связаны с легкими почвами и характерны для болот. Они известны от Палеарктики до Средиземноморья; все средиземноморские виды распространены, однако, широко, по крайней мере в Европе. С Кавказа, особенно из Предкавказья, В. Н. Лучник описал несколько эндемичных видов, три вида обнаружены в Армении. Этот подрод, несомненно, ангарского происхождения и в Европу распространился, очевидно, за четвертичное время; кавказские формы начали обособляться, вероятно, с куяльницкого времени.

Обширный подрод *Ataga s. str.*, распространенный по всей Голарктике, насчитывает много евритопных и широкораспространенных видов; неарктические формы близки к сибирским или им тождественны, должны были проникнуть в Америку через Берингов пролив, очевидно, недавно. Узколокализованных видов очень мало, один из них известен из Греции, другой—из Тироля, третий, таинственный *A. vogesiaca* Bourg.,—из Вогез; этот последний вид, вероятно,—aberrantный экземпляр *A. aenea*. Этот подрод расселился по Европе и Кавказу, очевидно, в четвертичное время. Правда, этому допущению противоречит нахождение *A. familiaris f. fossile* в олигоценовых отложениях Средней Европы, но нам представляется невозможной проверка не только видовых, но и подродовых отличительных признаков этого рода на отпечатке.

Подрод *Celia* Zimm. характерен для степей и пустынь, несколько видов встречается в горных лугах, большинство видов обладает обширным ареалом. Этот подрод широко распространен по Средиземноморью, но в Африке представлен лишь видами, общими с Европой. Известно несколько узколокализованных видов, в том числе в Италии. Многие виды очень близки друг к другу и определяются с трудом. Можно допустить, что этот подрод в Европу проник в киммерии из Средней Азии.

Подрод *Acrodon* Zimm. насчитывает всего три вида, из них один, бореальный, известен от северной Франции до Сибири и США. Другой сомнительный вид описан из Бельгии. На высоких горах Армении найден третий вид, бесспорно бореального происхождения.

Подрод *Bradytus* Steph. известен от Испании до Китая и Неарктики. В Европе представлен тремя широко распространенными видами, встречающимися также и в Армении, и одним греческим эндемиком. Этот подрод—явно ангарского происхождения, в Европу проник, вероятно, недавно, вместе со степной фауной, а на Кавказ—очевидно, в куяльницком веке. К этому подроду близок европейский *A. (Pseudobradytus) serratata*, который, очевидно, обособился в северной Европе еще издавна, так как из Сибири неизвестен, но на Кавказ проник, вероятно, одновременно с предыдущими видами, вместе с которыми он часто встречается.

Обширный подрод *Liocnemis* Zimm. почти евритопен и насчитывает ряд видов, характерных для Средиземноморья или для горных массивов Европы; он, несомненно, много древнее предыдущих. В Армении этот подрод еще не обнаружен.

Подрод *Cyrtotonotus* Steph. богато представлен в Азии и очень бедно как в Европе, так и в северной Америке. Ни один вид не характерен для Средиземноморья. В Армении этот подрод насчитывает два вида, из которых один, широко распространенный *A. aulica*, наряду с типичной формой в наших альпийских лугах образует два характерных подвида. Другой вид связан с засоленными почвами Евразии и встречается в сазах долины Аракса. В Армении оба этих вида, очевидно, верхнеплиоценовые пришельцы.

Небольшой подрод *Percosia* Zimm. в Европе и на Кавказе представлен всего одним очень широко распространенным и изменчивым видом, в Армении он, вероятно, молодой пришелец с севера.

В Армении известно еще три подрода рода *Ataga*, которые принадлежат к типичной пустынной фауне; об эндемичном подроде *Phanegodonta* мы уже писали; оба других проникли к нам, несомненно, с востока, очевидно в киммерии.

В заключение нашего краткого обзора можно допустить, что все армянские представители рода *Ataga* проникли в Армению не раньше плиоцена, пустынные раньше, степные и лесные позднее; если в прошлом здесь существовали древние виды этого рода, они не дожили до наших дней.

Род *Anisoplia* Serv. насчитывает более 50 видов, некоторые из них вряд ли действительны. Родовой ареал охватывает все Средиземноморье, Западную Европу, степи СССР до Алтая, Копет-Даг и Кавказ. Все виды связаны со злаками, преимущественно с пыреем, многие из них вредят сельскохозяйственным культурам. «Род *Anisoplia* является одним из наиболее специализированных родов среди Rutelini, по-видимому, он ближе всего стоит к родам *Cyrtopertha* и *Blitopertha*» (Медведев, 1949, стр. 243). В роде кузек можно выделить 5 подродов. Первые два более древние и их виды обладают характерными пеннсами. К первому (подрод *Anthoplia* Medv.) принадлежит лишь один вид из Алжира и Иберийского полуострова. Второй подрод (*Chaetopteropia* Medv.) рас-

пространен по всему Средиземноморью, югу Европейской части СССР, Кавказу и Туркмении. Три остальных подрода объединяют габитуально близкие виды, обладающие также сходными пеннсами, и обособились позднее предыдущих. Из них подрод *Ammanisoplia* Medv. представлен лишь одним видом, широко распространенным по долине Дуная и степям СССР. Подрод *Lasioplia* Medv. насчитывает 25 видов, из которых 10 эндемичны для Закавказья; к этому подроду принадлежат наиболее морозоустойчивые из наших кузек, в Армении поднимающиеся до 2200 м над ур. моря. Наконец, последний подрод (*Anisoplia* s. str.) состоит из 21 вида, в основном восточноевропейских, и включает всех главных вредителей сельского хозяйства; он наиболее характерен для современных степных ландшафтов.

Место происхождения рода кузек естественно искать в зоне саванн Палеарктики, на запад от ареала рода *Cyrtopertha*, в зоне формирования злаковой степи, период образования—в плиоцене. Более древние формы мигрировали отсюда на юг в более теплые страны в киммерии или в куяльницком веке. Однако здесь также образовалась холодоустойчивая форма (*A. segetum*). Дальнейшее похолодание климата привело к образованию более молодых подродов; из них *Ammanisoplia*, очевидно, сохранился в зоне своего местообразования; *Lasioplia* распространился от Алжира и Испании до Копет-Дага. Наиболее примитивным видом этого подрода следует, вероятно, считать *A. geitteriana*, эндемичного для долины Аракса и питающегося ковылем. Наиболее молодыми—высокогорные виды Закавказья, которые значительно мезофилизированы и образовались в ачкагыле или позднее. Подрод *Anisoplia* s. str. на запад распространен лишь до Франции, богато представлен на Балканах, где, возможно, и образовался. Его развитие должно было совпасть с формированием современного травостоя степей, время образования которого окончательно еще не установлено. На Кавказ эти виды должны были проникнуть во время теплого межледникового периода, очевидно с северо-востока, как на это указывают ареалы *A. parva* (Поволжье, берега Каспия, долина Аракса (и *A. austriaca*), степная зона Европы. Иран, Кавказ).

По Плавильщикову (1948, стр. 125), род *Dorcadion* Dalm. насчитывает около 330 видов, «что вряд ли представляет более трех четвертей живущих в наше время видов. На площади родового ареала виды распределены очень неравномерно, и здесь четко намечается несколько «видовых сгустков»: пиренейский—около 75 видов, киргизо-казахстанский—около 50 видов... и балкано-малоазийско-ирано-закавказский—свыше 150 видов. Этот последний сгусток не представляет единого комплекса, и здесь отчетливо намечаются группы: балканская, малоазийско-сирийская, армяно-закавказская, ирано-закавказская». «На Кавказе распространены исключительно виды» подрода *Autodorcadion* Plav., «причем наиболее многочисленны они в Закавказье (33 вида), именно в Армении и в Грузии.

Виды, уже найденные в пределах Армянской ССР, в основном широко распространенные в Закавказье,—отчасти ирано-закавказской группы, отчасти—армяно-закавказской».

Большинство видов появляется ранней весной, нередко тотчас же после таяния снега. Все виды питаются травянистой растительностью, развиваются в земле.

Большинство видов очень молодое и сходно друг с другом как по строению пениса, так и по морфологическим признакам; однако строение пениса характерно для каждого подрода. К наиболее древней группе можно отнести некоторые формы из Средней Азии, где этот род, очевидно, и зародился. Его проникновение в Европу можно приписать плиоцену; в дальнейшем, с похолоданием среды, этот род мигрировал на юг. Хотя виды этого рода образовались в условиях довольно теплого климата, они, очевидно, могут переносить очень холодные зимы, но нуждаются в высоких летних температурах.

На Кавказ виды рода *Dorcadion* могли прийти лишь со степной фауны, так как видов, связанных с пустыней, здесь неизвестно. Единственный вид, встречающийся в полупустынях Армении, *D. scabricolle*, гораздо более обилен в степной зоне и для нее более характерен; этот вид широко распространен по Закавказью и Малой Азии. На низких отметках в Армении также встречается *D. augatum*, но только в редколесье (в Зангезуре), которое является его характерным биотопом; это единственный *Dorcadion*, встречающийся у нас в этой среде, к которой он, вероятно, приспособился вторично. К мезофильным видам принадлежит несколько высокогорных форм, а также *D. seminudum*, встречающийся в Зангезуре у опушки лесов и в альпийской зоне.

Мы, к сожалению, не располагаем детальными данными по расселению видов рода *Dorcadion* в Закавказье и можем сейчас только отметить нахождение большинства наших видов на Карском плато и в северном Иране, следовательно, в зоне ареала нашей араратской группы, где должен был образоваться мощный центр видообразования этого рода. В пределах Армянской ССР ареал некоторых видов характерен. Так, эндемичный *D. cinerifegum* известен лишь из западной части Севанского хребта и встречается на альпийских лугах. Второй местный эндемик, *D. bistriatus*, также высокогорный, известен из Сисианского района, с Зангезурского хребта до верховьев Арпы с озера Акналич на Гегаме и Сарер Сарцали.

Связь этих форм с древними хребтами Армянского нагорья и их узкую локализацию легче всего объяснить следующими допущениями: проникнув на эти хребты в куяльницком веке, эти виды в акчагыле оказались изолированными на небольших степных участках в связи с разрастанием лесов. Сводовое поднятие заселенных ими стадий обусловило их дальнейшее преобразование. Нахождение одного из этих видов на Гегамском хребте мы приписываем более поздней миграции. Можно

отметить, что в противовес многим другим видам этого рода, часто встречающимся смешанными популяциями, оба армянских эндемика, судя по имеющимся у нас наблюдениям, вместе с другими видами этого рода не находились. В Армении *D. mniszehi* известен из верховьев Арпы, Гюнейского берега озера Севан и горы Артени. Эта гора является останцем древнего рельефа и единственной точкой Талинского района, не покрытой молодыми лавовыми излияниями. Этот вид всюду в Армении придерживается каменистых участков фриганы на средней высоте 2000 м над уровнем моря. Вне Армении он известен из западного Азербайджана, Малой Азии и северного Ирана. По цвету и строению покровов, а также по своим движениям этот вид в природе удивительно напоминает чернотелку *Tentyria tessulata*, встречающуюся с ним вместе. Ареал этого вида доказывает, что его расселение произошло до последних больших вулканических излияний Армянского нагорья.

Приведенные нами данные свидетельствуют о сравнительно древнем, верхнеплиоценовом, расселении рода *Dorcadion* в Армянской ССР, однако это расселение должно было протекать очередными волнами и продолжаться в четвертичное время.

Нам остается теперь просмотреть фаунистический спектр наших степей. Мы видели выше, что основную роль в формировании степных элементов Закавказья ботаники приписывают двум очагам, одному в степной зоне Палеарктики, а другому в Малой Азии. Однако оценка этой роли разными учеными дается по-разному. Нам здесь предстоит выяснить роль этих очагов в формировании нашей степной фауны жесткокрылых. Другим интересным вопросом является влияние сводового поднятия бассейна Севана на местное видообразование.

Среди кавказских эндемиков (наших групп 1—5) ряд видов можно рассматривать как выходцы из леса или редколесья; таковы *Medon exquisitus*, *Xantholinus haematodes*, *Bryoporus caucasicus*, *Athous schneideri*, *Otiorrhynchus erivanensis*. Все эти виды не характерны для степной зоны, хотя ей и свойственны. К типично степным видам принадлежат: *Carabus tamsi*, *Anisoplia farraria*, *Lilhophilus araxidis*, виды рода *Dorcadion*. Все эти виды, кроме кузьки, и, может быть, видов рода *Dorcadion*,— малоазиатского происхождения, возможно, что их обособление связано со сводовым поднятием Малого Кавказа.

Остальные виды изучаемых групп можно рассматривать как выходцы из фауны древних саванн.

Иранская группа представлена одним видом, вероятно кавказского происхождения.

К мигрантам из Малой Азии можно отнести восточномедитерранскую группу, всего 14 видов; происхождение араратской группы рассмотрим в следующем разделе. К эгеидо-туранской группе мы отнесли четыре вида, для степи не характерных. Что же касается степной груп.

пы (41 вид), то ее проникновение на Кавказ произошло, очевидно, с севера.

Пути проникновения на Кавказ остальных групп степной фауны, составляющих громадное большинство ее видового состава, могли быть разнообразными; однако нет причины сомневаться в том, что почти все эти виды принадлежат или принадлежали раньше к фауне степной зоны Палеарктики и на Кавказ проникли оттуда. При этом наиболее теплолюбивыми, и, следовательно, наиболее древними мигрантами можно считать древнесредиземноморскую и средиземноморскую группы (всего восемь видов), а наиболее молодой—европейско-сибирскую.

В заключение мы можем сказать, что, хотя в формировании степной фауны Армении малоазиатский элемент, несомненно, принял некоторое участие, его роль здесь второстепенная; также второстепенна роль сводового поднятия Малого Кавказа в процессе видообразования местных степных эндемиков.

У. АҚЧАГЫЛ

После короткого кюальницкого века наступает акчагыл. Этот век знаменуется крупной трансгрессией Каспия, образовавшей обширное Акчагылское море, на север простиравшееся до уровня городов Казань и Уфа, и прервавшее всякую возможность общения между Кавказом и Средней Азией. В этом же веке на Кавказе происходят мощные орогенные движения, приведшие к формированию основных элементов его современного рельефа; тогда же имеет место ряд сводовых поднятий на Малом Кавказе, в том числе и в бассейне озера Севан.

Согласно всем имеющимся данным, климат Кавказа тогда мало отличался от современного. Этот факт установлен частично на основании изучения многочисленных ископаемых остатков этого века, в основном древесной растительности, ничем не отличающейся от растительности, произрастающей сейчас на Кавказе. Прибавим, что отсутствие большинства этих форм в более древних отложениях Кавказа может служить аргументом в пользу предположения об их проникновении сюда именно в этот век.

В акчагыле распределение ландшафтных зон на Кавказе должно было приближаться к современному, но в Европе оно было несколько иное. В частности, многочисленные данные спорово-пыльцевого анализа показывают, что в Европейской части СССР лесная зона продвигалась на юг гораздо дальше, чем в нынешнее время, и соединялась с лесами Предкавказья. Так как у нас нет основания считать, что на протяжении всего акчагыла климат оставался неизменным, а мы не можем точно синхронизировать даты пыльцевого анализа и палеоботаники, правильное всего допустить постепенное преобразование ландшафтов Европы и

Кавказа в направлении медленного похолодания на протяжении всего акчагыла и соответствующие зональные сдвиги.

Как бы то ни было, в акчагыле окончательно формируется состав древостоя лиственных лесов Кавказа. Очевидно, тогда же, может быть к концу этого века, образуются современные хвойные леса Грузии; соответственно, этому веку мы и приписываем последнюю большую миграцию лесной фауны, которой и заканчивается формирование ее видового состава. Прибавим, что можно наметить два возможных пути этой миграции: основным был, несомненно, северный путь, через Таманский полуостров, вдоль побережья Черного моря до Грузии и Армении. Но лесные формы могли также проникнуть через Балканы и Малую Азию; однако этот путь не оставил нам никаких достоверных следов.

