

Министерство науки и высшего образования РФ
Кабардино-Балкарский государственный университет
им. Х.М. Бербекова
Комплексный научно-исследовательский институт
им. Х.И. Ибрагимова
Российской академии наук
Чеченский государственный педагогический университет

Х.А. Кетенчиев, А.Ю. Харитонов, С.Г. Козьминов,
Т.А. Автаева, Ш.А. Кушалиева

**СТРЕКОЗЫ
СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ
ФАУНИСТИЧЕСКОЙ ПОДОБЛАСТИ
ПАЛЕОСУБТРОПИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ БФЦ**

Монография



Махачкала 2020

УДК 595.733
ББК 28.6
К-37

*Печатается по решению редакционно-издательского совета
Кабардино-Балкарского государственного университета
им. Х.М. Бербекова*

Рецензент:

Профессор кафедры зоотехнии и ветеринарно-санитарной экспертизы
ФГБОУ ВО «Кабардино-Балкарский государственный аграрный универси-
тет им. В.М. Кокова», доктор биологических наук, профессор **О.О. Гетоков**

Кетенчиев Х.А., Харитонов А.Ю., Козьминов С.Г., Автаева Т.А., Кушалиева Ш.А.
К-37 Стрекозы Средиземноморской фаунистической подобласти Пале-
осубтропической области БФЦ. – Махачкала: АЛЕФ, 2020. – 132 с.

ISBN 978-5-00128-411-6

В работе приводятся результаты детального исследования фауны
стрекоз Кавказа как наименее изученного прежде в одонатологическом
отношении региона Средиземноморья, проанализирован состав и тер-
риториальное распределение одонатофауны Средиземноморья.

Монография предназначена для научных работников, преподава-
телей, аспирантов, студентов и всех интересующихся данной пробле-
мой.

ISBN 978-5-00128-411-6

© Кетенчиев Х.А., Харитонов А.Ю.,
Козьминов С.Г., Автаева Т.А., Кушалиева Ш.А., 2020
© Издательство «АЛЕФ», 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ	9
ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ОДОНАТОФАУНЫ	12
ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ФАУНЫ СТРЕКОЗ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ	15
3.1. Подотряд ANISOPTERA.....	15
3.2. Подотряд ZYGOPTERA.....	58
3.3. Подотряд CALOPTERA	72
ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ СТРЕКОЗ	75
4.1. Климатические факторы	76
4.2. Топические факторы и их высотно-поясные изменения.....	83
4.3. Биотические факторы.....	86
4.4. Антропогенные факторы	91
ГЛАВА 5. РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ ВИДЫ СТРЕКОЗ И ИХ ОХРАНА	97
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	105
ЛИТЕРАТУРА	109

ВВЕДЕНИЕ

Отряд стрекоз занимает особое положение в классе насекомых. Прежде всего, их отличает высокая морфологическая специализация, благодаря которой стрекоз относят к особому отделу или инфраклассу, противопоставленному всем остальным крылатым насекомым. Стрекозы - одна из древнейших групп наземных членистоногих. Ископаемые остатки стрекозоподобных обнаружены в геологических отложениях каменноугольной эпохи, имеющих возраст свыше 300 миллионов лет. Несмотря на древность, стрекозы обладают многими чертами биологического прогресса, такими, как всесветное распространение, видовое многообразие (около 6 тысяч рецентных видов), обилие в водных и околоводных биоценозах умеренных и южных широт. Стрекозы – единственная группа беспозвоночных животных, почти безраздельно занимающая экологическую нишу воздушных хищников, выполняя при этом важную для человека роль в снижении численности кровососущих насекомых. Чередование водной и наземной фаз развития при большой биомассе стрекоз обуславливают их существенный вклад в круговорот веществ в биогеоценозах.

Стрекозы служат модельным объектом для разнообразных биологических исследований. При работе с ними были получены многие интересные результаты в области экологии и физиологии животных, этологии, зоогеографии и целого ряда других научных дисциплин. Изучение стрекоз открывает широкие перспективы для использования особенностей их строения и функций в решении инженерных задач. В частности, конструктивные особенности крыла стрекозы и принцип действия её зрительного аппарата уже нашли практическое применение в авиации и некоторых других технических областях. Данные о составе и распределении комплексов видов стрекоз служат важным источником информации при биоиндикации качества природных вод. Следует отметить и роль стрекоз как носителей уникального генофонда, что побудило взять под охрану редкие виды этих насекомых и включить их в международную и многие региональные Красные книги.

Все эти причины объясняют повышенный интерес к стрекозам многих специалистов. Раздел энтомологической науки, связанный с изучением стрекоз, получил название одонатологии, образованное от латинского наименования отряда стрекоз - Odonata, что означает «зубастые». Это название стрекозы получили благодаря острым зубовидным выростам на челюстях. В области одонатологии в настоящее время работают более 700 исследователей более чем из 70 стран мира.

Для улучшения координации одонтологических исследований и повышения их эффективности в 1971 году было создано Международное общество одонтологов - The Societas Internationalis Odonatologica (S.I.O.) со штаб-квартирой при Утрехтском университете в Нидерландах. Общество издает свой журнал «Odonatologica» и регулярно проводит представительные симпозиумы в разных странах мира. Создание международного общества и его печатного органа резко повысило интерес к одонтологии. Во многих странах были созданы национальные отделения S.I.O., начавшие публиковать свои периодические издания. В 1998 году по инициативе зоологов Кабардино-Балкарского университета и Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской Академии наук создано Российское отделение S.I.O.

Растет количество публикаций по стрекозам в мировой научной литературе и только в реферативном разделе журнала Odonatologica с 1971г. до начала 1999 г. приведены рефераты свыше 12 000 опубликованных за этот период одонтологических работ.

Несмотря на этот поток информации, остаются проблемы, которым уделяется недостаточное внимание. Одна из таких проблем заключается в дефиците исследований, посвященных одонатофаунам крупных самобытных регионов. Пожалуй, единственной уникальной по глубине и разносторонности региональной одонтологической сводкой является монография Б.Ф.Белышева (1973, 1974) “Стрекозы Сибири”. Остальные работы представляют собой либо каталоги, либо чисто фаунистические обзоры, посвященные в основном территориям отдельных государств.

Для нашей страны исторически сложилось так, что из всех ее крупных и самобытных регионов наименее изученным в одонтологическом отношении оказался Кавказ. Это связано как с острым дефицитом специалистов, так и с объективными трудностями изучения насекомых Кавказа, расположенного на своеобразном зоогеографическом перепутье самых разнообразных фаун. Здесь на сравнительно ограниченном пространстве можно встретить совместно летающие эфиопские и сибирские, европейские и центральноазиатские виды стрекоз. С Кавказа описано несколько эндемичных видов и форм этих насекомых. Несмотря на то, что кавказским стрекозам посвящено несколько десятков публикаций и сложилось общее представление о самобытной одонатофауне региона, остается множество неясных вопросов о статусе многих видов, их территориальном распределении, особенностях жизненных циклов и экологии стрекоз в своеобразных горных условиях. В

последние годы этот пробел стал понемногу заполняться, в частности, на кафедре биологии, геоэкологии и молекулярно-генетических основ живых систем КБГУ стало традицией выполнение студенческих курсовых и дипломных работ по стрекозам, проведение по ним диссертационных исследований. Однако изучение стрекоз Кавказа недостаточно эффективно без выявления особенностей одонатофауны Средиземноморья в целом, ибо только на этом общем фоне можно понять те частности, которые присущи фауне Кавказа.

Средиземноморье - регион с оригинальной и богатой фауной и флорой, представляющий огромный биогеографический интерес. Формирование средиземноморского фаунистического комплекса исторически обусловлено взаимодействием трех основных факторов: благоприятным теплым субтропическим и южно-умеренным климатом; оптимальным режимом влагообеспеченности за счет близости Средиземного моря и связанных с ним водоемов; высокодифференцированным горным рельефом, создающим богатый спектр локальных экологических условий (Кетенчиев, 2002). Этот регион послужил и основным очагом формирования человеческой цивилизации. Раннее заселение Средиземноморья человеком привело к грандиозным антропогенным преобразованиям всей его территории. Это наложило глубокий отпечаток на растительный и животный мир. Сочетание природных и антропогенных факторов обусловило сложение уникальной средиземноморской фауны и флоры.

Другая недостаточно разработанная проблема – выявление закономерностей распространения стрекоз. Зоогеографическая направленность стала традицией отечественной одонатологии. В трудах А.Н.Бартенева (1882-1946), Б.Ф.Белышева (1910-1993), А.Ю.Харитоновы вскрыты многие принципиальные особенности пространственного распределения стрекоз, разработаны схемы зоогеографического районирования на основании распространения этих насекомых. В частности, обоснована целесообразность деления мировой суши на две части максимального зоогеографического ранга – Бореальное (Северное) и Меридиональное (Южное) фаунистические царства. В евразийской части Бореального царства вопреки традиционной единой Палеарктической области выделены две: Голарктическая (общая с Северной Америкой) и Субголарктическая области, внесен ряд других интересных новаций. Однако в адрес построений этих авторов имеются и критические замечания, связанные, в частности, с переоценкой роли исторических факторов в объяснении современного распространения стрекоз и

чрезмерным увлечением в фауногенетических реконструкциях теорией перемещения материков (Еськов, 1984).