Но если в целом акчагыл на Кавказе характеризуется похолоданием и увлажнением климата, в долине Аракса условия среды были иными и должны были значительно отличаться от современных. Как на это указывал еще Фигуровский, холодный континентальный климат наших зим обуславливается образованием антициклона на Малоазиатском плато. Хотя мы почти ничего не знаем о геологии этого массива, можно быть уверенным, что в акчагыле он был много ниже, чем сейчас. В частности, общепризнана большая молодость его наиболее высокой точки, потухшего вулкана Арарат. Следует также учесть низкий уровень долины Аракса в акчагыле, который был лишь немного выше уровня моря; так как эта долина с севера уже тогда была защищена двойной грядой высоких гор, то климат здесь должен был быть субтропическим и сухим, с мягкими зимами и жгучим летом. Соответственно, эта долина должна была служить рефугиумом для многих теплолюбивых форм Закавказья, не сумевших приспособиться к похолоданию среды более северных районов, чем следует объяснить удивительное богатство ксеротермического элемента в ее нынешней фауне. Но этот рефугиум не ограничивался долиной Аракса, а должен был захватывать ареал всей нашей араратской группы, обособление которой мы приписываем именно верхнему плиоцену. Таким образом, мы видим в этой группе остаточный элемент тех специфических условий среды, которые должны были здесь существовать до поднятия Малоазиатского плато, вероятно до среднего плейстоцена. Однако видовой состав араратской группы содержит в основном древние виды, и в акчагыле образование новых видов можно допустить лишь для некоторых родов, как *Sphenoptera*, *Dorcadion* и др.

Таким образом, для Армении акчагыл знаменуется, с одной стороны, расширением лесных массивов и проникновением в них новой фауны из таежных лесов, а, с другой, обособлением ксеротермической фауны в рефугиуме долины Аракса. Мы рассмотрим отдельно оба этих момента.

Мы уже видели выше, что лесная миграция акчагыла не должна

была привести к коренным изменениям биоты армянских лесов, так как все их лесообразующие породы остались здесь неизменными. Следовательно, должна была сохраниться и древняя лесная фауна. Так, среди лесных щупликов Армении почти все виды эндемичны для Кавказа и существовали здесь, без сомнения, до акчагыла. Однако этому времени мы приписываем проникновение на Кавказ элементов эльбрусской фауны, связанных с лесом; более холодолюбивые виды должны были проникнуть позднее, во время первого ледникового периода, который можно предположительно датировать апшероном. Мы здесь рассмотрим некоторые из наиболее характерных элементов этой миграции.

Род *Carabus* L. насчитывает 425 видов, из которых 423 палеарктических; в Неарктике этот род представлен очень бедно и в основном видами, общими с восточной Сибирью. Один вид известен из Лаоса, недавний пришелец из Палеарктики.

Род *Carabus* считается характерным представителем ангарской фауны, что хорошо подтверждается его родовым ареалом. Несмотря на обилие работ по этому роду и интерес, который к нему проявляли многие энтомологи, он изучен далеко не достаточно. Мы будем здесь придерживаться классификации Брейнинга (*St. Breuning*, 1932—1935).

На Кавказе этот род представлен исключительно богато, здесь известно 77 видов этого рода, в том числе 52 эндемичных. Большинство видов свойственно горным лугам или лесам, некоторые приурочены к болотам, другие к степи. В остальных биотопах они здесь отсутствуют.

Из девяти подродов, представленных на Кавказе, наиболее обширный и характерный подрод *Tribax* Fisch. насчитывает 30 видов, все свойственные западному Кавказу и Малой Азии до Амасии и Трабзона. Ареал этого подрода эльбрусского типа. Особенно характерно здесь обилие видов на Кубани, области, вообще богатой жужелицами из рода *Carabus*, но где лесные эндемики в целом очень немногочисленны.

Другой подрод, эндемичный для Кавказа, *Sechenus* Fisch., имеет аналогичное распространение, но на восток доходит лишь до Казбека и Сурамского хребта. Этот подрод габитуально напоминает подрод *Ipiorachys* Sol. из Пиренеев. Жаннель (1943) видит в этих двух под родах остатки палеогеновой фауны, изолировавшейся на своих нынешних ареалах во время морской трансгрессии олигоцена на двух крайних точках их первоначального ареала. Мы здесь не в состоянии разрешить вопрос генетического родства этих подродов, но должны заметить, что никаких намеков на существование континентальной связи между Пиренеями и Главным хребтом в олигоцене геологами не обнаружено. Если эти два подрода генетически близки, то они могли расселиться много позже олигоцена из общего очага в северной Европе и проникнуть оттуда один на Кавказ, а другой в Пиренеи. Заметим, что пиренейская фауна вообще богата ангарскими элементами.

Установление момента расселения рода *Carabus* в Европе и на Кавказе обуславливается следующими соображениями:

1. В Западную Европу род *Carabus* проник недавно; об этом свидетельствует, во-первых, его отсутствие в Макаронезии и его бедность в северной Африке, а также приуроченность рода в целом почти исключительно к Палеарктике. Во-вторых, отсутствие связи между европейскими и неарктическими формами и анализ видовых ареалов этих последних, явственно указывающий на их проникновение в Америку через Берингов пролив. Затем, отсутствие в Средиземноморье сколько-нибудь ксерофилизованных форм, хотя такие формы известны из пустынь Средней Азии. Если виды этого рода существовали бы в Средиземноморье до ксерофитизации местной растительности, непонятно, почему эти виды здесь не приспособились к ариднему климату, как они это сделали в Средней Азии. Правда, в редколесьях Средиземноморья встречается несколько видов этого рода, но они совсем не характерны для этого биотопа. Также показательна удивительная бедность видами рода *Carabus* в лесных рефугиумах Средиземноморского побережья, в общем насыщенных древними лесными реликтами. Наконец, хотя из третичных отложений Европы и описаны виды этого рода, они не могут быть приняты во внимание, так как не известно, не принадлежат ли они все к остаткам красотелов, как на это правильно указывал Жаннель (1940).

2. Хотя виды этого рода богато представлены в Средней Азии, здесь они образуют изолированную группу и не имеют ничего общего с фауной Средиземноморья. «Фауна Копет-Дага представляет обедненное производное фауны Передней Азии» (О. Л. Крыжановский, 1953 : 27). Поэтому допущение миграции европейских форм из Средней Азии невероятно; наоборот, их связи с фауной Сибири многочисленны и разнообразны.

В противовес общему облику таежной фауны, которая бедна и однообразна, таежные формы среди рода *Carabus* многочисленны, известны также типичные бореальные виды. Так как в таежную зону Европы эти виды могли проникнуть лишь после отступления большого вюрмского ледника, они здесь, несомненно, молодые мигранты, пришедшие; очевидно, с востока, так как в Средиземноморских рефугиумах их нет. Прибавим, что в этом роде узколокализованные виды немногочисленны и, как правило, альпийцы; однако один вид свойствен самам южной Франции и западной Италии. При этом многие виды обладают исключительно богатой внутривидовой изменчивостью, которая часто сказывается в образовании местных рас, обычно связанных с современным рельефом или с определенными лесными массивами, чем доказывается молодость этих рас.

Некоторые группы видов распространены лучеобразно вокруг общего центра. Примером таких групп могут служить элементы эльбрусской фауны. Наоборот, в других случаях виды викарируют друг с дру-

гом, образуя более или менее цельную цепь. Примером такого распространения может служить секция *Deuterocarabus* Reitt. подрода *Carabus* s. str. Ареал этой секции простирается через степи и горные луга от Венгрии до Армении. Из двух видов этой секции в нашей фауне один (*C. gotschi*) распространен от озера Севан и Апарана до Малой Азии; другой (*C. victor*) — по Малому Кавказу, в Армении — на Базумском хребте.

Ареал секции *Procegus* Dej. своеобразен. Один вид образует ряд подвидов в Крыму, в Малой Азии и на Кавказе; остальные виды этой секции распространены от Карпат и южных Альп через Балканы до Малой Азии. Это самые теплолюбивые из видов *Carabus* в Европе. Раньше их возводили в самостоятельный род.

Совокупность приведенных данных и учет систематического положения рода приводит нас к следующим выводам:

Род *Carabus* принадлежит к самым примитивным из наших современных жувелиц. Оказавшись изолированным в мелу на Ангарском материке, этот род долгое время был приурочен к древнему тургайскому лесу и на запад распространялся до Урала и севера Европейской части СССР.

С похолоданием климата он начинает расселяться по Западной Европе вместе с другими мигрантами листопадных лесов, но не достигает берегов Средиземного моря, так как отсутствует в их лесных рефугиумах. К древним мигрантам этого рода можно причислить подрод *Chryso-carabus* s. lato, возводимый Жаннелем в самостоятельный род, и многие секции подрода *Procrustes*, распространившиеся в основном в восточном Средиземноморье. Секция *Procegus* этого подрода обособилась, вероятно, на Карпатах, отсюда один вид проник в Крым и далее на Кавказ, остальные виды этой секции достигли Балкан и Малой Азии. В Малой Азии должен был обособиться подрод *Lipaster* Motsch. со своим единственным представителем; предки его неизвестны. Можно полагать, что эта миграция исходила из лесных массивов Русской плиты, чем объясняется отсутствие связи между этими подродами и сибирской фауной. К этой миграции можно также причислить подроды *Cechenus*, *Iniporachus*, вероятно также *Pseudosechenus* и др.

Со второй миграцией, уже более холодолюбивого характера, следует увязать образование эльбрусской фауны. Мы уже писали выше, что эта миграция должна была спуститься с вершин Урала. С этой миграцией расселились высокогорные группы рода *Carabus*, не представленные в восточной Сибири, как-то: подроды *Tribax*, *Oreocarabus*, секция *Aulocarabus* и др.

Третья миграция пришла из Сибири и, вероятно, позднее предыдущих. Очевидно, тогда подроды *Eurycarabus* Céh. и *Carabus* s. str. заселили свой нынешний ареал.

Что же касается степного подрода *Pachystus* Motsch., то мы в нем видим степного мигранта куяльницкого века.

Род *Bathysciola* Jeann. насчитывает на Кавказе лишь один вид, с зоогеографической точки зрения представляющий большой интерес. Этот род сейчас богато представлен в Средиземноморье, особенно в западном, где встречается в зоне леса и редколесья, в горы поднимается по крайней мере до 1500 м над уровнем моря, некоторые виды свойственны хвойным лесам. Вне Средиземноморья этот род известен с Дальнего Востока и из Ирана (Астрабад). Кроме этого, Жаннель выделил в особую группу три вида, отличающихся от прочих своеобразным строением пениса и наличием остатков глаз, тогда как остальные виды этого рода, как, впрочем, и всего подсемейства *Bathyscinae* в целом, слепые (за исключением рода *Platycholeus* из Калифорнии). Один вид этой группы известен по одному экземпляру, найденному около Казани; другой вид описан из Передней Азии. Третий вид, *B. pusilla*, распространен в Центральной Грузии и в Алавердском районе Армянской ССР в бассейне р. Дебед. Все виды этого рода — маленького размера; их покровы более или менее сильно обесцвечены, по габитусу они очень похожи друг на друга, многие виды определяемы лишь по гениталиям.

Исходным биотопом этого рода, несомненно, служила подстилка листопадных лесов, в которой обитают и многие современные виды. Однако ряд видов заселил пещеры или превратился в эндогеев. Скрытый образ жизни многих видов затрудняет их нахождение, и поэтому их видовой состав еще далеко не выявлен. Все подсемейство *Bathyscinae* подверглось капитальной обработке в монографии Жаннеля (1924). Ареал рода *Bathysciola* свидетельствует об его ангарском происхождении и древнем расселении вместе с элементами тургайской флоры по всей Палеарктике. В Средиземноморье этот род должен был проникнуть до ксерофитизации лесной растительности, следовательно, не позднее сармата, но его отсутствие в Малой Азии свидетельствует о том, что его распространение на юго-восток не пошло дальше Европы. Кавказский представитель этого рода образует элемент цепи, мигрировавшей из Поволжья в Переднюю Азию. Согласно имеющимся данным, лесная миграция по этому пути не могла иметь место ранее акчагыла. Значительные дизъюнкции, существующие сейчас между ареалами видов этой цепи, показывают, что эта миграция вряд ли могла произойти позднее. Нахождение около Казани одного вида этого рода можно объяснить следующими соображениями. Севернее этого города проходит краевая линия большой вюрмской морены, за этой линией виды этого рода, как и прочие древние элементы лесной подстилки, были уничтожены покровным оледенением вюрма. В зоне степи этот вид мог уцелеть лишь у южной границы этой морены, где, согласно данным спорово-пыльцевого анализа, постоянно сохранялись лесные массивы, по крайней мере в некоторых рефугиумах.

Ареал *B. pusilla*, единственного кавказского вида этого рода, должен соответствовать ареалу рефугиумов лесной растительности в цен-

тральном Закавказье в наиболее засушливые периоды четвертичного времени.

Изложенные соображения позволяют объяснить распространение рода *Bathysciola*; однако мало понятно отсутствие видов этого рода вдоль Черноморского побережья Кавказа и Крыма; также неясно происхождение гирканского вида, найденного в Астрабаде. Заметим, что этот вид, *B. persica* Aubé, систематически очень далек от *B. pusilla* и проник в Иран, вероятно, много раньше, может быть из Средней Азии по пути вероятной миграции некоторых видов рода *Divalius*, о которых мы писали выше.

Голарктический род *Otiogrhynchus* Germ. (скосары) насчитывает более 1500 видов. Он во многом аналогичен роду *Carabus*. Ареалы обоих этих родов перекрываются почти полностью. В Неарктике скосары представлены очень бедно и лишь таежными формами, общими с восточной Сибирью. Здесь, как и для рода *Carabus*, намечается четвертичная миграция через Берингов пролив.

Основным биотопом скосарей был, несомненно, лес как лиственный, так и хвойный. Несколько видов встречается в тундре, очень многие на горных лугах; ряд видов эндемичен для дюн морского побережья, в том числе и Средиземноморья. Очень немногие виды степные или пустынные. В редколесье скосары нередки, наоборот, влажных стаций, болот, саз, берегов рек избегают. В целом, хотя этот род и лесной, но гораздо менее гигрофилен, чем род *Carabus*, и может считаться мезофилом. Личинки развиваются в почве, имаго питается листвой, предпочтительно кустарников или деревьев, в том числе и хвойных, встречается обычно летом, в более сухих стациях ведет ночной, в более влажных—дневной образ жизни. Для многих скосарей установлено существование партеногенетического размножения, среди некоторых других видов самцы очень редки. Известны также такие виды, у которых некоторые популяции развиваются партеногенетически, а другие половым путем. Некоторые энтомологи стараются объяснить наличие «видовых сгустков» этого рода спецификой партеногенетического размножения, однако аналогичные сгустки наблюдаются у многих родов, партеногенетически не развивающихся, например у родов *Carabus*, *Dorcadion*, *Sphenoptera* и т. д. С другой стороны, некоторые секции скосарей, как, например, *O. ligustici*, представлены очень бедно, хотя и развиваются партеногенетически.

Как и род *Carabus*, в Средиземноморье скосары проникли недавно; об этом свидетельствует, во-первых, их отсутствие в Макаронезии. Во-вторых, отсутствие следов древней миграции из Европы в Неарктику. Затем отсутствие в Средиземноморье ксерофилизированных или эндогейных форм; так как у родственного рода *Troglogrhynchus* Schm., о котором мы писали выше, все виды эндогеи, нет причины сомневаться в том, что и скосары могли бы приспособиться аналогичным путем к ксерофи-

тизации растительности, если бы проникли издавна в Средиземноморье. Однако (и в противовес роду *Carabus*) многие виды обычны в редколесье Средиземноморья, а некоторые даже специфичны, но в лесных рефугиумах Средиземноморья они представлены довольно бедно и малохарактерными видами.

Хотя из олигоцена Европы и описан один скосарь, можно сомневаться в родовой принадлежности этого вида, так как на отпечатке едва ли возможно проверить родовые признаки скосарей. То же можно сказать об описании скосарей из третичных отложений Неарктики.

В Средней Азии видовой состав скосарей, очевидно, довольно богат, но еще почти не изучен; однако, поскольку здесь известны в основном высокогорные виды, допущение миграции европейских форм из Средней Азии невероятно; наоборот, связи скосарей Сибири и Европы многочисленны и разнообразны. В таежной зоне скосары представлены сравнительно бедно и широко распространенными формами, громадное большинство видов приурочено к горным массивам, особенно к альпийской зоне. Тогда как количество видов скосарей очень значительно, их внутривидовая изменчивость невелика; однако у некоторых видов известны различные морфы и географические расы.

Многие ареалы скосарей своеобразны. К сожалению, внутривидовые связи этого громадного рода изучены недостаточно, и поэтому мы не способны предложить здесь схему его расселения, как мы это сделали для рода *Carabus*. Правда, изучению и зоогеографическому анализу скосарей посвящена интересная работа Л. В. Арнольди; однако, поскольку она не опубликована, мы не смогли ее использовать. Поэтому мы ограничимся здесь рассмотрением лишь некоторых частных случаев.

Характерный подрод *Dodecastichus* Stierl. почти целиком эндемичен для Югославии, кроме этого, встречается в восточных Альпах, Италии, Венгрии, Силезии и Болгарии. Этот своеобразный ареал не находит себе аналога среди рода *Carabus*.

O. arcticus O. Fabr. широко распространен в тундре, встречается также в Центральном Массиве во Франции и в некоторых горах средней Европы, относящихся все к древним массивам, поднявшимся до олигоцена. Жаннелль объясняет такое расселение проникновением этого вида в Европу в палеогене, где он обособился на горных хребтах во время морской трансгрессии олигоцена. Однако трудно допустить, что ареал этого вида, который окончательно расселился лишь во время ледниковых периодов и притом на громадные пространства, был частично обусловлен рельефом олигоцена; также непонятно, каким образом этот вид, который долгое время должен был жить в субтропических лесах, сумел бы приурочиться за сравнительно очень краткое время к условиям тундры и притом как раз на сравнительно невысоких горах. На наш взгляд, гораздо логичнее допущение заселения этим видом невысоких гор в четвертичное время из Сибири и притом постольку, поскольку он

нашел более или менее подходящие условия для своего развития, следовательно на лугах, находящихся на сравнительно низких уровнях, каковые как раз свойственны заселенным им горным массивам; отсутствие его на высоких горах и в лесах можно объяснить специфическими условиями среды этих биотопов, существенно отличающимися от условий тундры.

Что касается типа распространения секций скосарей, то здесь должны иметься как серии викариатов, так и примеры лучеобразного распространения, а на Кавказе и представители эльбрусской фауны; однако мы сейчас не в состоянии уточнить этот вопрос.

Как для рода *Scarabus*, скосары в Талыше представлены очень бедно и, в основном, высокогорными формами.

Расселение скосарей по Европе в целом также должно было происходить по тем же путям, как и для видов рода *Scarabus*, однако со значительными отклонениями для отдельных групп. Так можно найти некоторую аналогию между ареалами *Procrustes* и *Otiorrhynchus s. str.*, но этот последний подвид в западном Средиземноморье представлен очень богато, что можно приписать его древнему (нижнеплиоценовому) расселению. Ареал подрода *Dodecastichus* не имеет параллели среди видов рода *Scarabus*; однако возможно, что его родину нужно искать там же, где образовалась секция *Prosegerus*, т. е. где-то на Карпатах, хотя его расселение произошло по другим путям и, вероятно, в иное время. Бореальные элементы широко распространены в Европе и в Сибири, но на Кавказе отсутствуют. Зато процент эндемиков здесь еще больший, чем для рода *Scarabus*. Так, в фауне Армянской ССР обнаружено 53 вида скосарей. Из них два вида степных (*O. ligustici* и *O. conspersus*), один пустынный, четыре вида принадлежат и араратской группе, куда следует по существу отнести горностепного *O. jagrachlinus*, причисленного нами к гирканской группе. Все эти пять видов высокогорные, один вид крымско-кавказский. Пять видов, характерные для светлых лесов, связаны с восточным Средиземноморьем. Среди лесных видов два встречаются также на юге Европейской части СССР, четыре вида панкавказских и два—местные эндемики. Почти все наши виды высокогорные и все они либо эндемичны для Закавказья, либо араратские, больше половины этих видов эндемично для Армении. За редкими исключениями они не проявляют тяготения к эльбрусской фауне, большинство из них должно было образоваться на месте в основном за счет лесных элементов. В формировании этой фауны известную роль могло сыграть сводное поднятие бассейна Севана, однако оно было вряд ли очень существенным, потому что «сгустки видов» скосарей известны из всех горных массивов Средиземноморья независимо от того, имелись ли там сводовые поднятия или нет.

Анализ фаунистического спектра наших скосарей позволяет приписать их расселение трем миграциям: одной степной, представленной

лишь двумя видами и происшедшей, вероятно, в куяльницком веке или в плейстоцене; эта миграция пришла с севера, так же как и вторая, лесная, имевшая место в акчагыле. Третья миграция, наоборот, в Армению пришла, вероятно, из Малой Азии и связана со светлыми лесами; ее можно приписать верхнему плиоцену. Высокогорная фауна формировалась отчасти на месте, а отчасти в пределах ареала араратской группы, где, вероятно, обнаружатся многие из мнимых местных эндемиков. Здесь, очевидно, существовал мощный очаг видообразования скосарей, откуда произошла значительная часть эндемиков Малого Кавказа за исключением альпийских; этот очаг, по нашим представлениям, должен был существовать в нижнем плейстоцене. Для форм этого очага характерна приуроченность к открытым, довольно аридным ландшафтам, растительность которых летом полностью выгорает, и широкий высотный диапазон (2000—3000 м над уровнем моря). За четвертичное время миграции скосарей из Сибири в Европу продолжались, но в Закавказье, очевидно, не проникали. Особо стоит *O. hajastani*, туранского происхождения.

Анализ трех предыдущих родов показывает, что акчагыльская миграция должна была значительно обогатить лесную фауну Кавказа. К ней же мы причисляем нашу фауну древесной листвы, которая, как мы видели выше, носит характер большой молодости. Можно полагать, что ее древняя фауна была гораздо богаче современной, но почти вся вымерла, не сумев приспособиться к похолоданию климата. В акчагыле на Кавказ должны были проникнуть также представители родов *Phyllobius* и *Polydrosus*, расселение которых во многом напоминает расселение скосарей, хотя здесь высокогорные формы отсутствуют. Однако в среднюю Европу эти роды пришли гораздо раньше, так как оба принадлежат к фауне янтаря. В пользу нашего предположения говорит, во-первых, приуроченность всех видов этих родов к Палеарктике (виды рода *Polydrosus*, описанные из Америки, принадлежат, очевидно, к другим родам), затем бедный видовой состав этих родов в Талыше и в древних лесных рефугиумах Средиземноморья, почти полное отсутствие характерных форм в аридных редколесьях, а также образ жизни этих долгоносиков, который тесно связан с древесной листвой или хвоей. К акчагыльской миграции следует также отнести все лесные формы европейско-сибирской группы, а также часть видов, широко распространенных в лесах Палеарктики.

К араратской группе мы отнесли 77 видов, принадлежащих преимущественно к пустыням (29 видов), а также к прибрежным ценозам, фригане, редколесью (17 видов), степи и лугу.

Спектр араратской группы состоит из элементов разнообразного происхождения, но с преобладанием восточносредиземноморских или эгеидских форм. Фауна фриганы здесь небогата, прибрежная фауна представлена лишь шестью видами, что можно объяснить характером

местного рельефа. Состав фауны редколесья интересен почти полным отсутствием форм, связанных с деревьями или кустарниками, что свидетельствует об отсутствии сколько-нибудь значительной древесной растительности за весь соответствующий отрезок времени на ареале апаратской группы. Однако к этой фауне принадлежит *Stenocogus vittidosum*, развивающийся в корнях деревьев или кустарников. Степная фауна представлена небогато, но к ней генетически тяготеет ряд видов закавказской и восточномедиземноморской групп, а также несколько армянских эндемиков. То же самое можно сказать о фауне лугов субальпийского яруса; наоборот, альпийцев в этой группе нет.

Нам остается остановиться на фауне сосняков. Мы уже подробно изучили эту фауну в прошлых главах и видели, что в Армении она представляет сильно обедненное производное фауны средней Европы с незначительной примесью средиземноморских видов; особенно интересна для нас эгейская группа, состоящая из трех видов, из которых два известны также из Крыма. Ареалы этих видов свидетельствуют о наличии верхнетретичной миграции хвойных из Крыма в Малую Азию через Кавказ, вероятно в акчагыле. Момент проникновения сосны в Армению остается неясным. Нам кажется наиболее вероятным отнесение этого момента к акчагылу; однако мы не располагаем никакими убедительными доводами, способными опровергнуть гипотезу, выдвинутую В. З. Гулисашвили (стр. 163).

VI. ЛЕДНИКОВЫЕ ПЕРИОДЫ

Хотя ледниковые периоды принадлежат к четвертичному периоду и, следовательно, гораздо ближе к современной эпохе, чем предыдущие, их история совсем неясна. Количество оледенений на Кавказе не установлено, но для Армении большинство геологов допускает во второй половине плейстоцена два оледенения. До этого, возможно, имели место более древние оледенения, но никаких достоверных данных о них не имеется.

Мы не знаем, как изменился климат Армении за четвертичный период, но мы видели выше, что в долине Аракса он до среднего плейстоцена должен был быть более теплым, а затем более холодным и континентальным. Поэтому можно допустить, что древние ледниковые периоды должны были отразиться на климате Армении гораздо менее резко, чем на Главном хребте. Этим объясняется бедность у нас элементов эльбрусской фауны, а также большая молодость наших альпийских лугов, установленная Тахтаджяном (1946). В четвертичное время сформировалась, очевидно, также фауна наших болот, хотя некоторые из ее элементов—древнего происхождения.

Резкие изменения климата плейстоцена на территории Армении не могли не привести к значительным сдвигам ландшафтных зон, а вместе с ними и ареалов большинства видов. К сожалению, недостаток геологических данных и, в особенности, отсутствие спорово-пыльцевых анализов не позволяют уточнить многие существенные моменты. Поэтому мы здесь ограничимся кратким обзором основных изменений, происшедших в наших биоценозах за плейстоцен.

Ледниковые периоды характеризуются холодным сухим климатом, неблагоприятным для произрастания лесов, площадь которых в Армении за эти периоды должна была сильно сократиться. Однако сохранение здесь нескольких лесных рефугиумов не вызывает сомнения и может быть доказано как анализом лесной фауны, так и произрастанием некоторых реликтовых древесных пород, как, например, тисса.

Из двух основных лесных массивов Армении Зангезурский наиболее изолирован. Мы видели выше, что здесь обнаружено несколько местных лесных эндемиков, связанных с древостоем. На травостое также найдено несколько эндемичных жесткокрылых, но вероятнее всего эти виды в дальнейшем обнаружатся и в других лесах Кавказа. В подстилке лесов Зангезура эндемиков очень мало и ее фауна в целом очень бедна. Изучение некоторых лесных массивов Зангезура показало нам, что даже в густых влажных лесах концентрация древних лесных форм приурочена к оврагам северных склонов; на восточных румбах, даже в очень влажной среде, они отсутствуют полностью. У нас создалось впечатление, что современные леса Зангезура в прошлом претерпели период интенсивного вымирания, во время которого сохранились лишь в виде небольших балок по оврагам северных склонов. При этом наиболее пострадали элементы лесной подстилки, как ошупники, многие *Liodidae*, *Scydmaenidae*, *Staphylinidae* и т. д.; фауна лесных ручьев и древостоя, наоборот, сохранилась гораздо лучше, особенно на нижней опушке леса, чем объясняется нахождение в долине Цава ряда местных эндемичных ксилофагов.

Для Зангезура, как для восточного Закавказья в целом, характерно обилие средиземноморских форм как в фауне, так и во флоре. Акад. Гроссгейм попробовал объяснить это явление допущением молодой голоценовой миграции из Средиземноморья в восточное Закавказье, но предложенные им пути невероятны и совсем не вяжутся с ареалами громадного большинства видов. Так как мы считаем непонятным, чтобы такая молодая миграция не оставила до нынешнего времени явных следов и притом многочисленных следов вдоль своего пути, мы видим в восточном Закавказье древний рефугиум теплолюбивой биоты, сохранившейся здесь с плиоцена в силу особых условий среды, вызванных местным рельефом. Известно, что и сейчас восточное Закавказье гораздо лучше защищено от вторжения холодных северных волн, чем западное.

Анализ современной лесной фауны Зангезура показывает, что она

является обедненным производным фауны западного Азербайджана. Можно полагать, что значительная часть ее видов проникла сюда в голоцене из лесных рефугиумов массива Мров-Дага, где и сейчас сохранилось много древесных пород, в Зангезуре отсутствующих. Однако некоторые лесные рефугиумы просуществовали также на юге Кафанского района.

Площади лесов северной Армении также значительно уменьшились во время ледниковых периодов, но условия местного рельефа благоприятствовали миграциям лесных элементов вниз к долине Куры, поэтому древняя лесная фауна сохранилась здесь гораздо лучше. Однако связь с соседними лесными массивами Малого Кавказа препятствовала образованию местных эндемиков. Правда, нами здесь обнаружен ряд новых видов, преимущественно в фауне лесной подстилки, но они, несомненно, будут найдены в дальнейшем и за пределами нашей республики. Единственно возможным исключением из этого правила мы считаем *Duvalius stepanavanensis*, являющегося древним реликтом, претерпевшим период интенсивной ксерофилизации в киммерии, а затем снова очутившимся в лесной среде после похолодания местного климата. Мы не в состоянии здесь указать на ход миграции наших лесов за четвертичное время, но на территории Армении должно было сохраниться несколько лесных рефугиумов в нижней части долин Дебеда и Агстева и некоторых их притоков. Во время ледниковых периодов какие-то остатки леса должны были сохраниться также в долине Аракса, в частности в ущелье Азата, но, очевидно, на очень ограниченных пространствах; зато в межледниковые периоды леса здесь, вероятно, сильно разрастались, так как сейчас их фауна однородна.

Для фауны редколесья характерна концентрация видов, в особенности эндемичных, на юге Кафанского района и в Мегринском, а также в Ордубадском районе НахАССР. Во время ледниковых периодов здесь должен был сохраниться мощный рефугиум для термофильных форм. Другим рефугиумом мог служить северо-западный Иран, куда из долины Аракса элементы редколесья могли проникнуть по ущелью Котурчая. По этому пути расселились такие виды, которые в юго-восточной Армении не найдены, как, например, *Potosia funesta*, *Lytta menetriesi*, *Anthaxia flavicomis* etc.

Наконец, некоторые виды сумели сохраниться несомненно и в Арагатской котловине, как об этом свидетельствуют ареалы двух наших видов рода *Nemognatha*, один из которых встречается на запад, а другой на восток от Еревана, а также нахождение на склонах Арагаца *Blattivogus margaritae*.

Что касается шибляка, то здесь явно вырисовывается древний рефугиум на юге Зангезура вплоть до Мегринского района. Наоборот, отсутствие сколько-нибудь характерных форм в фауне шибляков северной Армении свидетельствует о недавнем появлении здесь этого ценоза.

От похолоданий плейстоцена сильно должна была также пострадать фауна фриганы, которая сейчас очень бедна. Можно полагать, что в Армении фригана сильно разрослась лишь под воздействием антропогенного фактора и за последние столетия, как это допускается ботаниками, но в долине Аракса эта формация сохранилась во время ледниковых периодов в нескольких рефугиумах, вероятно очень небольших. Следы таких рефугиумов обнаружены на нижней опушке фриганы в Азизбековском районе, а также в НахАССР. В Мегринском районе, наоборот, следов таких рефугиумов нами не выявлено, да и элементы фауны фриганы, в противовес флоре, здесь очень бедны.

Фауна пустынь Армении должна была сохраниться на месте, по крайней мере за последнее оледенение. В самом деле, мы знаем, что это оледенение произошло сравнительно недавно и в условиях современного рельефа. Так как в этих условиях невозможно наметить пути миграции фауны этих пустынь в более южные страны, то остается допустить, что наши пустынные виды сумели пережить на месте вюрмское оледенение. Так как в долине Аракса это похолодание было, очевидно, интенсивнее предыдущих, нет причины сомневаться в сохранении здесь пустынной фауны и за весь плейстоцен, однако возможность проникновения сюда некоторых пустынных форм за этот период не исключается. Как бы то ни было, пустыни в Армении сохранились во время ледниковых периодов, но их площади должны были сильно сократиться. Нахождение группы эндемиков в супесчаной пустыне вокруг Эчмиадзина доказывает, что, по крайней мере здесь, существовал древний пустынный рефугиум, другой такой рефугиум намечается у города Нахичевани, а третий более на восток, между Джульфой и Ордубадом.