Исходя из актуальности познания одонатофауны средиземноморского региона, включая Кавказ, мы поставили цель: провести детальное исследование фауны стрекоз Кавказа как наименее изученного прежде в одонатологическом отношении региона Средиземноморья, проанализировать состав и территориальное распределение одонатофауны Средиземноморья, проведя в необходимых случаях изучение внутривидовой изменчивости и пересмотр таксонов видового и более высоких рангов, сделать сравнительный обзор влияния важнейших экологических факторов на современное распространение стрекоз региона, оценить результаты антропогенного воздействия на виды и локальные фауны стрекоз и рекомендовать меры по их сохранению.

Работа проводилась авторами в период с 1987 г. по 2019 г. Основные экспедиционные исследования были проведены на Северном Кавказе. Большие коллекционные материалы были собраны под руководством авторов по единой программе студентами и аспирантами Кабардино-Балкарского государственного университета по всей территории Кавказа, Краснодарского и Ставропольского краев, а также в Иордании. В соответствии с договорами о творческом содружестве с рядом зарубежных университетов был получен материал из Турции, Болгарии, Словении, Италии, Германии, Франции и Испании. Бесценные коллекционные материалы были получены автором в дар и по обмену от многих зарубежных коллег. Все это позволило собрать и исследовать 11,5 тыс. экземпляров стрекоз 118 видов из многих районов Средиземноморья.

Кроме собственных материалов, просмотрены и обработаны коллекции Института систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН, Зоологического института РАН, Зоологического музея МГУ, коллекционные фонды кафедр зоологии высших учебных заведений и музеев Кавказа – всего более 13 тыс. экземпляров 197 видов стрекоз.

Первоочередной задачей выявления биоразнообразия в применении к животному миру является инвентаризация региональных фаун различных групп животных, прежде всего беспозвоночных, изученность которых неизмеримо ниже, чем позвоночных. Вместе с тем достаточно сформировалось представление о том, что именно беспозвоночные прodelьывают основную биоценотическую работу, обеспечивая через трофические связи круговорот веществ и энергии в экосистемах. Имеются расчеты, позволяющие заключить, что важный вклад в

трансформацию и перенос вещества, особенно между водными и наземными экосистемами, вносят стрекозы (Сухачева, 1989; Харитонов, Борисов, 1990). Однако такие расчеты единичны, выполнены в основном для Западной Сибири и более масштабная оценка биоценотической роли стрекоз возможна лишь на базе точной информации о видовом составе, территориальном распределении и численности видов по всему их ареалу. Острый недостаток этих базовых сведений сдерживает дальнейшие экологические исследования.

Инвентаризация таксономического состава фаун всецело связана с актуальнейшей задачей современности - сохранения уникального генофонда стрекоз регионов, в которых исторически образовались изоляты редких, эндемичных и исчезающих видов. Многие виды средиземноморской одонатофауны имеют ограниченные по площади, фрагментированные ареалы, крайне низкую численность и могут исчезнуть без принятия специальных мер охраны. В фауне Средиземноморья таких видов насчитывается не менее 30 %, в фауне Кавказа – не менее 26 %. Для их сохранения необходим запрет отлова для любительских коллекций, предотвращение загрязнения водоемов, инвентаризация местных фаун стрекоз и создание в наиболее значимых местообитаниях охраняемых территорий, которые могут быть незначительными по размерам и хозяйственной ценности, но способны сыграть решающую роль в спасении редких видов как носителей уникального генофонда.

ГЛАВА 1. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ

Средиземноморье - регион с оригинальной и богатой фауной и флорой, представляющий огромный биогеографический интерес. Формирование средиземноморского фаунистического комплекса исторически обусловлено взаимодействием трех основных факторов: благоприятным теплым субтропическим и южно-умеренным климатом; оптимальным режимом влагообеспеченности за счет близости Средиземного моря и связанных с ним водоемов; высокодифференцированным горным рельефом, создающим богатый спектр локальных экологических условий. Этот регион послужил и основным очагом формирования человеческой цивилизации. Раннее заселение Средиземноморья человеком привело к грандиозным антропогенным преобразованиям всей его территории. Это наложило глубокий отпечаток на растительный и животный мир. Сочетание природных и антропогенных факторов обусловило сложение уникальной средиземноморской фауны и флоры.

Содержащийся в данной работе материал охватывает, главным образом, Средиземноморье, которое, как природная страна, не имеет строгих общепринятых границ. Обычно под ней понимают территорию бассейна Средиземного моря площадью около 4 млн. квадратных километров, но в широком понимании в Средиземноморье входит также часть Переднеазиатских нагорий (Географический энциклопедический словарь, 1989). Это делает необходимым обозначить границы региона в том объеме, в котором он рассматривается в нашей работе.

Северная граница региона начинается на атлантическом побережье от бухты Мон-Сен-Мишель залива Сен-Мало, проходит через Нормандскую возвышенность и далее по водоразделу бассейнов рек Луары и Сены, по северным оконечностям гор Центрального Французского массива, Баварского плоскогорья, Карпат по водоразделу бассейнов рек южного стока - Роны, Дуная, Днестра и северного стока - Рейна, Эльбы, Одра и Вислы; далее через Подольскую возвышенность к устью р.Днепр, по побережью Черного моря через Перекопский перешеек по южному побережью Азовского моря до Бейсугского лимана; далее по водоразделу рек Челбас и Ея по северному краю Ставропольской возвышенности и низовью р.Кумы до Кизлярского залива Каспийского моря и далее на юг по его побережью до Туркменского залива, от которого продолжается на восток по северному подножью хребта Копетдаг.

Восточная граница проводится нами через Иранское нагорье примерно по 61-му меридиану западнее отрогов Гиндукуша и бассейнов рек Герируд и Гильменд до Оманского залива.

Южная граница пролегает по побережью Оманского и Персидского заливов, вдоль подножья Загроса, огибает Месопотамскую

низменность и Сирийскую пустыню, доходя до северной оконечности Красного моря, идет вокруг Синайского полуострова и дельты Нила, далее на запад условно по побережью Средиземного моря до залива Габес, от которого вдоль южных отрогов Атласских гор выходит к атлантическому побережью в районе Канарских островов. Границы региона и его положение относительно континентов Старого Света показано на рис. 1.

Согласно схемам физико-географического районирования (Александровская и др., 1963), означенная территория включает следующие выделы: в Европе - Пиренейскую, Апеннинскую и Балканскую области Средиземья, южную половину Герцинской Франции, Альпийско-Карпатскую страну; в Азии - Кавказ, Малоазиатское, Армянское и Иранское (Западная половина) нагорья, Левант; в Африке - северную прибрежную окраину Сахаро-Суданской равнины (прежде всего дельту Нила) и Атласские горы.

Общая особенность Средиземноморья в принятых нами пределах - горный рельеф с небольшими вкраплениями межгорных и прибрежных низменностей. Важный ландшафтный фактор, интегрирующий весь регион в единую систему, - речная сеть средиземноморского стока, то есть относящаяся к бассейну Атлантического океана. Это особенно важно в связи с тем, что стрекозы, как амфибионтные насекомые, в своем развитии и распространении связаны с водоемами, и бассейны рек создают для них ту арену жизни, на которой происходят все события, связанные с формированием региональных одонатофаун.

Средиземноморье как природная страна, не имеет строгих общепринятых границ. Обычно под ней понимают территорию бассейна Средиземного моря площадью около 4 млн. квадратных километров, но в широком понимании в Средиземноморье входит также часть Переднеазиатских нагорий (Географический энциклопедический словарь, 1989). Это делает необходимым обозначить границы региона в том объеме, в котором он рассматривается в нашей работе на рис. 1.

Согласно схемам физико-географического районирования (Александровская и др., 1963), означенная территория включает следующие выделы: в Европе - Пиренейскую, Апеннинскую и Балканскую области Средиземья, южную половину Герцинской Франции, Альпийско-Карпатскую страну; в Азии - Кавказ, Малоазиатское, Армянское и Иранское (Западная половина) нагорья, Левант; в Африке - северную прибрежную окраину Сахаро-Суданской равнины (прежде всего дельту Нила) и Атласские горы.

Общая особенность Средиземноморья в принятых нами пределах - горный рельеф с небольшими вкраплениями межгорных и прибрежных низменностей. Важный ландшафтный фактор, интегрирующий весь регион в единую систему, - речная сеть средиземноморского

стока, то есть относящаяся к бассейну Атлантического океана. Это особенно важно в связи с тем, что стрекозы, как амфибионтные насекомые, в своем развитии и распространении связаны с водоемами, и бассейны рек создают для них ту арену жизни, на которой происходят все события, связанные с формированием региональных одонатофаун.