Прибрежные биоценозы перенесли похолодания вероятно гораздо лучше, чем остальные элементы биоты, так как условия влажности здесь не зависят от осадков, а климатические колебания умеряются воздействием местной среды. Кроме того, приречным ценозам обеспечены беспрепятственные миграции, в случае климатических колебаний, вдоль течения рек. Поэтому можно полагать, что фауна этих ценозов за четвертичный период пострадала гораздо меньше остальных, а фауна болот даже значительно обогатилась, как мы это рассмотрим ниже.

Мы ничего не знаем о том, существовали ли хвойные леса в Армении до голоцена или нет; во всяком случае сейчас в Армении никаких следов древних рефугиумов сосняков нам не известно.

За четвертичный период изменения степных и луговых ландшафтов должны были быть значительными и зависели как от климата, так и от многочисленных вулканических извержений этого времени. Эти последние приводили к периодическому полному истреблению на широких пространствах местной биоты, которая затем восстанавливалась за счет соседних стадий, не залитых лавой. Особый интерес здесь представляют эндемики, найденные на Арагаце или Гегаме. Если на самом

деле эти виды окажутся эндемичными для этих массивов, то можно было бы видеть в этом факте доказательство действия вулканических извержений в самое холодное время ледниковых периодов. Только так можно объяснить нахождение здесь этих эндемиков, так как при более теплом климате лавовый покров, который здесь образует сплошную кору, должен был бы их уничтожить; наоборот, во время похолоданий высокогорные виды должны были спускаться на 1000 м ниже в горно-степную зону, так как наибольший зональный сдвиг в Армении геологами определяется приблизительно в 1000 м; в этой зоне во время извержений они могли сохраниться, по крайней мере местами, на возвышенностях, не залитых лавой.

За плейстоцен наша горная фауна обогатилась рядом новых элементов, главным образом луговых. Особенно интересна здесь бореальная миграция, на которой нам следует остановиться. В качестве примеров бореальных элементов мы рассмотрим здесь следующие роды.

Род *Olophrum* Eg. основательно обработан в монографии Шеерпельца (Otto Scheerpeltz, 1929), что значительно облегчает наш анализ. Он насчитывает 46 видов (не считая двух недавно описанных видов из средней Европы) и 11 секций, которые именуются группами. Этот род можно было бы разбить на два подрода, в зависимости от того, окаймлены ли глаза сзади бороздкой (большинство видов) или нет (секции 7 и 11). Первая секция насчитывает 6 видов и распространена в северной и средней Европе, Болгарии, Альпах и на Алтае. Вторая секция состоит из 8 видов и представлена в Северной Америке, Аляске, средней и северной Европе, на Кавказе и в Иране. Следует отметить, что в Иране найден *O. fuscum* Gravh., широко распространенный в Европе, и притом вполне типичная форма. Все три кавказских представителя, наоборот, эндемичны, из них два описаны из окрестностей Теберды, а третий с Арагаца. В этой секции имеется также один вид, эндемичный для Англии, страны, вообще очень бедной эндемиками. Третья секция сводится к одному виду из Китая. Четвертая секция состоит из восьми кавказских эндемиков, из них один вид распространен широко и доходит до «долины Аракса» и Талыша. Пять видов известны с Казбека, один из Гудаур и Лечума, один из Ахалциха. Пятая секция включает три вида, два из них свойственны бассейну Дуная, третий найден на границе Ирана и Ирака. Шестая секция относится к фауне Японии (пять видов). В седьмой секции известно два вида, один из них широко распространен по средней Европе и обнаружен на Кавказе (Тбилиси, Севан), второй известен из Ареша и Геок-Тапы (северный Азербайджан). Восьмая секция свойственна северной Палеарктике (три вида). Девятая—Альпам и Балканам (четыре вида). Десятая—северу Голарктики (четыре вида, из них два эндемичны для Аляски). К одиннадцатой секции принадлежат два вида с севера Голарктики и Аляски. Наконец, следует

отметить, что Шеерпельцу остались неизвестными испанские и пиренейские представители этого рода.

Виды рода *Olophrum* наиболее обычны в ольховых насаждениях, где придерживаются лесной подстилки. По нашим наблюдениям, они встречаются вместе с личинками некоторых двукрылых, размножающихся колониями в растительном детрите и составляющих, очевидно, их кормовую базу.

По Криштофовичу (1941), ольха произрастала на Дальнем Востоке уже в мелу, а в Европе—с олигоцена. Как известно из данных пыльцевого анализа, ольха широко распространилась по Европе в четвертичное время, причем это распространение носило характер периодических всплесков, последняя из которых отмечается для Кавказа в среднем голоцене. Однако виды рода *Olophrum* встречаются и при отсутствии ольхи, например в Армении, где ольха сейчас не произрастает. Также не связан с ольхой самый обычный из европейских видов, *O. pictum* Gyll.

Родиной рода *Olophrum* следует считать Ангарскую плиту, откуда этот род расселился путем ряда миграций. Естественно допустить, что наиболее разорванные ареалы секций соответствуют более древним, наиболее сомкнутые—наиболее молодым миграциям.

К молодым секциям можно причислить восьмую, десятую и одиннадцатую, обладающие все сравнительно цельным ареалом в зоне тундры и тайги. Седьмая секция расселилась во время четвертичной, вероятно молодой миграции. Четвертая секция эндемична для Кавказа и может быть отнесена к эльбрусской фауне. Вторая секция заселяет почти всю Голарктику и, в частности, достигла Ирана. Уже тот факт, что здесь найден среднеевропейский вид, свидетельствует о молодости этого расселения. Нахождение одного вида этой секции на Арагаце, который является молодой горой, подтверждает это предположение; поэтому расселение этих видов можно отнести к риссу, но до отделения Англии от материка. Однако в среднюю Европу эта секция проникла, вероятно, гораздо раньше.

В заключение укажем, что кавказские представители рода *Olophrum* расселились двумя миграциями: одна из них, более древняя, связана вероятно с первым ледниковым периодом, вторая, более молодая,—с риссом.

Род *Pedilus* Fisch. также является характерным представителем ангарской фауны. Единственный армянский представитель этого рода свойствен субальпийскому лугу и является, очевидно, четвертичным пришельцем. Ареал рода *Pedilus* своеобразен. В Европе он найден на Кавказе (Дагестан, Кубань, Фишт), в Крыму (один вид), на Украине и на восток от Волги. Несколько видов описано из гор Средней Азии, Алтая, Тянь-Шаня, Джунгарии и северной Монголии, один вид известен из Киргизских пустынь и несколько видов описано из Северной Америки. Такой ареал несколько напоминает распространение элементов «тибет-

ского типа» фаун Штегмана, но никак не может быть свойствен уроженцам Тибета. Наш вид проник в Армению, несомненно, с севера, может быть из Дагестана, так как наиболее близок к *P. egrans* Fst, описанному отсюда.

Согласно ревизии Цумпта (F. Zumpt, 1928—29), род *Notaris* Steph. насчитывает 15 видов, распространенных в северной Голарктике. Из них три вида известны из Сибири, пять—из Средней и Центральной Азии, вероятно только в горнолуговой зоне, один вид североамериканский, два вида общи Европе и Сибири, один вид известен из Европы, Сибири и Северной Америки, один вид—из северной Палеарктики и Аляски, два вида описаны с гор Европы, один из них найден на Кавказе. Единственный вид этого рода, найденный в Армянской ССР в двух экземплярах, как раз тот, который наиболее широко распространен (Европа, Сибирь, Северная Америка), но заселяет здесь островок, очень отдаленный от остальной части видового ареала; наши экземпляры несколько отличаются от типичных, оба лишены светлого пятна на надкрыльях и, вероятно, заслуживают быть выделенными в самостоятельный подвид. Все виды свойственны болотам, развиваются на разных однодольных из родов *Typha*, *Glyceria* и родственных.

Ареал этого рода напоминает ареал предыдущего; его расселение произошло, вероятно, недавно и шло лучеобразно из Сибири. Одна группа расселилась на восток и проникла в Северную Америку через Берингов пролив, как об этом свидетельствует характерная дизъюнкция ареала одного вида. Другая группа заселила луга гор, окружающих Центральную Азию, третья проникла в Европу и на Кавказ. Отсутствие данных не позволяет выяснить, по какому пути наш единственный вид проник в Армению.

С расселением рода *Notaris* естественно связать расселение рода *Mannerheimia*, в Армении также представленного одним, но эндемичным видом. Род *Mannerheimia* Mäkl. насчитывает всего шесть описанных видов, из них один бореоальпиец (тундра и Альпы), один бореальный (Сибирь, Алтай), один альпийский (Valle d'Aosta), один итальянский (Абруццы), один среднеазиатский (Фергана) и один армянский. Этот последний вид найден на высоте 2200—2300 м над ур. моря, один раз под сухим навозом и один раз под камнем, на горных лугах. Экология этого рода неизвестна. Для рода в целом характерны мощные дизъюнкции ареала.

Среди видов фауны альпийских лугов род *Nastonycha* Motsch. занимает совершенно особое место. Этот своеобразный род насчитывает всего три вида, один из них свойствен северо-западной Африке, другой горам Грузии, а третий Армении, где найден на Арагаце, Севанском и Базумском хребтах. Мы ничего не знаем об условиях существования первых двух из этих видов; третий вид встречается выше 2500 м над уровнем моря, придерживается сравнительно сухих мест на южных

склонах типа «каменистых площадок», встречается иногда вместе с *Opetiopalpus sabulosus*, *Sphenoptera excavata*, с которыми образует своеобразный комплекс исходно теплолюбивой альпийской фауны. Если систематическая близость североафриканской и кавказских форм не есть результат конвергенции, то расселение этого рода, вероятно, следует увязать с сарматской миграцией; его исходным биотопом был, вероятно, лес, откуда он со временем мог проникнуть в альпийские луга; центром образования кавказских форм можно считать Сурамский хребет, хотя он там пока и не обнаружен.

В горных лугах Армении широко распространена блошка *Haltica globicollis*, развивающаяся преимущественно на типичном компоненте наших альпийских ковров—*Sibbaldia*. Ареал этой блошки недостаточно изучен, тип описан из Эрзерума. Обширный род *Haltica* Geoffr. распространен во всем мире; в Палеарктике он представлен рядом видов, большинство которых различаются друг от друга лишь по строению гениталий. Все европейские виды развиваются на двудольных, заселяют разнообразнейшие биотопы. Наш высокогорный вид хорошо отличается от большинства прочих габитусом и маленькими размерами тела, он очень похож на *H. carinthiaca* Wse., известного с восточных Альп и Памира, однако строение penisов этих двух видов совершенно различное. Можно допустить, что этот вид бореального происхождения, но путь его проникновения в Армению неясен.

Подрод *Eutroctes* Zimm. рода *Zabrus* Clairv. (пеуны) свойствен Малой Азии и Кавказу. Пеуны в целом—характерные обитатели степей и пустынь, встречаются также на дюнах литоралей, леса избегают. Все виды питаются зернами злаков, многие из них причиняют серьезный вред культурам зерновых. Пеуны распространены от Средиземноморья до Центральной Азии, на высоких горах средней Европы не встречаются, но характерные высокогорные формы известны с Иберийского полуострова; эти формы габитуально напоминают виды подрода *Eutroctes*, но хорошо обособлены от них систематически. Видовой состав подрода *Eutroctes* не совсем ясен; наши виды свойственны горным лугам, встречаются на высоте от 2000 до 3000 м над уровнем моря, очень обычны на Арагаце и Гегаме. Время и условия образования этого подрода не установлены, однако, трудно допустить его большую древность; что же касается его происхождения, то оно, несомненно, степное.

Мы уже рассмотрели выше видовой состав бореального элемента наших горных лугов и видели, что он, хотя и небогат, но насчитывает ряд характерных видов, которые могли проникнуть сюда лишь с севера и во время ледниковых периодов. К сожалению, путь их миграции через Закавказье недостаточно ясен. Если для эльбрусской фауны этот путь не вызывает сомнения и пролегал через Главный хребет, Сурам и Триалетские горы, путь проникновения на Ахалцихское плато довольно многочисленной группы бореальных форм, не обнаруженных на

Главном хребте, остается под вопросом; ряд видов этой группы проник и в северную Армению, заселив Кечутский, Базумский и Памбакский хребты. Наконец, несколько видов встречается у нас лишь в восточной Армении и сюда пришло очевидно по особому пути. К этим видам можно отнести бореальный вид *Amara famelica*, нахождение которого на Кавказе ставилось под вопросом, *Agonum rugicolle*, обнаруженного на Зангезурском хребте и описанного с Крестового перевала у горы Казбек, и *Trechus ogesitrophus*, близкого к *T. lederi*, известного с гор Бамбалу, Казбека и Рзаваша. Хотя эти примеры немногочисленны, они свидетельствуют о существовании какого-то особого пути общения между Главным хребтом и Зангезурским, который остается загадочным. Возможно, что более тщательное изучение горнолуговой фауны Кавказа позволит в будущем уточнить этот путь, а также причислить к соответствующей миграции ряд дополнительных элементов, как, например, *Pedilus unicolor*, о котором мы писали выше.

Гораздо богаче бореального элемента горнолуговой фауны Армении тот, который образовался на месте. Здесь можно выделить две группы, одну степного, а другую лесного происхождения. К первой следует отнести навозников, пеунов, виды родов *Harpalus*, *Dorcadion* и др.; сюда же мы причисляем один вид рода *Lobodega* пустынного происхождения и златку *Sphenoptera excavata*.

Ко второй группе принадлежат многие жужелицы, коротконадкрылые, скосари, виды родов *Helops*, *Pholicodes* и др.

Распределение всех видов альпийских лугов Армении по генетическим группам дает следующие цифры:

виды бореального происхождения	— 23
виды местного степного происхождения	— 24
виды местного лесного происхождения	— 52
виды местного происхождения, исходный биотоп которых спорный	— 5

В этот список мы не включили виды, более или менее широко распространенные по Европе и которые не могут считаться характерными для горных лугов, хотя многие из них встречаются также на высоких горах Европы; почти все эти виды в Армению, несомненно, пришли с севера, но вовсе не связаны обязательно с миграциями ледниковых периодов. Из приведенных цифр явствует гетерогенное происхождение фауны наших горных лугов, а также преобладающая роль в ее становлении выходцев из местных лесов.

Сравнение фауны Кавказа с средневропейской выявляет в первой из них отсутствие многих форм, характерных и широко распространенных в таежной зоне, но на Кавказе не представленных вовсе. Как пример можно привести род *Chrysochloa* Hope, близко стоящий к роду *Chrysomela* и иногда рассматривающийся как его подрод. Этот род

очень характерен для гор Европы, где богато представлен в субальпийской и альпийской зонах, известен также из лесов Европы и Сибири. Все виды развиваются на травянистых растениях, может быть только на сложноцветных. Многие виды (а может быть и все) живородящие, явление редкое среди жесткокрылых.

Другим примером может служить род *Phyllopertha* Kirby, один вид которого (садовый хрущик) очень обычен почти во всей Европе, но отсутствует в Закавказье. Остальные виды этого рода палеарктоарктические. Как правильно на это указывает Медведев (1949), проникновение этого вида в Европу должно было произойти недавно.

Мы могли бы привести еще много аналогичных примеров, а также сослаться на ареалы некоторых лесных млекопитающих, на которых указывал Б. А. Кузнецов (1950, стр. 70); выше мы видели, что аналогичные примеры можно также найти среди жесткокрылых хвойных лесов (стр. 162). Таким образом, нет сомнения, что в четвертичное время леса Кавказа должны были быть изолированными длительное время от более северных массивов. Так как у нас нет доказательства проникновения каких бы то ни было лесных форм на Кавказ после акчагыла, можно допустить, что с начала плейстоцена климат здесь стал более сухим и континентальным, в связи с чем степные ландшафты расширились, а леса отступили. Однако это предположение нуждается в подтверждении. С другой стороны, можно привести также примеры степных видов, доступ которым в Закавказье оказался закрытым, но здесь преградой послужили горные цепи. Характерным примером таких видов может служить *Lasiopsis caninus* Zoubk., типичная форма которого распространена от Киева и Смоленска до Алтая, Саян и Казахстана; подвид *caucasicus* Semen. свойствен северным склонам Кавказского хребта в Дагестане. В качестве другого примера можно указать на род *Chioneosoma* Kr., распространенный в степях и пустынях от Крыма до Китая. На Кавказе этот род встречается в Ставропольском крае и в низовьях Куры.

Особенно интересным примером может служить триба кравчинок. Громадное большинство кравчинок свойственно степной зоне Средней Азии. Несколько видов проникло в Европу, на запад до Балкан, Венгрии и Подолии; другие известны из Ирана и Малой Азии. Ни один вид не обнаружен в Закавказье. Поскольку в Малой Азии встречается ряд эндемичных видов, их проникновение сюда должно было произойти сравнительно давно, отсутствие кравчинок в Закавказье можно объяснить лишь наличием какой-то экологической преграды с севера (может быть Манычский пролив) и с юга.

Анализ фауны болот Армении свидетельствует о ее большой молодости. К местным эндемикам мы отнесли лишь *Lathrimaemum melanochromum*, найденный нами в одном экземпляре у берега Севана. Однако этот вид совсем не характерен для болот и вероятнее всего лесной. К западнокавказским эндемикам принадлежит лишь *Agonum hexacoelum*,

возможно бореального происхождения. Виды этого рода в основном лесные, но многие из них приспособились к влажным лугам и болотам. В панкавказской группе мы находим два плавунца, оба близких к бореальным формам, от которых они, вероятно, и произошли. Таким образом, из пяти видов кавказских групп по крайней мере три пришли с севера, а один не характерен для болот.

Степная группа состоит из 11 видов и образовалась, вероятно, в связи с кузальницкой миграцией. Бедность этой группы показывает, что эта миграция происходила, вероятно, в условиях сухого климата. Средиземноморская группа насчитывает четыре вида, которые очевидно древние, но для болот не характерные; из них *Bembidion rivulage* принадлежит к литоральной фауне. Остальные группы состоят из видов, обычных в европейских болотах.

В целом фауна болот Армении однородна, если не считать более древних групп степных и средиземноморских видов. Прочие виды вероятно недавние пришельцы в Армению. Бедность и однородность этой фауны может служить указанием на существование в плейстоцене очень сухого периода, во время которого древняя фауна наших болот почти полностью вымерла, так как обилие в Армении пресноводноозерных фаций в плиоцене должно было сочетаться с обособлением богатой местной фауны. Аналогичное явление наблюдается и в Азербайджане; в Грузии, наоборот, болотная фауна богата и разнообразна. Однако не следует забывать, что наша болотная фауна сильно пострадала от деятельности человека.

За последним оледенением начинается голоцен, озаменованный постепенным потеплением среды вплоть до ксеротермического периода, который был теплее современного и ему предшествовал. Можно допустить, что во время этого периода все зональные границы находились на более высоких уровнях, чем современные и, в частности, что леса верховьев Арпы, Севана и северной Армении местами смыкались на своих верхних границах. Возможно, что именно в это время в Армению проникают сосны. Разрастание лесов должно было привести к миграциям лесной фауны из рефугиумов, расположенных как на территории Армении, так и в окружающих горных массивах Малого Кавказа. В это же время в северной Армении появляется держи-дерево. Голоценовые миграции должны были резко сказаться на фауне теплого Гюнейского берега Севана, которая в это время обогатилась многими теплолюбивыми формами, сейчас здесь изолированными от их основного ареала. В долину Аракса за это время также должны были проникнуть некоторые термофильные элементы, пришедшие из северо-западного Ирана. Однако трудно допустить в голоцене обмен фаун между Арменией и более отдаленными странами, хотя бы из-за условий местного рельефа.

Наконец, начиная с исторического периода, наша природа все больше и больше преобразуется под воздействием человека, что сказывается

как в изменении ее ландшафтных зон, так и в видовом составе ее биоценозов. Можно полагать, что за это время в Армении появилось большинство элементов «домовой» фауны, связанной с деятельностью человека, тогда как ряд реликтовых форм должен был исчезнуть, главным образом в фауне пустынь, саз и болот.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В этой главе мы постарались увязать результаты наших фаунистических анализов с имеющимися у нас палеогеографическими и палеонтологическими данными и попытались восстановить динамику формирования нашей фауны жесткокрылых с палеогена до нынешнего времени. При этом мы стремились последовательно применять закон зональности, в действии которого искали объяснение всех основных путей миграции фаун. Конечно, мы не можем претендовать на точное решение поставленной перед нами задачи, но уже тот факт, что мы во время анализа фауны ни разу не натолкнулись ни на одно серьезное затруднение, нам кажется убедительным аргументом в пользу примененного метода. Нет сомнения, что в дальнейшем, по мере обогащения наших знаний по геологии, палеонтологии, палинологии, а также по зоологии и биогеографии Армении и соседних стран, использованный метод сможет оказаться гораздо более плодотворным, чем наша первая попытка в этом направлении, и уточнит многие детали, которых мы сознательно не касались или отразили лишь ориентировочно. Поэтому и полученную картину эволюции ландшафтов Армении следует рассматривать лишь как некоторое приближение к истине.

Из изложенных нами выше соображений вытекает, что в палеогене Армения, как и весь Кавказ, была покрыта влажным субтропическим лесом, который заселился фауной, пришедшей из Эгеиды вместе с элементами прибрежных ценозов. В середине миоцена, при наличии несколько более умеренного, хотя и влажного климата, фауна этого леса несколько обогащается за счет пришельцев из Средиземноморья. В сармате начинается ксерофитизация растительности, преобладающим макроландшафтом становится аридное редколесье, в это же время образуются и пустыни, но в основном сахарского типа. Фауна этого времени значительно изменяется путем ксерофилизации многих местных форм, а также благодаря проникновению сухолюбивых видов, продвигающихся с запада по литоралам Тетиса. В киммерии климат становится еще более сухим, и большая часть страны приобретает пустынный облик, однако, местами, благодаря изрезанному рельефу страны, сохраняются редколесья и даже леса. За это время фауна значительно обогащается за счет дополнительной ксерофилизации многих местных форм, но, глав-

ным образом, благодаря мощным миграциям из Средней Азии элементов пустыни и фриганы, а также тугаев и саз. В куяльницком веке похолодание и увлажнение климата приводят к разрастанию степных ландшафтов, заселяющихся в основном за счет пришельцев с севера. Степи, в свою очередь, вытесняются лесом листопадного типа в акчагыльском веке, обладавшем еще более холодным и влажным климатом, чем предыдущий. Эти леса разрастаются из убежищ, в которых они сохранились за весь ксеротермический период неогена, в них проникают многочисленные элементы более северной лесной фауны в основном ангарского (тургайского) происхождения и бореального типа. Во время ледниковых периодов леса, в свою очередь, отступают перед лугом, который становится преобладающим макрорландшафтом. Фауна этого луга складывается в основном за счет местных форм как лесных, так и степных, более или менее преобразующихся под воздействием новых условий среды, а также за счет мигрантов из северных стран. Несмотря на суровый климат в долине Аракса в некоторых рефугиумах сохраняются также элементы фауны леса, редколесья, фриганы и пустыни. В плейстоцене также формируется фауна современных болот, которые в межледниковые периоды покрывали порой значительные площади как на Армянском нагорье, так и в долине Аракса; фауна этих болот в основном северного происхождения. Наконец, потепление климата в голоцене приводит к образованию современных ландшафтов с их фауной и флорой.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

«Заниматься живыми существами, не доискиваясь причин, это бесплодное созерцание действий или явлений, это не есть наука».

Борр*

Наш зоогеографический анализ фауны жесткокрылых Армянской ССР закончен. Нет сомнения, что наша трактовка многих вопросов может показаться спорной, а некоторые выводы—недостаточно убедительными. Однако, нам представляется, что основная преследуемая нами цель—выявить отражение действия среды на изменение состава фауны—в какой-то мере все-таки достигнута, и что выделение биоценоза, как основного неделимого зоогеографического анализа, правильно, так как именно биоценоз охватывает совокупность взаимосвязей организмов и отражает их зависимость от факторов внешней среды. Соответственно, изменение биоценоза должно быть тем основным явлением, которое определяет преобразование его компонентов, хотя каждый организм эволюционирует по-своему в силу специфики своей наследственности, изменчивости и приспособляемости. Но, как бы ни изменялся биоценоз, он всегда сохраняет известный отпечаток испытанных им преобразований, так что его видовой состав представляет живую летопись его становления. Расшифровка этой летописи, позволяющая восстановить ход развития как этого биоценоза, так и его компонентов, и является основной задачей «генетической» зоогеографии. К разрешению этой задачи и стремилась наша работа.

* M. Preudhomme de Borre, 1873, Annales Soc. Entom. Belgique XVI:CLXIII.

ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В. В. 1944. География растений. Изд. 2, М.
- Архангельский А. Д., Шатский Н. С. и др. 1937. Краткий очерк геологической истории СССР. М.—Л.
- Баранов В. И. 1942. Развитие растительных ландшафтов СССР в третичное время. «Природа», 1—2.
- Бартенев А. О. 1933. О некоторых положениях истории и сложения палеарктической фауны. «Зоол. журн.», XII, 1 и 3.
- Бартенев А. О. К вопросу об основах зоогеографических характеристик животных групп Палеарктики. «Зоол. журн.», XIII.
- Берг Л. С. 1913. Опыт разделения Сибири и Туркестана на ландшафтные и морфологические области. Сб. в честь 70-летия проф. Д. И. Анучина. М.
- Берг Л. С. 1947. Климат и жизнь. Изд. 2, М.
- Берг Л. С. 1947а. Географические зоны Советского Союза. Изд. 3, М.
- Бианки В. 1913. Зоологические деления земного шара. Фауна России, Птицы, 1, М.
- Бобринский Н. А., Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А. 1946. География животных. М.
- Бобринский Н. А. 1949. Животный мир и природа СССР. М.
- Богачев А. В. 1934. Материалы к познанию фауны жуков Апшеронского полуострова. Тр. Азерб. отд. Закавказск. фил. АН СССР, сектор зоол., VII.
- Богдановская-Гиенев И. Д. 1946. Происхождение флоры бореальных болот Евразии. Материалы к истории флоры и растительности СССР, М.—Л.
- Борщов И. 1865. Материалы для ботанической географии Арало-Каспийского края. Приложение к 7-му тому Зап. Имп. акад. наук, 1.
- Боч С. Г. и Краснов И. И. 1946. К вопросу о границе максимального оледенения в пределах Уральского хребта в связи с наблюдениями над горными террасами. Бюлл. Комис. по изучению четверт. периода, VIII.
- Брукс К. 1952. Климаты прошлого. М.
- Вильямс В. Р. 1931. Общее земледелие с основами почвоведения. М.
- Виноградов-Никитин П. З. и Зайцев Ф. А. 1925. Материалы к изучению короедов Кавказа. «Изв. Тифлисс. гос. политехн. ин-та», 1.
- Вульф А. А. 1928. Колеоптерофауна сосновой хвои. Русск. энтом. обзор, 22, 3—4.
- Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. История флор земного шара, М.—Л.
- Гептнер В. Г. 1945. Пустынно-степная фауна Палеарктики и очаги ее развития. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, Отд. биол., 1—2.
- Герасимов И. П. и Марков К. К. 1939. Четвертичная геология. М.

- Герасимов И. П. и Марков К. К. 1939а. Ледниковый период на территории СССР. Тр. Ин-та геогр. АН СССР, VI, 33.
- Герасимов И. П. и Марков К. К. 1941. Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период. Материалы по истории флоры и растительности СССР. I.
- Гончаров Н. Ф. и Овчинников П. Н. 1935—1936. Основные черты послетретичной растительности западного Памиро-Алтая. «Сов. ботан.», 6 (1935) и 1 (1936).
- Гончаров Н. Ф. 1944. Астрагалы СССР. «Сов. ботан.», VI.
- Гричук В. П. 1950. Растительность Русской равнины в нижне- и среднетретичное время. Тр. Ин-та геогр. АН СССР, М.—Л., 46.
- Гричук В. П. 1951. Исторические этапы эволюции растительного покрова юго-востока Европейской части СССР в четвертичное время. Тр. Ин-та геогр. АН СССР, 50.
- Гричук В. П. 1952. Микрорастительное изучение четвертичных отложений Русской равнины. Материалы по четверт. периоду СССР, III, М.
- Громова В. 1948. К истории фауны млекопитающих Кавказа. «Изв. АН СССР», серия биол., V.
- Гроссгейм А. А. 1915. Очерк растительности Араздаганского имения (Сардаракской степи) и горы Дагны в Эриванском уезде. Тифлис.
- Гроссгейм А. А. 1926. Опыт классификации растительности на засоленных местообитаниях Закавказья. «Изв. Азерб. ун-та», Отд. естествозн. и медицина, 7.
- Гроссгейм А. А. и Сосновский Д. И. 1927. Опыт ботанико-географического районирования Кавказского края. Изв. Тбилисс. гос. политехн. ин-та, III.
- Гроссгейм А. А. 1948. Растительный покров Кавказа. М.
- Губкин И. М. 1950. Общие вопросы геологии нефти. Тектоника и нефтеносность юго-восточной части Кавказа, Избр. соч., 1.
- Гулисавили В. З. 1951. Распространение лесобразующих хвойных пород в Закавказье и взаимоотношения между ними. «Ботан. журн.», 36, 3.
- Долуханов А. Г. 1948. Леса Зангезура. Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР, V.
- Животный мир СССР. 1948. II. Зона пустынь. М.—Л.
- Животный мир СССР. 1950. III. Зона степей.
- Зеров Д. К. 1946. Учение о ксеротермических периодах. Материалы по истории флоры и растительности СССР, II, М.—Л.
- Иванова А. В. 1946. Можжевельные редколесья южной Армении. Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР, IV.
- Ильин М. М. 1937. К происхождению флоры пустынь Средней Азии. «Сов. ботан.», VI.
- Ильин М. М. 1946. Некоторые итоги изучения флоры пустынь Средней Азии. Материалы по истории флоры и растительности СССР, II, М.—Л.
- Келлер Б. А. 1938. Растение и среда. Экологические типы и жизненные формы. Растительность СССР, I, М.—Л.
- Кожанчиков И. В. 1946. Экологические предпосылки для зоогеографических делений Евразии. «Журн. общей биологии», VII, 1.
- Козо-Полянский Б. М. 1931. В стране живых ископаемых. М.
- Колаковский А. А. 1955. Плиоценовая флора Меоре-Атара. Тр. Сухумск. бот. сада, VIII.
- Колесников В. П., Жижченко Б. П. и Эберзин А. Г. 1940. Стратиграфия СССР, XII. Неоген СССР, М.
- Комаров В. Л. 1908—1909. Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. Имп. бот. сада, XXIX, 1 и 2.
- Коровин Е. П. 1935. Очерки по истории развития растительности Средней Азии. Бюлл. Среднеаз. ун-та, XX, 4.
- Котов М. И. 1938. Генезис солонцово-солончакового комплекса в Закавказье. «Сов. ботан.», II.
- Краснов А. Н. 1888. Опыт истории развития флоры южной части восточного Тянь-Шаня. Зап. Имп. рос. геогр. о-ва, XIX.