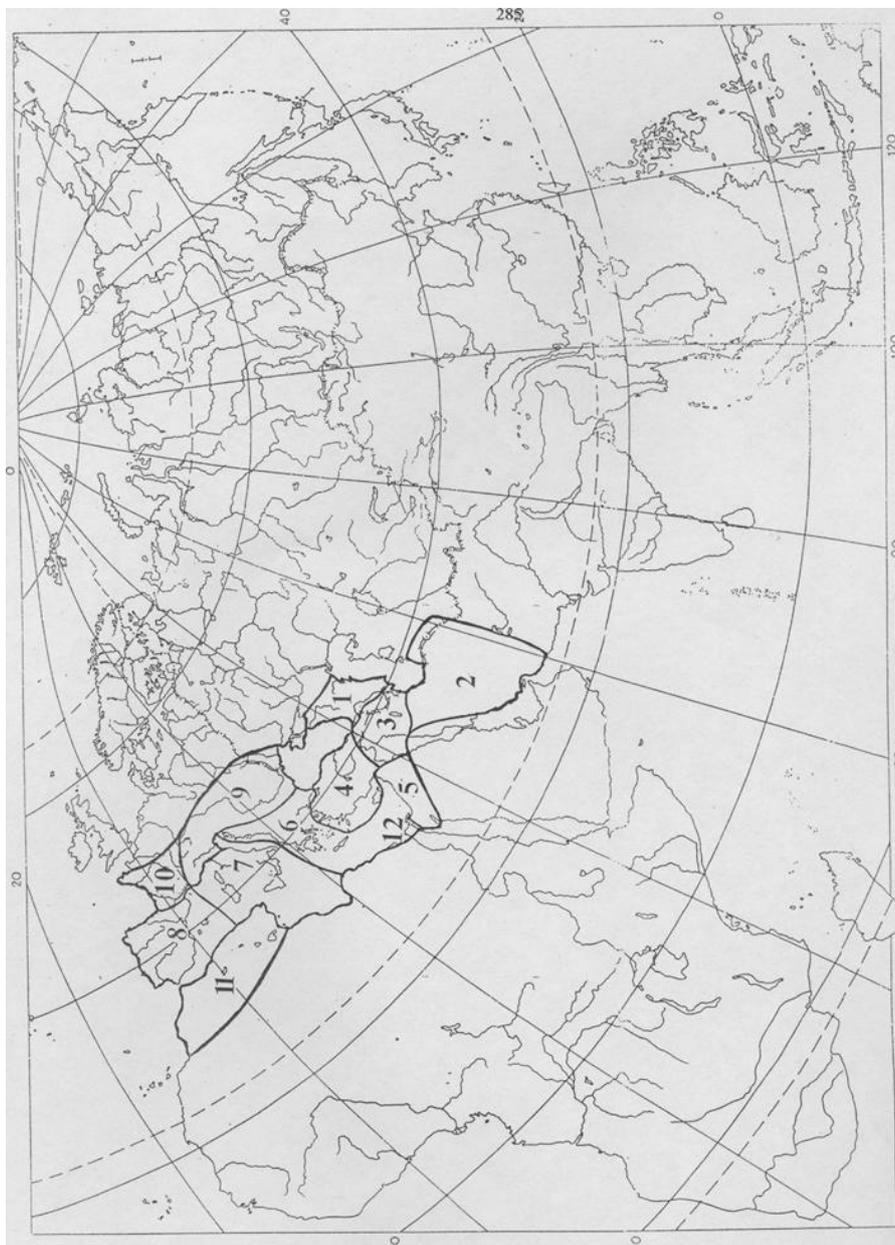


Рис. 1. Положение Средиземноморья в принятых нами границах (Средиземноморская подобласть Палеосубтропической фаунистической области) и деление региона на физико-географические районы: 1 – Кавказ, 2 – Иранское нагорье, 3 – Армянское нагорье, 4 – Малоазиатское нагорье, 5 – Левант, 6 – Балканский полуостров,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

ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ОДОНАТОФАУНЫ

Средиземноморье было первым регионом в мире, для которого в научной литературе появились сведения о стрекозах. Эти сведения содержались в трудах К.Линнея, которому было известно 20 видов стрекоз, объединяемых им в один род (Linnaeus, 1758, 1761).

Следующий шаг в познании одонатофауны региона был сделан благодаря капитальной для своего времени сводке М.Рамбура по мировой фауне сетчатокрылых насекомых (Rambur, 1842). Этот автор собрал и обобщил сведения о 350 видах и 33 родах стрекоз, из них 68 видов и 17 родов указаны для Средиземноморья. Вторая половина XIX века ознаменовалась в основном работами Е. Сели Лоншана (Selys-Longchamps, 1853-54, 1854, 1871, 1883, 1886, 1887 и др.) и Х.Хагена (Hagen, 1854, 1857, 1863, 1890; Selys-Longchamps, Hagen, 1850, 1854, 1857 и др.). Итогом этого периода исследований было издание первого каталога мировой одонатофауны (Kirby, 1890), содержащего 1900 видов и 313 родов стрекоз, из которых 86 видов и 23 рода могут быть причислены к фауне стрекоз Средиземноморья.

К началу XX века по подсчетам В.Бианки (1905) было описано и систематизировано более 2220 видов и 370 родов стрекоз, из них 105 видов и 32 рода в составе средиземноморской одонатофауны, что составляет немногим более половины от их количества, известного в настоящее время.

Стрекозам Средиземноморья посвящена обширная литература, однако, по одонатофауне региона нет ни одной обобщающей сводки. По отдельным присредиземноморским странам существует целая серия книг и статей. Это сводки П.Агюсса (Aguesse, 1958) по Франции и прилежащим территориям, Т.Бентивоглио (Bentivoglio, 1908), Ц.Конси и Ц.Нельсена (Conci, Nielsen, 1956) по Италии, Ф.Кирдея и Ф.Булимара (Cirdei, Bulimar, 1965) по Румынии, В.Л.Бешовски (1967, 1968) по Болгарии, Б.Киаута (Kiauta, 1972) и М.Котарека (Kotarac, 1995) по Югославии, Г.Дюмона (Dumont, 1973, 1974, 1975, 1976, 1978, 1991 и др.), К.Мортон (Morton, 1919, 1920, 1921, 1922 и др.), Эр. Шмидта (Schmidt, 1953, 1954, 1961), Д.Квентина (Quentin, 1962, 1964, 1965), В.Шнайдера (Schneider, 1981, 1982, 1985 и др.) и некоторых других авторов по Передней Азии и Северной Африке, Н.Н.Акрамовского (1939, 1948, 1958 а,б; 1964) по Закавказью, большая серия работ А.Н.Бартенева по Кавказу (1910, 1911 а-в; 1912 а-г; 1915, 1916 а,б; 1918, 1921, 1929 а,б; 1930 а-д; 1931, 1933 а,б и др.); книги А.Аскью (Askew, 1988), Ф.Боса,

М.Вошера (Bos, Wassher, 1977), Ф.Корбета (Corbet, Longfield, Moore, 1960; Corbet, 1962) по Европе в целом. Много ценных сведений о стрекозах Средиземноморья содержится в общей таксономической, хотя и сильно устаревшей, сводке о стрекозах Палеарктики В.Л.Бианки (1905), зоогеографических работах А.Н.Бартенева (1914, 1932, 1939), Б.Ф.Бельшева (1961, 1965) и Б.Ф.Бельшева, А.Ю.Харитоновой (1974, 1981, 1982, 1983 и др.). Однако все эти работы не дают полного и целостного представления об одонатофауне Средиземноморья, что и побудило нас к созданию этого труда.

В первой половине XX века основной вклад в изучение фауны стрекоз Палеарктики, включая средиземноморский регион, внес Александр Николаевич Бартеков. Ряд публикаций этого автора посвящен стрекозам Кавказа, о чем далее будет сказано более подробно.

Им опубликованы фаунистические списки для Карского плато, Закавказью, Кавказским минеральным водам, окрестностям Ростова-на-Дону и Нальчика, Старой Мацесты, Ставропольской губернии (Бартеков, 1909, 1912, 1915, 1916, 1918, 1919, 1921, 1924). В работе “К одонатофауне Кавказских гор” (Бартеков, 1925) помимо перечня видов приведены подробные и обстоятельные сведения по биологии и экологии стрекоз, в частности, дан анализ закономерностей вертикального распределения стрекоз в горах.

В начале XX века сведения об одонатофауне Передней Азии и африканской части Средиземноморья были существенно пополнены публикациями Ф.Риса (Ris, 1909 a,b, 1911, 1913, 1928), К.Мортон (Morton, 1905, 1915, 1919, 1920 a,b, 1921, 1922, 1924, 1929), Р.Мартина (Martin, 1909, 1912, 1926). Позднее по этим территориям были выполнены работы Эр.Шмидта (Schmidt, 1938, 1953, 1954, 1961), Д.Квентина (Quentin, 1964 a,b, 1965, 1968), В.Шнайдера (Schneider, 1981, 1982 a,b, 1985 a,b).

Особенно крупный вклад в изучение стрекоз данного региона был внесен исследованиями Г.Дюмонта (Dumont, 1972, 1974 a,b, 1975 a,b, 1976a,b, 1977 a-c, 1978a,b, 1980 и др.). Значительная часть результатов работ этого автора по Ближнему Востоку обобщена в монографии “Odonata of the Levant” (Dumont, 1991), открывшей новую страницу в познании стрекоз Восточного Средиземноморья.

Одонатофауна основной части африканского Средиземноморья – Атласских гор – в настоящее время известна, главным образом, благодаря работам М. Лифтинка (Liefinck, 1966) и Ж.Джеквемина (Jacquemin, 1984, 1985, 1987 a,b, 1991, 1994; Jacquemin, Boudot, 1986, 1990, 1997).

По европейской части Средиземноморья существует обширная литература, хотя изученность этой территории очень неравномерная. В целом исторически сложилось так, что значительно лучше в одонтологическом отношении оказались изучены страны Северной и Центральной Европы, особенно Англия, Германия и Голландия, тогда как данных по присредиземноморской Европе значительно меньше.

ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ФАУНЫ СТРЕКОЗ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ

Систематика отряда Odonata находится в стадии интенсивной разработки, поэтому принятая в нашей работе система и используемая номенклатура требуют соответствующей аргументации. Пока нет общепринятого мнения по поводу деления отряда даже на такие крупные подразделения, как подотряды. Анализ классификаций разных, а подчас и одних и тех же авторов, но опубликованных в разное время, вскрывает большие различия между ними. Это видно, например, в классических работах Р.Тильярда и Ф.Фрейзера (Tillyard, 1917; Tillyard, Fraser, 1938-1940; Fraser, 1957), Ю.М.Залесского (1932), А.В.Мартынова (1938), Б.Б.Родендорфа (1962, 1980), Л.Н.Притыкиной (1980, 1989), Б.Ф.Бельшева (Бельшев, 1969; Бельшев, Харитонов, 1977, 1981), Ф.Карле (Carle, 1982).

Мы используем классификацию, согласно которой надсемейство Calopterygoidea рассматривается в ранге отдельного подотряда и в результате бореальная фауна стрекоз делится на 4 подотряда: Anisoptera, Zygoptera, Caloptera и Anisozygoptera. Обоснование такого деления подробно дано Б.Ф.Бельшевым и А.Ю.Харитоновым (Бельшев, 1969; Харитонов, 1976, 1990; Бельшев, Харитонов, 1977) и мы не будем приводить его в этой работе. В состав одонатофауны Средиземноморья входят представители первых трех из перечисленных выше подотрядов. Эти подотряды объединяют 10 семейств, 54 рода и 179 видов средиземноморской фауны стрекоз. Ниже мы дадим краткие характеристики подотрядов, семейств и родов, отказавшись от видовых очерков, которые были бы крайне полезны, но потребовали бы непомерного превышения объема работы. В обзоре родов будут обсуждены и некоторые проблемы систематики и номенклатуры отдельных видов, необходимые для обоснования принятого нами объема одонатофауны. В обзор включены и основные сведения о распространении таксонов.

3.1. Подотряд ANISOPTERA

Обширный подотряд стрекоз крупной и средней величины, представленный в рецентной мировой фауне 7 семействами, 330 родами и более чем 2500 видами (Харитонов, 1990). В Средиземноморье мы насчитываем 5 семейств, 38 родов, 106 видов, из них на Кавказе известно 5 семейств, 20 родов, 51 вид.

Семейство Gomphidae

В таксономическом плане наиболее сложное семейство в отряде Odonata. В последние десятилетия семейство подвергалось ревизиям целым рядом авторов (Asahina, 1979, 1985; Belle, 1979, 1982a,b; Carle, 1986; Carle, Cook, 1984; Chao, 1984; Watson, O'Farrell, 1985), в результате которых в мировой фауне семейства Gomphidae выделяют 8 подсемейств, 23 трибы, 83 рода и примерно 770 видов. Семейство считается одним из наиболее древних, распространено почти всемирно, но большинство его родов и видов имеют небольшие, к тому же часто сильно фрагментированные ареалы. В Средиземноморье мы насчитываем 7 родов и 24 вида, из них на Кавказе - 5 родов и 9 видов.

Род *Anormogomphus* Selys, 1854

Необычный род с нетипичным для семейства строением крыльев, включающий всего 3 вида, два из которых встречаются в Индии и Пакистане и один - *A.kiritshenkoi* Bartenef, 1913 - на восточной окраине Средиземноморья. Вид был описан А.Н.Бартеневым (1913) из окрестностей Термеза и долгое время оставался известным лишь по единичным находкам в Юго-Западном Таджикистане, Узбекистане, Ираке, Иране, Афганистане. Единственная многочисленная, но локальная популяция вида обнаружена и изучена С.Н.Борисовым и энтомологами Института систематики и экологии животных СО РАН в окрестностях Ашхабада на Каракумском канале (Белышев, Харитонов, Борисов и др., 1989).

Род *Gomphus* Leach, 1815

Этот типовой для семейства род служит предметом многих таксономических дискуссий и его объем по-разному понимается разными авторами. Например, Б.Ф.Белышев и А.Ю.Харитонов (1981) насчитывают в этом роде 98 видов, в каталоге Д.Дэвиса и П.Тобин (Davis, Tobin, 1985) приводится 61 вид, в списке стрекоз Мира С.Тсуды (Tsuda, 1986) фигурируют только 42 вида. Это связано с тем, что некоторые авторы переносят часть видов, традиционно относимых к роду *Gomphus*, в другие роды - *Stylurus*, *Asiagomphus* и ряд других.

Мы включаем в состав средиземноморской фауны 7 видов и 1 подвид этого рода, что требует некоторых комментариев.

В отличие от многих других авторов мы рассматриваем *G.vulgatissimus* как политипический вид с двумя подвидами *G.v.vulgatissimus* и *G.v.schneideri*. Последний таксон был первоначально описан как самостоятельный вид *G.schneiderii* Selys & Hagen,

1850 из Мингрелии. В таком статусе он приводился К.Мортоном (Morton, 1915) для Константинополя, Эр.Шмидтом (Er.Schmidt, 1954 a,b; 1961) для разных регионов Передней Азии, Д.Квентином (Quentin, 1965, 1968 и Г.Дюмоном (Dumont, 1977) для Турции, Ф.Босом и М.Восшером (Bos, Wasscher, 1997) для Албании, Греции и европейской части Турции, Д.Дэвисом и П.Тобин (Davies, Tobin, 1985), С.Тсудой (Tsuda, 1986), Ч.Брайджесом (Ch.Bridges, 1993), Б.Ф.Бельшевым и А.Ю.Харионовым (1981) при анализе мировой одонатофауны в целом.

Однако сами авторы этого вида через семь лет после описания стали считать его лишь “расой” *G.vulgatissimus* (Selys, Hagen, 1857), а еще через 30 лет Сели (Selys, 1887) сделал своеобразную рокировку и представил этот таксон как “*Gomphus vulgatissimus* race of *G.schneiderii*”. Г.Дюмон (Dumont, 1991), не давая обоснования своей точке зрения, отнес стрекоз обсуждаемого вида из Восточного Средиземноморья к подвиду *G.vulgatissimus schneideri* (правда, исказив при этом, видимо, в результате опечатки, видовое название таксона).

Проанализировав присланный нам материал из Западной Европы и Турции, а также наши сборы по Кавказу, мы пришли к выводу, что вид *G.vulgatissimus* обнаруживает достаточно сильную географическую изменчивость. Описанный К.Линнеем из Западной Европы, он представлен на большей части ее территории номинативным подвидом *G.v.vulgatissimus* Linnaeus, 1758. Экземпляры из Турции, Ирана, Греции хорошо отличаются по ряду окрасочных и даже некоторым структурным признакам. Однако в сборах из Словении, Болгарии и Кавказа обнаруживаются экземпляры с переходными признаками. Следовательно, есть основания интерпретировать эту ситуацию как достаточно типичную для политипических видов: основная часть видового ареала занята номинативным подвидом, в его юго-восточной части обитает подвид *G.vulgatissimus schneideri* Selys & Hagen, 1850, а на севере Балканского полуострова и Кавказе лежит полоса перекрытия подвидов, где их признаки перемешиваются и определение подвидового статуса оказывается не всегда возможным. Это объясняет, в частности, осторожность авторов “Атласа стрекоз Словении” (Kotarac, 1997), приводящих вид *G.vulgatissimus* без указания подвидов и с оговоркой, что во внутривидовой систематике этого таксона не все ясно.