- Крашениников И. М. 1937. Анализ реликтовой флоры Урала в связи с историей растительности и палеогеографии плейстоцена. «Сов. ботан.», IV.
- Криштофович А. Н. 1941. Палеоботаника. М.—Л.
- Криштофович А. Н. 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Материалы по истории флоры и растительности СССР, II, М.—Л.
- Криштофович А. Н. 1954. Происхождение ксерофитных растительных формаций в свете палеоботаники. Пустыни СССР и их освоение. М.—Л.
- Крыжановский О. Л. 1953. Жуки жужелицы рода *Carabus* L. Средней Азии. М.—Л.
- Кудряшев С. Н. 1939. Фрагменты монографии рода *Otostegia*. Ташкент.
- Кузнецов Б. А. 1950. Очерк зоогеографического районирования СССР. Материалы к познанию фауны и флоры СССР (МОИП), отд. зоол., XX.
- Кузнецов Н. И. 1909. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. Зап. Имп. акад. наук.
- Кузнецов Н. Я. 1929. Насекомые чешуекрылые, 1. Фауна СССР и сопредельных стран, М.—Л.
- Кузнецов Н. Я. 1930. Связь географического распространения белянок с распространением их кормовых растений. Ежегодник зоол. музея АН СССР, XXXI.
- Кузнецов Н. Я. 1938. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, V, 1.
- Кузнецов Н. Я. 1941. Чешуекрылые янтаря. М.—Л.
- Куренцов А. И. 1941. Короеды Дальнего Востока. М.—Л.
- Куренцов А. И. 1950. Вредные насекомые хвойных пород Приморского края. Тр. Дальневосточн. фил. АН СССР, серия зоол., 1(4).
- Лавренко Е. М. 1942. О флорогенетических элементах и центрах развития флоры Евразийской степной области. «Сов. ботан.», 1—3.
- Магакьян А. К. 1941. Растительность Армянской ССР. М.—Л.
- Магакьян А. К. 1945. Основные задачи биоценологии в Армянской ССР. Тр. Ереванск. зоопарка, IV.
- Магакьян А. К. 1947. Характерные черты флоры и растительности Капутджуга и вопрос о ботанико-географическом районировании южного Закавказья, ДАН АрмССР, VII, 1.
- Магакьян А. К. 1951. Эллиновые луга Армянской ССР. «Изв. АН АрмССР», IV, 7.
- Магакьян А. К. 1951а. Об одном интересном варианте высокогорной ксерофитной растительности в Армянской ССР. «Изв. АН АрмССР», IV, 4.
- Магакьян А. К. 1953. Рододендровые заросли в Армянской ССР. Тр. Тбилисс. бот. ин-та АН ГрузССР, XV.
- Мартынов А. В. 1929. Экологические предпосылки для зоогеографии пресноводных животных. «Русск. зоол. журн.», IX.
- Медведев С. И. 1949. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые, X—3. Пластинчатоусые, подсем. Rutelinae.
- Медведев С. И. 1952. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые, X—2. Пластинчатоусые, подсем. Melolonthinae, ч. 2.
- Медведев С. И. 1954. Принципы эколого-фаунистического районирования. III Эколог. конференция. Тезисы докладов, 1.
- Мензбир М. А. 1882. Орнитологическая география Европейской России, 1. Уч. зап. Моск. ун-та, отд. естеств.-истор., XXIII.
- Мензбир М. А. 1914. Зоологические участки Туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего. Временник Общ. содейств. усп. общ. наук.
- Мензбир М. А. 1939. Очерк истории фауны Европейской части СССР. М.—Л.
- Мирзоева Н. В. 1956. Динамика развития травостоя каменистой полынной полупустыни окрестностей г. Еревана. Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, X.

- Мчедлишвили П. А. 1951. К палеогеографии Кавказа в чокракском эссе в связи с данными палеоботаники. ДАН СССР, 78, 5.
- Мчедлишвили П. А. и Мчедлишвили Н. Д. 1953. Этапы развития флор в Восточной Грузии в сарматском веке по данным спорово-пыльцевого анализа. ДАН СССР, 91, 3.
- Мчедлишвили П. А. 1954. О находке шишки сосны *Pinus pithyusa* Stander в понтических отложениях Западной Грузии. Сообщ. АН ГрузССР, XV, 7.
- Мчедлишвили Н. Д. 1955. Спорово-пыльцевые комплексы дуабских слоев. ДАН СССР, 100, 4.
- Наливкин Д. В. 1948. Геологическая история Урала. Свердловск.
- Невский С. А. 1937. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Флора и систематика высших растений, IV.
- Нейштадт М. И. 1954. История растительного покрова СССР в голоцене по данным пыльцевого анализа. «Вопросы ботаники», II, М.—Л.
- Овчинников П. Н. 1940. К истории растительности юга Средней Азии. «Сов. ботан.», III.
- Ошанин В. 1891. Зоогеографическая характеристика фауны полужесткокрылых Туркестана. Зап. Имп. рос. геогр. о-ва, XXIII.
- Ошанин В. 1893. Sur les limites et les subdivisions de la région paléarctique. Отчет Интернац. конгресса в Москве, II.
- Парфентьев В. Я. 1951. Короеды и дровосеки ели Шренка. Энт. обозр., XXXI, 3—4.
- Плавильщиков Н. Н. 1936. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые, XXI. Жуки дровосеки, ч. 1. М.—Л.
- Плавильщиков Н. Н. 1940. То же. XXII, ч. 2, М.—Л.
- Плавильщиков Н. Н. 1948. Определитель жуков дровосеков Армении. Ереван.
- Попов М. Г. 1927. Основные черты истории развития Средней Азии. Бюлл. Среднеаз. ун-та, XV.
- Попов М. Г. 1928—1929. Основные периоды формообразования и иммиграций во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры. Проблемы реликтов во флоре СССР, I, М.—Л.
- Попов М. Г. 1931. Между Монголией и Ираном. Тр. по прикл. ботан. и селекции, XXVI, 3.
- Рейхардт А. Н. 1941. Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые, V—3. Sphaeritidae и Histeridae (часть 1). М.—Л.
- Рулье К. Ф. 1852. Жизнь животных по отношению к внешним условиям (три публичные лекции). М.
- Садовский А. А. 1950. О ледниковых реликтах в гигрографии Кавказа. Тр. Зоол. ин-та АН ГрузССР, IX.
- Саркисов А. А. 1945. Генетические связи видов рода *Gazella* и их распространение. Тр. Ереванского зоопарка, IV.
- Северцов Н. А. 1877. О зоологических областях внетропических частей нашего материка. Изв. Имп. рос. геогр. о-ва, XIII.
- Семенов Тянь-Шанский А. П. 1898. *Callipogon relictus*, представитель неотропического рода дровосеков в русской фауне. Тр. русск. энт. общ., XXXII.
- Семенов Тянь-Шанский А. П. 1936. Пределы и зоогеографические подразделения палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распространения жесткокрылых насекомых. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, II, 3.
- Сокановский Б. В. 1954. Заметки о жуках короёдах СССР. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, 59, 5.
- Сосновский Д. И. 1943. Опыт хронологизации основных фитоценозов Восточной Грузии. Сообщ. АН ГрузССР, II.
- Старк В. Н. 1952. Фауна СССР. Жесткокрылые, XXXI. Короеды. М.—Л.

- Страхов Н. М. 1947. Железнодорожные фации и их аналоги в истории земли. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 73. геол. серия, 22.
- Страхов Н. М. 1951. Известково-доломитовые фации современных и древних водоемов. Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, вып. 124, геол. серия, 45.
- Сукачев В. Н. 1938. Главнейшие понятия из учения о растительном покрове. Растительность СССР, I, М.—Л.
- Сукачев В. Н. и Недосеева А. К. 1954. О смене растительности в течение ресс-вюрмского межледниковья. ДАН СССР, нов. серия, 94, 6.
- Сушкин П. П. 1925. Зоологические области средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, 34, 7.
- Сушкин П. П. 1938. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей северо-западной Монголии, I—II, М.
- Тахтаджян А. Л. 1937. Керофильная растительность скелетных гор Армении. Тр. Армянск. фил. АН СССР, II.
- Тахтаджян А. Л. 1937а. Род *Cousinia* и его кавказские представители, Тр. Армянск. фил. АН СССР, II.
- Тахтаджян А. Л. 1939. К познанию водной растительности Лорийской нагорной равнины. Тр. Бот. ин-та Армянск. фил. АН СССР, I.
- Тахтаджян А. Л. 1941. Ботанико-географический очерк Армении. Тр. Бот. ин-та АН Армянск. фил. АН СССР, II.
- Тахтаджян А. Л., Гроссгейм А. А., Сосновский Д. И. и Сахокия М. Ф. 1945. Опыт построения классификационной схемы растительного покрова Кавказа. ДАН АрмССР, II, 3.
- Тахтаджян А. Л. 1946. К истории развития растительности Армении. Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, IV.
- Тер-Минасян М. Е. 1945. Распространение и экология долгоносиков *Attelabidae* в СССР. Зоол. сб. АН АрмССР, III.
- Тумаджянов И. И. 1938. Леса горной Тушетии. Тр. Тбил. бот. ин-та АН ГрузССР, V.
- Тутковский П. А. 1910. Ископаемые пустыни северного полушария. Прилож. к «Земледелию» за 1909 г.
- Уваров Б. П. 1927. Саранчовые Средней Азии. Ташкент.
- Федоров А. А. 1945. Околоснежная растительность горы Арагац (Алагец) в Армении. «Сов. ботан.», XIII, 4.
- Федоров А. А. 1952. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время, как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Материалы по четверт. периоду СССР, III.
- Флорэз Д. Н. 1949. Короеды хвойных деревьев восточной Сибири. Иркутск.
- Флоров Д. Н. 1955. Происхождение (становление) энтомофауны тайги. «Зоол. журн.», XXXIV, 4.
- Фомин А. В. 1906. Солончаки и сопровождающие их формации в восточном и южном Закавказье. Вестник Тифлисс. бот. сада.
- Чигуряева А. А. 1951. Материалы к олигоценовой флоре майкопской свиты Кавказа. «Ботан. журн.», XXXVI, 3.
- Чичерин Т. С. 1901. Genera des Harpalini des régions paléarctique et paléanarctique. Тр. Русск. энт. общ. XXXV.
- Шварц С. С., Павлинин В. Н. и Данилов И. Н. 1951. Животный мир Урала. Свердловск.
- Штегман Б. К. 1938. Основы орнитологического деления Палеарктики. Фауна СССР, 1—2 (новая серия), М.—Л.
- Ярмоленко А. В. 1941. К вопросу о разрыве между данными палеоботанической летописи и состава современной флоры. «Сов. ботан.», 5—6.
- Ярошенко Г. Д. 1929. Сосна и дуб в Армении. Эривань.

- Ярошенко Г. Д.** 1945. Динамика развития лесной растительности северной Армении за последние 300 лет. ДАН АрмССР, III, 3.
- Ярошенко П. Д.** 1940. К истории высокогорной растительности Кавказа. Изв. Армянск. фил. АН СССР, IV, 5.
- Бауер А.** 1925. Die geographische Verbreitung der Tenebrionidae Europas, Arch. Natur. Geschichte, 87.
- Blytt A.** 1876. Forsog til en teori om Invandringen of Norges Flora under vexlende tegufulde og tørre Tider. Nyt Magazin Naturv. Kriciania.
- Blytt A.** 1882. Die Theorie der wechselnden Kontinentalen und insularen Klimate. Bot. Jahrb. Systemat., II.
- Blytt A.** 1893. Zur Geschichte der nordeuropaischen, besonders der norwegischen Flora. ib. XIII.
- Bodenheimer F. S.** 1937. Prodrum Faunae Palaestinae. Essai sur les éléments zoogéographiques et historiques du Sud-Ouest du sous-règne paléarctique. Le Caire. 1.
- Breuning St.** 1932—1935. Monographie der Gattung Carabus L. Best.-Tabellen., nn. 104—110.
- Clements F. E., Martin E. V. & Long F. L.** 1950. Adaptation and origin in the plant world. Watham, Mass. U. S. A. The Chronica Botanica Comp. Book Depart.
- Darwin Charles.** 1892. Journal of rechearches with the natural history and geologie of the countries, visited during the voyage around the word of H. M. S. Beagle under the command of Captain Fitz Roy R. N. II edit., London.
- Eig A.** 1931. Les éléments et les groupes phytogéographlques auxiliares dans la flore paléstinienne. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Herausgegeben von Prof. Fr. Fedde, LXIII. Dahlem.
- Engler A.** 1882. Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode.
- Hagedorn M.** 1906. Borkenkäfer des Bernsteins. Schriften Phys. ökon. Gesel. Königsberg. 47.
- Handlirsch A.** 1906—1908. Die fossilen Insecten und die Phylogenie der resenten Formen. Leipzig.
- Heilprin A.** 1887. The geographical and geological distribution of animals. London.
- Heyden L., Reitter E. & Weise J.** 1906. Catalogus Coleopterorum Europae. Caucasi et Armeniae Ross. 2 edit. Pascau.
- Holdhaus K. & Lindroth C.** 1939. Die europäischen Koleopteren mit boreoalpiner Verbreitung. Ann. Naturgesch. Museums Wien, 50.
- Jeannel R.** 1924. Monographie des Bathyscinae. Arch. Zool. exp. et génér., LXIII, 1.
- Jeannel R.** 1926—1930. Monographie des Trechinae. L'Abeille, XXXII (1926); XXXIII (1927); XXXV (1928); XXXVII (1930).
- Jeannel R.** 1936. Monographie des Catopidae. Mém. Muséum, 1.
- Jeannel R.** 1937. Les Bembidiidae endogés. Monographie d'une lignée gondwanienne. Rev. Franc. ent., 3.
- Jeannel R.** 1938—1939. Mission scientifique de l'Omo. Mém. du Muséum, VIII—IX.
- Jeannel R.** 1940. Les Calosomes. Mém. Muséum, XIII.
- Jeannel R.** 1943. La gènèse des Faunes terrestres. Presse univ. France. Paris, 1.
- Jeannel R.** 1949. Les Insectes. Classification et Phylogénie, les Insectes fossiles. Evolution et Géonémie, Ordre des Coléoptères; dans: Traité de Zoologie, IX. Masson éd. Paris.
- Leng Ch. & Mutchler J.** 1920, 1927. Catalogue of the Coleoptera of America north of Mexico.
- Méquignon A.** 1936. Une biocenose en formation. Les Coléoptères attachés au Pin en Forêt de Fontainebleau. Travaux Naturalistes de la Vallée Loing. Moret-sur-Loing. VIII.

- Möbius K.** 1877. Die Auster und Austerwirtschaft. Berlin.
- Perris E.** 1863. Histoire naturelle des insectes du Pin maritime. Paris.
- Peyerimhoff P. de.** 1931. Mission scientifique du Hoggar. Coléoptères. Mém. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, II.
- Peyerimhoff P. de.** 1933. Les Coléoptères attachés aux conifères dans le Nord de l'Aïrique. Ann. Soc. ent. France.
- Rüttimeyer L.** 1867. Über die Herkunft unserer Tierwelt. Basel.
- Saalas V.** 1917, 1923. Die Fichtenkäfer Finnlands. Ann. Acad. Fennica. Ser. A. I (1917); II (1923).
- Sainte-Claire Deville J.** 1935. Catalogue des Coléoptères de France. L'Abeille, XXXVI.
- Scharff. K.** 1928. On the terrestrial Mollusca of the high Alps and their origin. Mém. Soc. Biogeogr., II.
- Scheerpeltz O. & Winkler A.** 1930. Coleoptera. In Thierwelt Mitteleuropas.
- Scheerpeltz O.** 1929. Monographie der Gattung Olophrum Er. Verhandl. zool. bot. Ges. Wien, LXXIX, 1.
- Sclater P. L.** 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. J. Linn. Soc. London. Zool., II.
- Sernander R.** 1908. On the evidence of postglacial changes of climate furnished by the peatmosses of northern Europe. Geol. Fören. i Stoch. Børhandling, XXXV.
- Sernander R.** 1910. Die schwedischen Torfmoore als Zeugen postglacialer Klimaschwankungen. Die Veränderung des Klimas seit des Maximum der letzten Eiszeit.
- Small.** 1919. The origin and development of the Compositae. New Phytologist, 16&18.
- Uvarov B. P.** 1927. Composition and origin of the Palaearctic fauna of Orthoptera, X-e Congres intern. Zool. Budapest 1.
- Uvarov B. P.** 1938. Ecological and biogeographical relations of eremian Acrididae. La vie dans la région désertique Nord-Tropicale de l'Ancien Monde. Mém. Soc. Biogéographie, VI.
- Wallace A. R.** 1876. The geographical distribution of animals, I—II, London.
- Zumpt E.** 1928—1929. Revision d. Genera Notaris Germ., Lepidonotaris m., Thryogenes Bedel etc. Koleopterol. Centralblatt, III.

СПИСОК РАБОТ,

ПОСВЯЩЕННЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫМ АРМЕНИИ ИЛИ КАВКАЗА

- Аветян А. С.** 1951. О повреждении виноградной лозы в Армении лжекороедом *Synoxylon perforans* Schrnk (Coleoptera, Bostrychidae). Энтом. обзор., XXXI, 3—4.
- Аветян А. С.** 1952. Вредители плодовых культур в Армянской ССР. Ереван.
- Аллавердян Э. Б.** 1940. Выявление видового состава и степени вредности вредителей сахарной свеклы в Ленинанском плато и Сиснанском районе, с целью разработки мер борьбы против них. Итоги н.-и. работ Н.-ин-та полеводства Наркомзема АрмССР за 1939 г. Ереван.
- Бабаджаниди И. Д.** 1915. Несколько наблюдений над *Catapochrotus crematogastris* Reitt. Изв. Кавказск. музея, IX, 2.
- Бабаджаниди И. Д.** 1917. Перечень златок, найденных в окрестностях города Елизаветополя. «Изв. Кавказск. музея», X, 4.
- Багдасарян Б. А.** 1941. Жуки зерновки (Bruchidae) Армянской ССР и их связь с растениями, в частности с бобовыми. Научн. тр. Ереванск. ун-та, XVI.
- Багдасарян Б. А.** 1948. Биология *Bruchidius holosericeus* Schön. окрестностей Еревана. Сб. научн. тр. Ереванск. ун-та, XXVIII (на арм. языке).