Вид *G.davidi* Selys, 1887 интересен тем, что встречается лишь на очень ограниченной территории юго-восточного средиземноморского побережья Турции, в Сирии, Ливане, Иордании и Израиле (Dumont, 1991), т.е. его ареал, по-видимому, эндемичен для прибрежных районов Восточного Средиземноморья. Интересно, что в долине реки

Иордан это единственный представитель рода *Gomphus*. Его видовой статус бесспорно признается всеми специалистами (Morton, 1924; Schmidt, 1938; Quentin, 1964, 1965; Schneider, 1981; Бельшев, Харитонов, 1981 и др.).

Вид *G.amseli* Schmidt, 1961, по-видимому, также эндемик Восточного Средиземноморья, но, в отличие от предыдущего вида, связан не с прибрежными районами, а с горами Иранского нагорья. Вид был описан Эр.Шмидтом (Schmidt, 1961) из северо-западного Афганистана и, насколько нам известно, нигде более не был обнаружен.

Следующая группа из 4-ех видов рода *Gomphus* связана, наоборот, с Западным Средиземноморьем.

Вид *G.graslini* Rambur, 1842 был описан из Франции, где он известен в основном из горной территории Центрального массива, а также локального очага в отрогах Западных Пиренеев (Aguesse, 1968). Позже другой крайне ограниченный очаг распространения вида был обнаружен на южной оконечности Испании на побережье Гибралтарского пролива (Bos, Wasscher, 1997).

Вид *G.pulchellus* Selys, 1840 распространен подобно предыдущему виду, но его ареал не разбит на локальные очаги, а целиком занимает весь крайний запад Европы от Голландии до Португалии включительно. Европейская часть ареала *G.simillimus* Selys, 1840 почти совпадает с *G.pulchellus*, но он, кроме того, имеет локальный очаг распространения в Баварском нагорье и встречается по всей северо-западной Африке в районе Атласских гор. Наконец, *G.lucasii* Selys, 1849 достоверно известен только из северных районов Алжира и Марокко, где он также связан прежде всего с Атласскими горами. Самостоятельный статус этих четырех западно-средиземноморских видов признается всеми систематиками.

Таким образом, распространение видов рода *Gomphus* в средиземноморском регионе характеризуется двумя особенностями.

Во-первых, ареалы большинства из них весьма ограничены и часто разделены на локальные очаги, как правило, связанные с горами.

Во-вторых, большинство видов сосредоточено или только в Восточном, или только в Западном Средиземноморье. Исключение составляет лишь широко распространенный *G.vulgatissimus*, но и он образует подвиды, причем хорошо очерченные и близкие к окончательному видовому обособлению в западной и восточной половинах региона.

Эти особенности пространственного распределения позволяют предполагать, что род *Gomphus* древний и ареалы его

средиземноморских видов скорее всего являются реликтовыми остатками некогда более широкого распространения. Можно предполагать наличие двух очагов формирования видов в Средиземноморье: пиренейско-атласский и переднеазиатский.

Род *Stylurus* Needham, 1897

Как и у предыдущего рода, систематическое и номенклатурное положение таксонов рода *Stylurus* очень сложно и дискуссионно. Впервые он был выделен в качестве подрода рода *Gomphus* И.Нидхэмом в 1897 г. (Needham, 1897). Позже было сделано более детальное обоснование подрода (Needham, Betten, 1901), а полвека спустя И.Нидхэм придал ему статус самостоятельного рода (Needham, 1948). Виды рода *Stylurus* распространены главным образом в Америке и систематика американских таксонов не вызывает особых проблем. Иное дело в Старом Свете, где обитают лишь единичные виды рода (не более 5-6), но их положение в системе вызывает противоречивые мнения.

Особенно много дискуссий вызывает вид *Stylurus* (*Gomphus*) *flavipes* Charpentier, 1825. До 1960 года этот вид относили к роду *Gomphus*, но С.Асахина аргументированно показал его принадлежность к роду *Stylurus* (Asahina, 1960). Большинство систематиков восприняло это изменение и, в частности, в каталогах мировой фауны стрекоз С.Тсуда (Tsuda, 1986) и Ч.Брайджеса (Ch.Bridges, 1993) таксон фигурирует под названием *Stylurus flavipes*. Вслед за С.Асахина специальное обоснование принадлежности *G.flavipes* к роду *Stylurus* сделал Эб.Шмидт (Eb.Schmidt, 1987).

Вместе с тем, в отечественной одонатологической литературе все авторы относили этот вид по-прежнему к роду *Gomphus*, лишь Е.И.Маликова, а в последних работах и А.Ю.Харитонов стали помещать его в род *Stylurus* (Маликова, 1995; Haritonov, Malikova, 1998). Как вид рода *Gomphus* *S.flavipes* всегда указывали и для Кавказа (Кетенчиев, Харитонов, 1998). Как вид рода *Gomphus* он приведен и в каталоге Д.Дэвиса и П.Тобин (Davies, Tobin, 1985).

Особую путаницу в систематику и номенклатуру таксона “*flavipes*” ввело описание в нем подвидов и появление синонимов. В 1929 г. А.Н.Бартенев по материалам из окрестностей Поти (Грузия) описал *Gomphus flavipes* var.*lineatus* (Bartenev, 1929). В 1953 г. Эр.Шмидт (Schmidt, 1953) по материалам из Турции и Сирии описал новый вид *G.ubadschii*, затем он указывал его для Ирана (Schmidt, 1954), а Б.Сэйдж - для Ирака (Sage, 1960). Этот таксон попал в справочную и монографическую литературу (Бельшев, Харитонов, 1981;

Davis, Tobin, 1985 и др.). Однако в 1961 г. Эр.Шмидт меняет не только видовое, но и родовое название этого таксона и называет его *Stylurus* (*Gomphus*) *lineatus* Bartenef, 1929 (Schmidt, 1961). Таким образом, таксон, описанный А.Н.Бартеневым с Западного Кавказа как “*variacea lineatus*” вида *Gomphus flavipes* получает сразу видовой статус и заодно перемещается в другой род (*Stylurus*), при этом *Gomphus* (*Stylurus*) *ubadschii* становится младшим синонимом таксона А.И.Бартенева. С тех пор многие авторы считают *G.flavipes* и *S.lineatus* разными видами, что мы находим, например, у С.Карфи с соавторами (Carfi et al., 1982), причем одни считают название “*lineatus*” синонимом “*ubadschii*” (Asahina, 1973; Davis, Tobin, 1985), другие - наоборот (Bridges, 1993).

На фоне этой таксономической и номенклатурной неразберихи просматривается конструктивная линия, начатая А.Н.Бартеневым (Bartenef, 1929), который первым отнес переднеазиатских стрекоз обсуждаемого таксона к внутривидовой форме *Gomphus flavipes*, хотя и не придал ей строго таксономического статуса. Это сделали Д.Квентин (Quentin, 1965), принявший данный таксон за подвид *G.flavipes lineatum*, а за ним Г.Дюмон (Dumont, 1977, 1991) и С.Тсуда (Tsuda, 1986).

Анализ всего доступного нам материала приводит нас к выводу, что обсуждаемый таксон представляет собой единый вид с двумя подвидами: *Stylurus flavipes flavipes* Charpentier, 1825 и *S.f.lineatus* Bartenef, 1929. При этом как характер распространения подвидов, так и наличие переходной зоны между ними сходно с тем, что мы наблюдаем у подвидов *G.vulgatissimus*, что свидетельствует о параллельности тех формообразовательных процессов, которые претерпели эти виды. Переход признаков *S.f.flavipes* к *S.f.lineatus* особенно явно наблюдается у экземпляров с Кавказа. Наличие экземпляров с переходными признаками убедительно свидетельствует о целесообразности трактовки *Stylurus flavipes* как политипического вида и разрешает типиковую проблему, когда подвиды одного вида в качестве самостоятельных видов попадают в разные роды, как это произошло, например, в каталоге Д.Дэвиса и П.Тобин (Davis, Tobin, 1985).

Интересно отметить, что если в Америке (главным образом в Сонорской области) насчитывается около полутора десятков видов рода *Stylurus*, в Восточной Азии - 4-5, то на западе Евразии, в частности в Средиземноморье, обитает только один вид этого рода. По-видимому, первичный центр видообразования рода располагался на американском континенте, а вторичный - в Восточной Азии, откуда один из видов расселился на запад. Западнее Карпат вид становится редким и в Западной Европе встречается лишь локальными очагами, что также

свидетельствует в пользу восточного его происхождения, но противоречит мнению Б.Ф.Белышева (1973), считавшего очевидным (хотя и без аргументации) западное происхождение вида.

Род *Ophiogomphus* Selys, 1854

Относительно крупный для семейства Gomphidae род стрекоз, насчитывающий по данным разных авторов от 21 (Davis, Tobin, 1985) до 26 (Tsuda, 1986) видов. Род американского происхождения, где насчитывается примерно 20 видов. Систематика евразийских видов долгое время была предметом дискуссий. Одни авторы выделяли в Евразии до 5 видов рода (Бартенев, 1930 а; Харитонов, Борисов, 1990), другие признавали лишь один, распадающийся на 3-5 географических форм (Белышев, 1973). Нам представляется убедительной аргументация А.Ю.Харитонова и С.Н.Борисова (1990), доказывающих видовой статус пяти обитающих в Евразии представителей рода, два из которых встречаются в Средиземноморье.

Один из них - *O.serpentinus* Charpentier, 1825 - широко распространен в умеренной полосе Евразии (преимущественно по лесостепным ландшафтам) от Франции до Забайкалья и занимает северную полосу рассматриваемого нами средиземноморского региона примерно севернее 45° с.ш. В литературе этот вид равно встречается как под приведенным нами названием (Aguesse, 1968; Davis, Tobin, 1985; Er.Schmidt, 1929; Павлюк, Харитонов, 1982; Белышев, Харитонов, Борисов, 1989 и др.), так и под названием *O.cecilia* Fourcroy, 1785; Бианки, 1905; Бартенев, 1930; Белышев, 1973; Bos, Wasscher, 1997; Tsuda, 1986 и др.). Ч.Брайджес в каталоге стрекоз Мира называет *O.cecilia* субъективным синонимом *O.serpentinus* (Bridges, 1993). Мы используем видовое название *O.serpentinus*, аргументация сторонников которого кажется нам более убедительной.

Другой вид - *O.reductus* Calvert, 1898 - широко распространен в Южной Азии от Туркмении до Индии и Китая, встречаясь на крайнем востоке Средиземноморья.

Таким образом, почти викарирующие ареалы этих видов, образующих пару северо-запад: юго-восток, лишь незначительно проникают в пределы Средиземноморья, и род *Ophiogomphus* в целом чужд данному региону.

Род *Onychogomphus* Selys, 1854

Одним из наиболее крупных и таксономически сложных родов семейства Gomphidae. Включает от 65 (Davis, Tobin, 1985) до 72 (Tsuda, 1986) видов. Для Средиземноморья мы насчитываем 7 видов, из них 3 известны для Кавказа.

Наиболее широко распространенный вид рода - *O. forcipatus* Linnaeus, 1758. Его ареал занимает большую часть Европы и умеренной Азии, проникает в Северную Африку. Вид распадается на ряд подвидов, ареалы которых образуют в Средиземноморье довольно сложную мозаику. Номинативный подвид *O. f. forcipatus* Linnaeus, 1758 обитает в Европе, на большей части Кавказа, проникает в Среднюю Азию и в Турцию. Подвид *O. f. unguiculatus* Vander Linden, 1820 в целом образует по отношению к номинальному подвиду викарирующую с ним южную пару, встречаясь в странах Южной Европы от Испании до Югославии, в Закавказье, Западном Копетдаге, Иране, Турции и в Северной Африке. В Восточном Средиземноморье среди областей распространения двух перечисленных подвидов вклиниваются локальные ареалы подвидов *O. f. lucidostriatus* Schmidt, 1954 (Иран) и *O. f. albotibialis* Schmidt, 1954 (Турция). Наконец, для Марокко указывается еще один локальный подвид - *O. f. sciculus* Selys, 1858 (Tsuda, 1986), однако последний достаточно обоснованно сводится некоторыми авторами в синонимы номинального подвида (Boudot, Jacquemin, Dumont, 1990).

Взаимное расположение ареалов всех подвидов очень интересно, особенно у *O. f. forcipatus* и *O. f. unguiculatus*. Проследим границу ареалов этих подвидов с запада на восток. Практически весь Пиренейский полуостров занят подвидом *O. f. unguiculatus*, однако узкая полоска северного побережья полуострова заселена подвидом *O. f. forcipatus*. Он проникает сюда по побережью Бискайского залива и тянется узкой лентой по северному подножью Кантабрийских гор от Пиренеев до Атлантического океана. Восточнее граница подвидов проходит по северным склонам Пиреней и по Южной Франции. Здесь граница подвидов явно приурочена к водоразделу рек Средиземноморского и Атлантического бассейнов и выглядит зазубренной полосой благодаря многочисленным проникновениям выступов ареала одного вида в пределы другого. Судя по имеющимся в литературе точкам находок подвидов (Boudot, Jacquemin, Dumont, 1990) эти выступы ареалов довольно четко маркируют в этом регионе размер и гидрографическую сеть, к которой привязаны места их обитания.

Далее на восток граница подвидов пролегает по Северной Италии и почти весь Апеннинский полуостров входит в пределы ареала

O.f.unguiculatus, но неожиданно самый юг полуострова (Калабрия), а также о.Сицилия оказываются занятыми более северным подвидом *O.f.forcipatus*. Почти весь Балканский полуостров занят подвидом *O.f.forcipatus* и ареал *O.f.unguiculatus* здесь фактически прерывается, вновь проявляясь на п-ове Малая Азия, откуда он выклинивается на восток до Копетдага и Северного Ирана, по-видимому перемежаясь в своей азиатской части с участками ареала *O.f.alboitibialis*. На Кавказе граница ареалов более северного *O.f.forcipatus* и более южного *O.f.unguiculatus* проходит по реке Куре. В Северной Африке подвид *O.f.unguiculatus* распространен только в пределах Атласских гор (Lieftinck, 1966; Dumont, 1972, 1977b), в других регионах Северной Африки вид *O.forcipatus* не встречается (Aguilar, Dommangeat, Prechas, 1985; Dumont, 1980).

Вид *O.flexuosus* Schneider, 1845 обитает в Восточном Средиземноморье. Он отмечен для Турции, Ирана, Афганистана, Таджикистана, Ирака, Армении, Сирии, Леванта, севера Израиля. Всюду, но редко и спорадично, встречается на Кавказе. Обычен в долинах и предгорьях Таджикистана и Узбекистана, где встречается до высот 800-900 м над ур.м. (Бельшев и др., 1989). Отмечен для Туркмении и Южного Казахстана (Попова, 1951), Юго-Восточного Казахстана (Бельшев, 1961), Киргизии (Крылова, 1969).

Вид *O.lefebvrei* Rambur, 1842 также типичен для Восточного Средиземноморья. Первоначально он был описан из оазиса Бахрейх в Египте (Rambur, 1842), позже найден в Иране, Турции, Афганистане, Ираке, Сирии, Ливане, Иордании, Израиле (Dumont, 1991). По единичным находкам известен в Юго-Восточной Туркмении из района хребта Кужтанг (Борисов, Харитонов, 1986), в ряде других пограничных районов Туркмении и Ирана (Бартенев, 1916). По нашим сборам единичные встречи зафиксированы в восточной части Северного Кавказа.

Вид *O.macrodon* Selys, 1887 также относится к группе восточно-средиземноморских видов. Первоначально описанный из окрестностей Бейрута, позже он был найден в других районах Леванта, в частности долинах рек Оронт и Иордан (Dumont, 1991). Этот локально встречающийся и редкий вид относится к числу наиболее малоизвестных видов рода *Onychogomphus*.

Вид *O.assimilis* Schneider, 1845 распространен несколько шире, но также в пределах Восточного Средиземноморья. Впервые он был описан В.Шнейдером (Schneider, 1845) по двум самцам из Келлемиша с южного побережья Малой Азии. Оба самца типовой серии были сильно повреждены, и впоследствии Сели Лоншан и другие авторы

относили эти экземпляры то к роду *Onychogomphus*, то к роду *Ophiogomphus*. В 1912 г. А.Н.Бартенев (1912) описал по материалу из Кахетии новый вид *Onychogomphus fulvipennis*, сравнивая его с видами *O.uncatus* и *O.ruptus*. В 1924 г. К.Мортон (Morton, 1924) впервые отметил сходство между видами *O.assimilis* и *O.fulvipennis*, основываясь на материале из типовой серии А.Н.Бартенева, но не сделал из этого никаких таксономических выводов. И только спустя более века с момента описания *O.assimilis* Н.Н.Акрамовский (1948) дал детальное описание этого вида, разделив его на 2 подвида: номинативный *O.a.assimilis* Schneider, 1845 и *O.a.fulvipennis* Bartenev, 1912. Анализ наших материалов с Кавказа подтверждает правомочность таксономического решения Н.Н. Акрамовского и мы можем констатировать, что подвид *O.a.assimilis* распространен относительно широко в пределах Малой Азии, тогда как подвид с более темной окраской *O.a.fulvipennis* известен пока только по одной локальной популяции из Кахетии, хотя такая таксономическая структура вида не отражена в имеющихся каталогах мировой фауны стрекоз (Davis, Tobin, 1985; Tsuda, 1986).

Два оставшихся вида рода *Onychogomphus*: *O.uncatus* Charpentier, 1840 и *O.costae* Selys, 1885 обитают в Западном Средиземноморье. Первый из них локально, но широко распространен в Средней и Северной Европе, а также Северной Африке; второй встречается на более ограниченной территории Испании и североафриканских Атласских гор.