- Багдасарян Б. А.** 1950. О некоторых вопросах биологии чечевичной зерновки (*Bruchus lentis* Fröl.) в условиях Армении. Научн. тр. Ереванск. ун-та, XXX (на арм. языке).
- Багдасарян Б. А., Арутюнян А. И. и Минасян А. Н.** 1951. Вредные жуки и бабочки древесных пород Котайкского района и окрестностей г. Еревана. Научн. тр. Ереванск. ун-та, XXXIII, сер. биол., 2 (на арм. языке).
- Багдасарян Б. А.** 1952. Материалы к изучению некоторых отрядов насекомых Мартунинского района Армянской ССР. Научн. тр. Ереванск. ун-та, XXXIII, сер. биол.
- Богачев А. В.** 1929. Список жуков Апшеронского полуострова и прилежащих частей Бакинского уезда. «Изв. Азерб. ун-та», отд. естествозн. и медицины, 8.
- Богачев А. В.** 1936. Материалы к познанию фауны Главного кавказского хребта в его азербайджанской части. Тр. Аз. фил. АН СССР, XXVI.
- Богачев А. В.** 1938. Обзор видов семейства Tenebrionidae Кавказа и сопредельных стран. Бюлл. музея Грузии, IX, А.
- Богачев А. В.** 1938а. Реликтовые элементы фауны восточной части Азербайджанской ССР. «Изв. Аз. фил.» АН СССР, IV, 5.
- Богачев А. В.** 1938б. Список видов жуков из семейств Tenebrionidae и Scarabaeidae, собранных в Нахичеванской ССР в 1933 г. Тр. Зоол. ин-та Аз. фил. АН СССР, VIII, 42.
- Богачев А. В.** 1946. Жуки кузьки и их значение для сельского хозяйства Азербайджана. Тр. Ин-та зоол. АН Аз. ССР, XI.
- Богачев А. Б.** 1947. Новый вид рода *Cyphostetha* Muls. из долины Аракса. ДАН АрмССР, VII, 2.
- Богачев А. В.** 1948. Фауна бинагадинских кировых пластов— Coleoptera. Тр. Естество-истор. музея им. Г. Заргаби, 1, 2.
- Богачев А. В.** 1951. Жуки или жесткокрылые в кн.: «Животный мир Азербайджана». Баку.
- Богданов-Катков Н. Н.** 1916. К фауне Coccinellidae Кубанской области. Зап. Музея природы и истории Черноморского побережья Кавказа, 1.
- Богданов-Катков Н. Н.** 1922. К фауне жуков Предкавказья. Тр. II Всероссийск. энтомолого-фитопатологическ. съезда. Птр.
- Жихарев П.** 1918. Две новых златки из Закавказья (Coleoptera, Vuprestidae). «Изв. Кавказск. музея», XI, 3—4.
- Зайцев Ф. А.** 1912. Neue kaukasische Wasserkäfer. «Изв. Кавказск. музея», VII.
- Зайцев Ф. А.** 1914. К распространению на Кавказе видов подсемейства Silphini. «Изв. Кавказск. музея», VIII, 3—4.
- Зайцев Ф. А.** 1915. Материалы по фауне жесткокрылых Кавказа. 1. Cleridae и Dermestidae. «Изв. Кавказск. музея», IX, 1.
- Зайцев Ф. А.** 1915а. Материалы по фауне жесткокрылых Кавказа. 2. Notiophilina, Elaphrina и Eristina (Scarabidae). «Изв. Кавказск. музея», IX, 3—4.
- Зайцев Ф. А.** 1916. Заметки о жесткокрылых Кавказа и сопредельных стран. «Изв. Кавказск. музея», IX, 3—4.
- Зайцев Ф. А.** 1916а. Материалы по фауне жесткокрылых Кавказа. 3. Scaritina (Scarabidae). «Изв. Кавказск. музея», IX, 3—4.
- Зайцев Ф. А.** 1916б. Материалы по фауне жесткокрылых Кавказа. 4. Lebiina-Galeritina (Scarabidae). «Изв. Кавказск. музея», X, 1.
- Зайцев Ф. А.** 1916в. Материалы по фауне жесткокрылых Кавказа. 5. Chlaenina (Scarabidae). «Изв. Кавказск. музея», X, 2.
- Зайцев Ф. А.** 1918. Материалы по фауне жесткокрылых Кавказа. 6. Rutelina (Scarabidae). «Изв. Кавказск. музея», XI, 1—2.
- Зайцев Ф. А.** 1918а. Материалы по фауне жесткокрылых Кавказа. 7. Rhynchitina (Curculionidae). «Изв. Кавказск. музея», XI, 3—4.

- Зайцев Ф. А.** 1918б. Представители рода *Calosoma* Weber в фауне Кавказского края. «Изв. Кавказск. музея», XI, 3—4.
- Зайцев Ф. А.** 1919. Материалы к фауне жесткокрылых Кавказа. 8. Dermestidae и Bostrychidae. «Изв. Кавказск. музея», XII.
- Зайцев Ф. А.** 1924. Обзор кавказских видов жесткокрылых из триб Noriina и Glaphyrina (Scarabaeidae). Зап. научн. прикл. отд. Тифлисск. бот. сада, III.
- Зайцев Ф. А.** 1927. Плавунцы Кавказа (Coleoptera, Dytiscidae). Работы Сев.-кавказск. гидробиол. ст. при Горском с.-х. ин-те, II, 1.
- Зайцев Ф. А.** 1927а. Обзор кавказских представителей трибы Brachynina (Carabidae). Бюлл. музея Грузии, III.
- Зайцев Ф. А.** 1928. Обзор хрущей Кавказа в связи с их распространением в крае. «Изв. Тифлисск. гос. политехн. ин-та», III.
- Зайцев Ф. А.** 1928а. Обзор вертячек Кавказа (Coleoptera, Gyrinidae). Работы Сев.-кавказск. гидробиол. ст. при Горском с.-х. ин-те, II, 2—3.
- Зайцев Ф. А.** 1929. К распространению на Кавказе видов трибы Donacini (Chrysomelidae). Бюлл. Музея Грузии, V.
- Зайцев Ф. А.** 1930. Представители подрода *Procerus* Dej. (Carabidae) на Кавказе и в сопредельных областях. Закавказск. краеведч. сб. сер. А, естествозн., I.
- Зайцев Ф. А.** 1934. Обзор кавказских видов подсемейства Dryopini Ganglb. (Coleoptera). Тр. зоол. отд. Закавказск. фил. АН СССР, I.
- Зайцев Ф. А.** 1937. Определитель кавказских слоников из подсем. Rhynchitini. «Изв. Грузинск. опытно. ст. защиты раст.», I.
- Зайцев Ф. А.** 1938. Распространение на Кавказе представителей подсемейств Hispini и Cassidini (Coleoptera, Chrysomelidae). Тр. зоол. сектора Грузинск. фил. АН СССР, II.
- Зайцев Ф. А.** 1940. К фауне пещер Абхазии. Сообщ. Грузинск. фил. АН СССР, I.
- Зайцев Ф. А.** 1941. Новый пещерный вид подсемейства Trechinae из Грузии (Coleoptera, Carabidae). Сообщ. АН ГрузССР, II.
- Зайцев Ф. А.** 1941а. Распространение видов семейства узкотелок в Закавказье (Coleoptera, Oedemeridae). Тр. зоол. сектора Грузинск. фил. АН СССР, III.
- Зайцев Ф. А.** 1942. Обзор видов короедов из трибы Iripina, вредящих лесам Закавказья. Тр. Кироваванск. лесоопыт. ст. III.
- Зайцев Ф. А.** 1946. Распространение в Закавказье видов семейства пилоусых (Coleoptera, Heteroceridae). Тр. Зоол. ин-та АН ГрузССР, VI.
- Зайцев Ф. А.** 1946а. К фауне плавунцовых Закавказья (Coleoptera, Dytiscidae). ДАН АрмССР, IV, 3.
- Зайцев Ф. А.** 1946б. Обзор кавказских видов водолюбов из подсемейств Helophorinae и Hydrochinae (Coleoptera, Hydrophilidae). Тр. Зоол. ин-та АН ГрузССР, VI.
- Зайцев Ф. А.** 1946в. Представители семейства Haliplidae в фауне Закавказья и сопредельных стран (Coleoptera). Тр. Зоол. ин-та АН ГрузССР, VI.
- Зайцев Ф. А.** 1947. Обзор кавказских представителей трибы Sericini (Coleoptera, Scarabaeidae). Тр. Зоол. ин-та АН ГрузССР, VII.
- Зайцев Ф. А.** 1947а. Водяные жуки бассейна реки Занги и некоторых других водоемов Армянской ССР. Тр. Севанск. гидробиол. ст., VIII.
- Зайцев Ф. А.** 1949. Обзор фауны пещер Грузии. Тр. Зоол. ин-та АН ГрузССР, VIII.
- Зайцев Ф. А.** 1950. Обзор фауны короедов Грузии (Coleoptera, Scolytidae). Тр. Ин-та зоол. АН ГрузССР, IX.
- Зайцев Ф. А.** 1951. Семейство Phylloceridae в фауне Закавказья (Coleoptera). Тр. Ин-та зоол. АН ГрузССР, IX.
- Зайцев Ф. А.** 1952. Водные жесткокрылые в фауне Грузии. Тр. Ин-та зоол. АН ГрузССР, XI.

- Зайцев Ф. А. 1954. Жуки-усачи-дровосеки в фауне Грузии (Cerambycidae). Тр. Ин-та зоол. АН ГрузССР, XIII.
- Зайцев Ф. А. 1956. Жуки точильщики в фауне Закавказья (Coleoptera). Тр. Ин-та зоол. АН ГрузССР, XIV.
- Кениг Е. Г., König E. 1899. Coleoptera caucasica. Radde, Mus. caucasicum. Тифлис, I.
- Кениг Е. Г., König E. 1901, 1904. Beiträge zur Coleopteren-Fauna des Kaukasus, I—II, Wien. entomol. Ztg. XX (1901), XXIII (1904).
- Киршенблат Я. Д. 1932. Обзор кавказских представителей рода *Nebria* Latr. Бюлл. Музея Грузии, VII.
- Киршенблат. 1935. Zwei neue Onthophagus-Arten aus Transcaucasien. Entomol. Nachrichtenbl., IX, 4.
- Лозовой Д. И. 1938. Материалы к вредной энтомофауне лесов Грузии. Тр. Зоол. сектора Грузинск. фил. АН СССР, II.
- Лозовой Д. И. 1941. Материалы к фауне вредных лесных насекомых Армении. Тр. Кироваканск. лесопытн. ст., 1.
- Лозовой Д. И. и Фисенко Н. М. 1941. Материалы к фауне вредных насекомых Армении. Тр. Кироваканск. лесопытн. ст. 1.
- Лозовой Д. И. 1942. Короеды плодовых деревьев в условиях лесосадов и садов Закавказья. Тр. Кироваканск. лесопытн. ст., III.
- Лозовой Д. И. и Мирзоян С. А. 1952. Вредные насекомые в сосняках Армении. «Изв. АН АрмССР», V, 7.
- Лукьянович Ф. К. 1925. К фауне долгоносиков Ставропольского края (Coleoptera, Curculionidae). «Изв. Ставропольск. ст. защиты раст. от вред.», I.
- Лучник В. Н. 1911. К фауне жужелиц Кавказских минеральных вод, II. Ежегодник Кавказск. горн. общ. IV.
- Лучник В. Н. 1915. Материалы к познанию фауны скакунов Кавказа (Coleoptera, Cicindelini). «Изв. Кавказск. музея», IX, 1.
- Лучник В. Н. 1916. Новый вид рода *Narpalus* Latr. с Кавказа. «Изв. Кавказск. музея», X, 1.
- Лучник В. Н. 1916а. Заметки о подроде *Narpomaseus* (Reitt.) с описанием нового вида. «Изв. Кавказск. музея», X, 1.
- Лучник В. Н. 1937—1938. Новые или малоизвестные формы трибы *Bembidiinae* с Кавказа. Бюлл. Музея Грузии, IV, A. 1 (на груз. языке, диагнозы по латыни)
- Лучник В. Н. 1939. К фауне жесткокрылых Абхазии (Cicindelidae et Carabidae). Изд. Зоол. сектора Грузинск. фил. АН СССР.
- Макаръян М. А. 1930. Насекомые короеды в плодовых садах и меры борьбы против них. Ереван (на арм. языке).
- Макарян М. Я. и Аветян А. С. 1931. Обзор вредителей сельскохозяйственных и лесных растений ССР Армении. Ереван.
- Менетриэ Е. Ménétries E. 1832. Catalogue raisonné des objets de Zoologie recueillis dans un voyage au Caucase et jusqu'aux frontières actuelles de la Perse. St. Petersbourg.
- Менетриэ Е. Menétries E. 1859. Verzeichnis von Insecten aus der Gegend von Nachitschevan und im nordlichen Persien. 1856. Nouv. Mém. Soc. Nat. Mosc. XII.
- Мирзоян С. А. 1950. К фауне короедов дилижанских лесов. Зоол. сб. АН АрмССР. VII.
- Мирзоян С. А. 1951. Короеды хвойных древесных пород в лесонасаждениях Дилижанского лесхоза. «Изв. АН АрмССР», IV, 10.
- Мирзоян С. А. 1954. К фауне короедов лиственных пород Армянской ССР. «Изв. АН АрмССР», VII, 7.
- Мочульский В. И. Motschulsky V. 1835—1837. Description de quelques Coléoptères recueillis dans un voyage au Caucase et dans les provinces Transcausiennes. Nouv. Mém. Soc. Nat. Mosc. IV (1835), V (1837).

- Мочульский В. И. Motschulsky V. 1838—1839. Coléoptères du Caucase et des provinces Transcausiennes. Nouv. Mém. Soc. Nat. Mosc., XII (1838), XIII (1839).
- Мочульский В. И. Motschulsky V. 1839—1840. Insectes du Caucase et des provinces Transcausiennes. Nouv. Mém. Soc. Nat. Mosc., XII (1839), XIII (1840).
- Олсуфьев Г. В. 1916. Из наблюдений над *Epractius limbatus* L. «Изв. Кавказск. музея», IX, 3—4.
- Олсуфьев Г. В. 1916а. Обзор бронзовок Кавказа и сопредельных стран. «Изв. Кавказск. музея», X, 2.
- Олсуфьев Г. В. 1918. Жуки-навозники Кавказа. «Зап. Кавказск. музея», A. 7.
- Плавильщиков Н. Н. 1916. Заметки о жуках-усачах Кавказа. «Изв. Кавказск. музея», IX, 3—4.
- Плавильщиков Н. Н. 1918. Заметки о жуках Кавказа. «Изв. Кавказск. музея», XI, 3—4.
- Плавильщиков Н. Н. 1927. Заметки о жуках-дровосеках Кавказа (Coleoptera, Cerambycidae). «Изв. Ставропольск. энтом. общ.», III, 1.
- Плавильщиков Н. Н. 1931. Материалы к изучению жуков-дровосеков Кавказа и сопредельных стран. Жуки-дровосеки Кавказа. Бюлл. Музея Грузии, VI.
- Плигинский В. Г. 1912. Майки Кавказского музея. «Изв. Кавказск. музея», VII, 2.
- Рейхардт А. Н. 1926. К фауне карапузиков восточного Закавказья. «Изв. Ставропольск. энтом. общ.», II.
- Рихтер А. А. 1940. *Sphenoptera anthaxoides* Reitt., вредитель косточковых плодовых деревьев в Армянской ССР (Coleoptera, Buprestidae). «Изв. Армянск. фил. АН СССР», IV, 5.
- Рихтер А. А. 1942. О большом плодовом усаче. «Изв. Армянск. фил. АН СССР», III, 4.
- Рихтер А. А. и Тер-Минасян М. Е. 1942. Новый вредитель шиповника в Армянской ССР — *Rhynchites hungaricus* Hrbst. «Изв. Армянск. фил. АН СССР» 7/21.
- Рихтер А. А. 1944. О навознике *Liatongus festivus* Stev. (Coleoptera, Scarabaeidae). ДАН АрмССР, V.
- Рихтер А. А. 1944а. Златки *Anthaxia* Кавказа (Coleoptera, Buprestidae). Зоол. сб. АН АрмССР, III.
- Рихтер А. А. 1945. О личинке хруща *Amphimallon caucasicum* Gyll. (Coleoptera, Melolonthidae). ДАН АрмССР, II, 1.
- Рихтер А. А. 1945а. Новый вид *Scaurus* из долины Аракса (Coleoptera, Tenebrionidae). ДАН АрмССР, III, 4.
- Рихтер А. А. 1947. Ископаемые златки из бинагадинских кировых слоев (Coleoptera, Buprestidae), ДАН АрмССР, VI, 5.
- Рихтер А. А. 1948. Новый паразитический жук из Закавказья (Coleoptera, Rhipiphoridae). Энт. обзор., XXX, 3—4.
- Рихтер А. А. 1949. О развитии *Liatongus festivus* (Stev.). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VII.
- Рост С. Rost C. 1893. Neue oder wenig bekannte caucasische Coleopteren. Entomol. Nachrichtenbl., XIX.
- Савенко Р. Ф. 1953. К фауне кокциnellид Грузии (Coleoptera, Coccinellidae). Тр. Ин-та зоол., ГрузССР, XI.
- Самедов Н. Г. 1954. Хлебные жужелицы и меры борьбы с ними. Баку (на азерб. языке).
- Старк А. Starck A. 1889. Coleoptera nova Imperii Rossici. Wien. entomol. Ztg. VIII.
- Старк А. Starck A. 1890, 1894. Coleoptera nova Imperii Rossici. Wien. entomol. Ztg. IX (1890), XIII (1894).
- Тер-Григорян М. А. 1940. Жуки вредители косточковых плодовых деревьев в Мегринском районе Армянской ССР. Зоол. сб. АН АрмССР, II.