Почти все виды рода *Onychogomphus*, кроме *O.forcipatus*, до последнего времени оставались малоизвестными. Описание личинок и общего характера распространения восточно-средиземноморских видов рода было дано Г.Дюмоном с соавторами (Dumont, Haritonov, Borisov, 1992) с использованием данных Н.Н.Акрамовского (1952) по *O.flexuosus* из Армении. Наши материалы по Кавказу позволили подтвердить таксономический статус большинства из обсуждавшихся выше видов и подвидов, а также уточнить картину их распространения.

Род *Paragomphus* Cowley, 1934

Преимущественно эфиопско-ориентальный род, насчитывающий около 40 видов. В Средиземноморье известно 4 вида.

Вид *Paragomphus genei* Selys, 1841 до недавнего времени относился разными авторами то к роду *Gomphus* (Selys, 1841; Selys, Hagen, 1850), то *Onychogomphus* (Selys, Hagen, 1854, 1857), то *Mesogomphus* (Ris, 1909, 1913, 1921; Morton, 1924; Conci, Nielsen, 1956 и др.), а видовое название “genei” часто замещалось на “hageni” (Selys, 1871, 1887;

Ris, 1909, 1913, 1921; Quentin, 1965 и др.). М.А.Лифтинк (Lieftinck, 1966) впервые обосновал современную номенклатуру таксона *P. genei*, что нашло поддержку других авторов (Dumont, 1977 а, 1991; Waterston, 1980; Бельшев, Харитонов, 1981) и разделяется нами.

Ареал этого вида необычен для средиземноморской фауны, так как он включает всю Африку, Саудовскую Аравию и все Южное Средиземноморье от Марокко на западе до Леванта на востоке, включая большинство островов Средиземного моря, но не проникает на европейский континент.

Другой вид этого рода - *P. sinaiticus* Morton, 1929 - имеет, напротив, очень ограниченный ареал, разбитый на 2 изолированных фрагмента. Первый из них расположен на типовой для вида территории Синайских гор и второй - на плато Аир в Нигере. А. Ватерстон (Waterston, 1980) ошибочно синонимизировал этот вид с *P. lineatus* из Индии и привел его под этим названием для Саудовской Аравии, что было обоснованно опротестовано Г. Дюмоном (Dumont, 1991).

Еще 2 вида этого рода незначительно проникают в пределы Средиземноморья. Первый из них - ориентальный *P. lineatus* Selys, 1850 - достигает Восточной Анатолии и второй - эфиопский *P. pumilio* Rambur, 1842 - известен из дельты Нила.

Род *Lindenia* Selys, 1840

По-видимому, монотипический род, включающий единственный вид *Lindenia tetraphylla* Vander Linden, 1825. Типовая территория таксона - Италия. Вид распространен по всем европейским полуостровам Средиземного моря, Северной Африке от Алжира до Египта, на Аравийском полуострове, в Передней и Средней Азии до Таджикистана и Белуджистана включительно, т.е. ареал его типично средиземноморский. Локальными очагами известен на Кавказе. А.Н.Бартеневым (1930б) по 5 самцам из окрестностей Пицунды с озера Инкит был описан вид *Lindenia inkiti*. До сих пор этот вид остается одним из самых загадочных таксонов стрекоз, указывавшихся для Кавказа. Основываясь на первоописании А.Н.Бартенева многие авторы приводят этот вид для кавказской фауны (Бельшев, Харитонов, 1983 а-в; Dumont, 1991 и др.), однако повторно обнаружить этот вид никому не удалось. Специальные поиски этого вида на типовой территории - озере Инкит были организованы Биологическим Обществом ГДР (Beutler, 1989), а также неоднократно нами, но представителей рода ни на этом озере, ни в его окрестностях найдено не было.

Ряд обстоятельств в первоописании А.Н.Бартенева позволяют усомниться в реальности существования этого вида. Во-первых, вид описан только по самцам, самка обнаружена не была. Во-вторых, практически все признаки вновь описанного вида являются окрасочными и сводятся к тому, что *L.inkiti* более темные, чем *L.tetraphylla*. В-третьих, сам А.Н.Бартенев подчеркивает, что степень меланизации отдельных экземпляров в его серии очень различна. Единственный структурный признак нового вида, который отмечает автор описания: “Лопастни нижнего анального придатка расставлены шире, чем у *Lind.tetraphylla* ...”. Однако просмотр нами больших серий этого вида из Средней Азии и экземпляров с Северного Кавказа выявил достаточно сильную изменчивость этого признака и его непригодность к использованию в качестве диагностического. Кроме того, окраска кавказских экземпляров в целом темнее, чем среднеазиатских и это может быть проявлением географической или модификационной изменчивости. Следует обратить внимание и на замечания А.Н.Бартенева, что “низ груди и отчасти ее бока могут быть со следами темно-голубого налета (как у старых экземпляров *Lestes dryas* и др.)”, т.е. потемнение окраски может быть и следствием достаточно широко распространенного у многих видов стрекоз возрастного появления на теле налета, искажающего истинную окраску насекомых.

Наконец, настораживает тот факт, что одновременно с темноокрашенными представителями рода *Lindenia* А.Н.Бартенев наблюдал и описал с оз.Инкити темноокрашенных особей *Orthetrum sabina*, которые были описаны им в этой же статье в качестве *O.sabina* var.*nigrescens* var.n. Наличие темноокрашенных особей представителей другого семейства увеличивает правдоподобность гипотезы о модификационном характере меланизации стрекоз оз.Инкити. Вследствие изложенных причин мы считаем крайне сомнительной возможность существования *L.inkiti* в качестве самостоятельного вида, но до появления бесспорных фактов, отрицающих его существование, оставляем *L.inkiti* в списке средиземноморской одонатофауны.

Семейство Cordulegasteridae

Небольшое, но таксономически чрезвычайно сложное семейство. Некоторыми авторами выделяется в особое надсемейство *Cordulegastroidea*, а семейство делится на 2 подсемейства: *Chlorogomphinae* и *Cordulegastrinae* (Davies, Tobin, 1985). Нам такое деление представляется излишне громоздким и недостаточно обоснованным. В своей работе мы придерживаемся в основном систематики семейства,

приведенный в списке стрекоз Мира С.Тсуды (Tsuda, 1986). Согласно этой системе семейство включает 3 чисто ориентальных рода - *Anotogaster*, *Neallogaster* (= *Allogaster*) и *Chlorogomphus* и широко распространенный в пределах всего Бореального фаунистического царства род *Cordulegaster* Leach, 1815. Род насчитывает около 20 видов, многие из которых политипические. В Средиземноморье семейство представлено 6 видами, 3 из которых известны с Кавказа.

Род *Cordulegaster* Leach, 1815

Единого мнения в трактовке объема этого рода пока нет. Разные авторы приводят разное количество видов: 15 (Davies, Tobin, 1985), 19 (Бельшев, Харитонов, 1981), 21 (Tsuda, 1986). Статус многих таксонов также служит предметом длительных дискуссий, поэтому употребляемая нами система рода требует соответствующих пояснений. Для Средиземноморья мы считаем доказанным обитание здесь 6 видов.

Политипический вид *C.boltonii* Donovan, 1807 распространен на большей части территории региона, отсутствуя лишь на востоке. В русскоязычной литературе он фигурирует в основном под названием *C.annulatus* Latreille, 1805 (Бианки, 1905; Колосов, 1917; Спурис, 1956, 1964; Бельшев, Харитонов, 1981 и др.). Мы считаем обоснованным разделение вида на 5 подвидов. Большая часть европейского ареала вида занята номинативным подвидом *C.b.boltonii* Donovan, 1807, распространенным от Испании до западных областей России и в широтном направлении от Скандинавии до полуостровов Средиземного моря. Приводившееся ранее для континентальной Европы нахождение вида *C.charpentieri* впоследствии было признано ошибочным, так как последний таксон идентифицировался ошибочно и в действительности собранные в Австрии экземпляры относятся к *C.b.boltonii* (Theischinger, 1976).

Подвид *C.b.immaculifrons* Selys, 1858 викарирует с номинативным подвидом в юго-западной части видового ареала, занимая сравнительно узкую полосу, тянущуюся через Португалию, Испанию, юг Франции (Bos, Wasscher, 1997). Подвиды *C.b.algirica* Morton, 1916 и *C.b.princeps* Morton, 1916 встречаются в Атласских горах, причем ареал второго из них ограничен по-видимому только территорией Марокко, а первый известен не только из Туниса, Марокко и Алжира, но и проникает на юг Пиренейского полуострова (Tsuda, 1986). Наконец, подвид *C.b.trinacriae* Waterston, 1976 обитает лишь на юге Италии. Первоначально описанный с о-ва Сицилия (Waterston, 1976), позже он был

найден на юге Апеннинского полуострова, в частности, в Калабрии (Theischinger, 1979b).