- Тер-Гигорян М. А. 1945. Вредная фауна парков Еревана и Ленинакана. Зоол. сб. АН АрмССР, III.
- Тер-Минасян М. Е. 1936. Опыт зоогеографической характеристики степей и полупустынь Армянской ССР и Нахичеванской АССР на основании распространения жуков-слоников (Coleoptera, Curculionidae). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, VI.
- Тер-Минасян М. Е. 1942. *Rhynchites zaitzevi* Kieser. и *Tenaeus Fst* (Coleoptera, Curculionidae) как вредители плодовых деревьев Армянской ССР. „Изв. Армянск. фил. АН СССР“, 1—2/15—16.
- Тер-Минасян М. Е. 1942а. Обзор жуков-долгоносиков рода *Larinus* Germ., встречающихся в Армянской ССР. «Изв. Армянск. фил. АН СССР», VIII.
- Тер-Минасян М. Е. 1944. Новый вид рода *Rhynchites* Schneid. из долины Аракса (Coleoptera, Attelabidae). ДАН АрмССР, I, 1—2.
- Тер-Минасян М. Е. 1946. Новый вид рода *Bradybatas* Germ. из Армении (Coleoptera, Curculionidae). ДАН АрмССР, IV, 2.
- Тер-Минасян М. Е. 1946а. Определитель жуков-долгоносиков (Curculionidae) Армении. Зоол. сб. АН АрмССР, IV.
- Тер-Минасян М. Е. 1947. Новый ископаемый вид рода *Rhynchites* Schneid. из бинагадинских слоев (Coleoptera, Attelabidae). ДАН АрмССР, VII, 5.
- Тер-Минасян М. Е. 1950. Материалы к фауне листоедов Армянской ССР (подсемейство Chrysomelinae). Зоол. сб. АН АрмССР, VII.
- Тер-Минасян М. Е. 1952. Новый вид долгоносиков цветоедов Грузии (Coleoptera Curculionidae). Сообщ. АН ГрузССР, XIII, 9.
- Тер-Минасян М. Е. 1954. О новых цветоедах (Coleoptera, Curculionidae) из Армении. ДАН АрмССР, XVIII, 2.
- Тер-Минасян М. Е. 1955. О фауне жуков, вредящих плодовым деревьям в долине Аракса. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, XXI.
- Тер-Минасян М. Е. 1955а. О новом представителе средиземноморского рода *Cyclobaris* Fst (Coleoptera, Curculionidae) в фауне Армении. Энтом. обозр., XXXIV.
- Тер-Нерсисян И. 1926. Вредители и болезни плодовых деревьев. Ереван (на арм. языке).
- Фальдерман Ф. Faldermann F. 1835—1837. Fauna entomologica Transcaucasica, Coleoptera, I—III. Nouv. Mém. Soc. Nat. Mosc. IV (1835), V (1837), VI (1838).
- Фауст Ю. Faust J. 1873. Sur une excursion entomologique au Caucase et sur la côte orientale de la mer Caspienne. Hor. Soc. Entomol. Ross. IX. Bull.
- Хизорян С. М. 1950. О нахождении в Армянской ССР третичного реликта — *Bathysciola pusilla* Motsch. „Изв. АН АрмССР“, III, 7.
- Хизорян С. М. 1951. Миннирующие долгоносики дубов Армянской ССР и их значение в лесном хозяйстве. «Изв. АН АрмССР», IV, 1.
- Хизорян С. М. 1951а. Заметки по фауне долгоносиков Армении. «Изв. АН АрмССР», IV, 9.
- Хизорян С. М. 1953. Жесткокрылые пловых в Армянской ССР. «Изв. АН АрмССР», VI, 3.
- Хизорян С. М. 1953а. Новый хрущ из Армянской ССР — *Amphimallon* (Erytrotrogus) medvedevi sp. nov. (Coleoptera, Scarabaeidae). ДАН АрмССР, XVII, 1.
- Хизорян С. М. 1953б. Новый представитель семейства пластинчатожуков (Coleoptera, Scarabaeidae) из Армянской ССР — *Tanuproctus* (Tetraproctus) antennatus sp. n. ДАН АрмССР, XVI, 5.
- Хизорян С. М. 1953в. Новый долгоносик из Армянской ССР — *Curculio* (Balanobius) excellens sp. n. ДАН АрмССР, XVII, 2.
- Хизорян С. М. 1954. Новый трубковерт из Армянской ССР (Coleoptera, Attelabidae) — *Rhynchites amygdali* sp. n. ДАН АрмССР, XVIII, 5.

- Хизорян С. М. 1954а. Новый вид блошек из Армянской ССР (Coleoptera, Chrysomelidae) — *Haltica armeniaca* sp. n. ДАН АрмССР, XIX, 2.
- Хизорян С. М. 1956. Четыре новых вида жесткокрылых из Армянской ССР. ДАН АрмССР, XXII, 3.
- Хизорян С. М. 1956а. Новый трубковерт из Армянской ССР (Coleoptera Attelabidae) — *Coenorrhinus phryganophilus* sp. nov. ДАН АрмССР, XXII, 5.
- Хизорян С. М. 1956б. Новый вид чернотелок из Армянской ССР (Coleoptera, Tenebrionidae). ДАН АрмССР, XXIII, 1.
- Хизорян С. М. 1957. Жесткокрылые дуба в Армянской ССР. Зоол. сб. АН АрмССР, X.
- Хизорян С. М. 1957а. Новые виды жесткокрылых из Армянской ССР и Нахичеванской АССР. Зоол. сб. АН АрмССР, X.
- Хизорян С. М. 1959. Новые виды жесткокрылых из Талыша. «Изв. АН АзССР», серия биол. и с.-х. наук, 3.
- Хизорян С. М. 1959. Новый жук пыльцеед из Армянской ССР. ДАН АрмССР, XXIII, 4.
- Хизорян С. М. 1959. Новый пыльцеед из долины Аракса. ДАН АрмССР, XXIII, 5.
- Хизорян С. М. 1959. Новые виды жесткокрылых из Армянской ССР и Нахичеванской АССР. II Зоол. сб. АН АрмССР, XI.
- Шодуар М. и Гохгут И. G. Chaudoir M. et Hochhut J. H. 1846. Enumération des Carabiques et Hydrocanthares recueillis pendant le voyage au Caucase et dans les provinces transcaucasiennes par le baron M. de Chaudoir et le baron A. de Gotsch. Kiev.
- Эйхлер В. 1918. Предварительное сообщение о моих колеоптерологических сборах за время войны. Изв. Кавказск. музея, XI, 3—4.
- Эйхлер В. Eichler V. 1930. Chrzaczce okolicy Eczmiadzinu. Pols. Pismo entomol. VIII, 1—4 (1929).
- Эйхлер В. Eichler V. 1930а. Chrzaczce okolicy Tyflisu, Pols. Pismo entomol., IX, 3—4 (1930).
- Яблоков-Хизорян С. М. 1957. Два новых жука стафилина из Армянской ССР. Зоол. ж., XXXVI, 2.
- Яблоков-Хизорян С. М. 1958. Два новых вида жесткокрылых из Армянской ССР. «Зоол. журн.», XXXVII, 12.
- Яблоков-Хизорян С. М. Jablovkov-Khizorian. 1958. Neue Käfer aus Sovjetarmenien (Bruchidae et Curculionidae). Notulae entomologicae XXXVIII.
- Balthasar V. 1930. Pseudopachydema caucasica gen. et sp. nov. Entomol. Blätt., XXVI.
- Becker A. 1868. Reise nach dem Kaukasus. Bull. Soc. Nat. Mosc., XLI.
- Becker A. 1869. Reise nach Derbent. Bull. Soc. Nat. Mosc., XLII.
- Becker A. 1871. Reise nach Temir-Chan-Schura und Derbent. Bull. Soc. Nat. Mosc., XLIV.
- Becker A. 1873. Reise nach Baku, Lenkoran, Derbent, Madschali, Kasumkent, Achty. Bull. Soc. Nat. Mosc., XLVI.
- Becker A. 1874. Reise nach den Schneebergen des südlichen Daghestans. Bull. Soc. Nat. Mosc. XLVIII.
- Becker A. 1875. Reise nach dem Magi-dagh, Schalbus-dagh und Bassardjusi. Bull. Soc. Nat. Mosc., XLIX.
- Becker A. 1878. Reise nach Krasnowodsk und Daghestan. Bull. Soc. Nat. Mosc., LIII.
- Becker A. 1883. Reise nach dem südlichen Daghestan. Bull. Soc. Nat. Mosc., LVI.
- Christoph H. 1876—1877. Sammelergebnisse aus Nordpersien, Krasnowodsk und Daghestan. Hor. Soc. Ent. Ross., XII.
- Clermont J. 1909. Liste des Coléoptères récoltés en Transcaucasie par M. Louis Mesmin. Misc. entomol., XVII.
- Harold E. V. 1875. Verzeichniss der von H. Leder in Russisch-Georgien gesammelten coprophagen Lamellicornien. Verhandl. Naturforsch. Vereins Brünn. XIV.

- Heyden L. V. 1889. Interessante kaukasisch-persische Coleopteren. Wien. entomol. Ztg, VIII.
- Kolenati F. A. 1845, 1858, 1859. Meletemata Entomologica. Petropoli, I, III, V (1845—46); idem VIII. Bull. Soc. Nat. Mosc. XXXI (1858) et XXXII (1859).
- Leder H. 1879, 1880. Beitrag zur kaukasischen Käferfauna. Verhandl. zool. bot. Ges. Wien. XXIX (1879), XXX (1880).
- Leder H. 1880. Eine Excursion in die Berge von Talysch; Entomol. Nachrichtenbl., VI.
- Leder H. 1886. Die Coleopteren des Talysch-Gebietes in Radde: Die Fauna und Flora südwestl. Caspi-Gebietes. Leipzig.
- Morawitz F. 1877. Notice sur l'excursion entomologique dans le Caucase. Hor. Soc. Ent. Ross., XII.
- Reitter E. 1876. Neue transcaucasische Coleopteren, gesammelt von H. Leder. Dtsch. entomol. Z., XXI.
- Reitter E. 1877. Neue caucasische Coleopteren gesammelt von H. Leder. Dtsch. entomol. Z., XXI.
- Reitter E. 1883. Diagnosen neuer Coleopteren aus Lenkoran. Verhandl. Naturforsch. Vereins Brünn, XXII.
- Reitter E. 1888—1889. Coleopteren aus Circassien, gesammelt von H. Leder im Jahre 1887, I—IX. Wien. entomol. Ztg, VII (1888), VIII (1889).
- Reitter F. 1889. Neue Coleopteren aus Circassien, gesammelt von A. Starck. Wien. entomol. Ztg, VIII.
- Schneider O. 1876. Vorläufiger Bericht über im Laufe des Sommers 1875 in Transkaukasien ausgeführte Reisen. Sitzungs-Ber. naturwiss. Ges. „Iris“ in Dresden (1877).
- Schneider O. & Leder H. 1877—1878. Beiträge zur Kenntnis der kaukasischen Käferfauna, Verhandl. Naturforsch. Vereins Brünn, XVI, 1877 (1878), XVII, 1878 (1879).
- Schneider O. 1878. Naturwissenschaftliche Beiträge zu der Kaukasusländern auf Grund seiner Sammelbeute. Dresden, Burdach'sche Hofb.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие	5
Анализ фауны жесткокрылых Армянской ССР	11
Введение	—
I. Некоторые особенности среды на территории Армянской ССР	20
II. Пустыни и полупустыни	22
А. Сложноцветные полупустыни	25
Б. Солянковая пустыня	39
В. Пустыня красных глин	43
Г. Увлажненные солончаки	44
III. Араксинская фригана	46
IV. Прибрежные и водные ценозы	52
А. Приречные ценозы	53
Б. Сады	61
В. Болота	64
V. Редколесье	68
VI. Лиственный лес	81
VII. Сухой сосняк	104
VIII. Нагорная степь	106
IX. Луга	111
А. Субальпийские луга	113
Б. Альпийский луг	116
Заключение	119
Материалы по становлению биоценозов	121
Введение	—
I. Пустыня	127
II. Фригана	135
III. Прибрежные и водные ценозы	137
IV. Редколесье	141
V. Широколиственный лес	149
VI. Хвойный лес	154
VII. Степи	164
VIII. Луг	171
Заключение	177
Опыт истории фауны жесткокрылых Армянской ССР	179
Введение	—
I. Нижнетретичный период до сармата	186
II. От сармата до понта	196
III. Киммерий	208
IV. Куяльницкий век	219
V. Акчагыд	226
VI. Ледниковые периоды	236
Заключение	257
Послесловие	249
Литература	251
Список работ, посвященных жесткокрылым Армении или Кавказа	257

Степан Миронович Яблоков-Хизорян

ОПЫТ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ГЕНЕЗИСА ФАУНЫ
ЖЕСТКОКРЫЛЫХ АРМЕНИИ

Отв. редактор В. Ф. Палий
Редактор издательства Р. А. Штибел
Техн. редактор П. А. Сароян
Обложка К. А. Ютунджяна
Корректоры С. М. Даниелян, Э. А. Абрамова

ВФ 01131 Заказ 145 РИСО 605 Изд. № 1804 Тираж 700

Сдано в набор 7.XII 1960 г. Подписано к печати 7.XII 1961 г. Бумага 70 × 103 ¹/₁₆.
Печ. л. 16,55. Уч.-изд. л. 17,55. Цена с переплетом 1 р. 08 коп.

Типография Издательства Академии наук Армянской ССР, Ереван, Барекамутян, 24

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Следует читать
59	17-я снизу	Ochtebius	Ochthebius
71	15-я снизу	Carnodis	Capnodis
78	4-я снизу	haworti	haworthi
109	4-я снизу	Amara	Amara
116	11-я сверху	melancholichus	melancholicus
153	9-я снизу	саванновых	саванных
157	7-я сверху	senifer	serrifer
176	7-я сверху	викариатом	викариата
223	14-я снизу	Аракса (и A. austriaca). степная	Аракса) и A. ausiriaca (стенная)
234	15-я снизу	характерные	характерных
252	18-я сверху	засоленных	засоленных
256	20-я сверху	geologie	geology
257	25-я сверху	Ecologigal	Ecological
260	22-я сверху	Ставропольского	Ставропольского
260	17-я снизу	Макарьян М. А.	Макарян М. Я.