Второй вид - *C.bidentatus* Selys, 1843 распространен преимущественно в странах южной Европы. Наряду с номинативным подвидом - *C.b.bidentatus*, он имеет подвид на о-ве Сицилия - *C.b.sicilica* Fraser, 1929. Самостоятельность последнего таксона ранее оспаривалась рядом авторов и иногда его считали лишь одной из форм вида *C.bidentatus* (Davies, Tobin, 1985), но специально выполненное исследование апеннинских и балканских представителей рода *Cordulegaster* доказало подвидовой статус *C.b.sicilica* (Galletti, Pavesi, 1985).

Третий вид - *C.pictus* Selys, 1854 долгое время был известен в одонтологической литературе под названием *C.charpentieri* Selys, 1887 (Morton, 1915, 1916; Fraser, 1929; Бартенев, 1930 и др.). Позже этот таксон считался многими авторами подвидом *Cordulegaster boltoni charpentieri* Kolenati, 1846 (Quentin, 1952, 1957, 1959; Stark, 1971 и др.), но в настоящее время можно считать доказанной его видовую самостоятельность (Dumont, 1976; Theischinger, 1979a; Bridges, 1993). Ареал этого вида представляет, по-видимому, серию разобщенных фрагментов, тянущихся от Апеннинского полуострова до Кавказа. Все находки вида связаны с прибрежными районами Средиземного и Черного морей (Askew, 1988). Западные популяции этого вида некоторые авторы относят к подвиду *C.p.intermedia* Selys & Hagen, 1857 (Theischinger, 1979a), хотя есть мнение, что стрекозы из этих популяций на самом деле принадлежат к *C.b.trinacriae* (Balestrazzi et al., 1983; Davies, Tobin, 1985). Вопрос этот пока остается открытым и для своего решения требует проведения специальных исследований.

Четвертый вид - *C.heros* Theischinger, 1979 был выделен по материалам из Нижней Австрии, прежде относившимся к виду *C.pictus*. Г.Чейшингером (Theischinger, 1979) было показано, что, несмотря на близость этих двух видов значительное число мелких, но хорошо скоррелированных признаков, а также их симпатричное обитание доказывают видовую самостоятельность этих таксонов. Ареал *C.heros* также сильно фрагментирован на отдельные локальные очаги в Австрии, Далмации, Сербии, Словении, Македонии, Румынии и Греции, причем небольшая греческая популяция отнесена к особому подвиду *C.h.pelionensis* Theischinger, 1979, тогда как все остальные популяции вида - к номинативному подвиду *C.h.heros* Theischinger, 1979.

Пятый вид - *C.insignis* Schneider, 1845 также имел сложную историю формирования представлений о нем как о таксоне в современном понимании. Первоначально он был описан из Келлемиха (запад

Турции). Годом позже Ф.Коленати (Kolenati, 1846) из бассейна р.Куры описал вид *Aeschna charpentieri*, который затем был отнесен к роду *Cordulegaster*. Затем по поводу статуса этих двух таксонов в литературе началась дискуссия (Selys, Hagen, 1850, 1857; Hagen, 1863 и др.), продолжавшаяся до тех пор, пока Г.Дюмон (Dumont, 1976) не доказал, что *S.charpentieri sensu Kolenati, 1846* является младшим синонимом *S.insignis Schneider, 1845*, а кроме того, название *S.charpentieri* ошибочно применялось многими авторами к стрекозам, на самом деле относящимся к виду *S.pictus Selys, 1854*. Однако название “*charpentieri*” осталось за одним из подвигов *S.insignis*, обитающем в Причерноморских странах - на Кавказе, в Северной Турции, Румынии, Болгарии - *S.i.charpentieri Kolenati, 1846*, что закрепило приоритет Ф.Коленати в обнаружении в данном регионе своеобразной формы стрекозы, ошибочно названной им “*Aeschna charpentieri*”. К этому же подвиду относятся и стрекозы, описанные А.Н.Бартеневым (1930в) из Лагодехи в Кахетии как *S.insignis var. lagodechicus*. Наконец, младшим синонимом *S.i.charpentieri Kolenati, 1846* признан и описанный Д.Квентином из Румынии *S.i.montandoni Quentin, 1971*.

Кроме подвида *S.i.charpentieri* вид *S.insignis* имеет еще 3 подвида. Номинативный подвид *S.i.insignis Schneider, 1845* обитает в Греции, Западной и Центральной Турции, Сирии, Леванте. К номинативному подвиду относится и описанный К.Мортоном (Morton, 1916) из Центральной Турции (Амасья) подвид *S.i.amasina*.

Подвид *S.i.nobilis Morton, 1916* первоначально описан с оз.Ван в Восточной Турции. Ареал его занимает также Ирак, часть Ирана и Закавказье. По данным Н.Н.Акрамовского (1948) этот подвид особенно обычен в Закавказье в районе Среднего Аракса и в Карабахском округе. Наконец, подвид *S.i.coronatus Morton, 1916*, первоначально описанный по материалам из Коканда (Фергана), обитает по всей Средней Азии, Иране и Афганистане.

Следует заметить, что вид *S.insignis* был использован Г.Ломанном (Lohmann, 1992) в качестве типового вида для обоснования особого рода *Sonjagaster*, однако изучение нами больших серий *S.insignis* из разных частей ареала привело нас к заключению, что такое таксономическое и номенклатурное нововведение вряд ли оправдано.

Шестой вид - *S.mzymtae Barteneff, 1930* был описан А.Н.Бартеневым по одной сильно поврежденной самке (без 7-10 сегментов брюшка и без вершин крыльев) с Кавказа - с реки Мзымта в Грузии между Красной Поляной и оз.Кардывач (в 90 км от побережья Черного моря, на южном склоне западной части Главного Кавказского хребта, 1323 м

над ур.м.). Вид долгое время оставался крайне малоизвестным и сомнительным, пока Е.С.Шенгелия (1964) не собрала в высокогорьях Грузии (1900 м над ур.м.) трех самцов *Cordulegaster* sp. (Цена, Долomisисцвори, Генцвиши), которые позже были идентифицированы с *C.mzymtae* (Akramowski, Schengelia, 1966). В этой работе впервые описан самец, даны сведения по биологии и распространению этого вида. Скорее всего, вид *C.mzymtae* является эндемиком Главного Кавказского хребта, где он населяет ручьи в субальпийском поясе и верхнем поясе леса.

Суммируя приведенные сведения о видах и подвидах рода *Cordulegaster* и их распространении прежде всего следует отметить крайнюю таксономическую дробность и фрагментированность ареалов большинства представителей рода. Мы считаем это следствием специфики их местообитаний, связанных в основном с горными ручьями. Изолированность отдельных горных регионов способствует формообразовательным процессам, тем более, что мы заметили при наших полевых работах на Кавказе особенность поведения этих стрекоз, способствующую изоляции отдельных популяций. Эта особенность заключается в том, что выплывшие в ручьях имаго для созревания и кормления откочевывают вверх по горным склонам. Можно предполагать по отдельным нашим наблюдениям, хотя это остается пока не доказанным, что высокогорья служат местом встреч самцов и самок, так как на ограниченных пространствах близ вершин гор возрастает концентрация этих в целом редких насекомых и повышается вероятность встречи полов. Для откладки яиц стрекозы возвращаются к тем же ручьям, где они выплывали. Вертикальные, а не горизонтальные миграции представителей рода должны приводить к долговременной изоляции локальных популяций.

Доказательством высокой степени изоляции популяций служит и тот факт, что при большой изменчивости морфологических признаков (прежде всего окраски) из разных частей видовых ареалов выборки, взятые из одного места, отличаются обычно удивительным постоянством, стандартностью фенотипа. На это обратил внимание еще А.Н.Бартенев (1930в), сравнивая большие серии экземпляров *C.i.charpentieri* из Кахетии с выборками из других частей ареала.

Вместе с тем А.Н.Бартенев (1930в) считал, что палеарктические виды рода *Cordulegaster* имеют тенденцию к вымиранию, что объясняет локальность их местонахождений и что “несомненно, что раньше (и может быть в самом недавнем прошлом, всего несколько сотен лет тому назад виды нашего подвида имели большие ареалы, чем теперь,

и, конечно, тогда тип расположения последних был не шашечный (один рядом с другим), а трансгрессивный (один заходил на другой)” (Бартенев, 1930в, с. 24-25). Нам кажется, что такое утверждение достаточно голословно и умозрительно, и мы не располагаем фактами, свидетельствующими о вымирании этих таксонов. С большей вероятностью можно предполагать обратное: представители рода освоили всю огромную и сложно дифференцированную территорию горного Средиземноморья, длительно сохраняя свои популяции в оптимальных местообитаниях, что привело к стабилизации как сложной мозаики ареалов, так и прошедших отбор фенотипов.

Семейство Aeshnidae

Крупное семейство, насчитывающее в мировой фауне примерно 50 родов. В Бореальном фаунистическом царстве представлено 18 родов, 12 из которых монотипичны (Харитонов, 1990), что свидетельствует о древности семейства, “осколочности” его таксонов. Древность семейства подтверждается и прямыми палеонтологическими находками (Историческое развитие класса насекомых, 1980) и архаичностью многих морфологических признаков у его современных представителей. Систематика семейства разработана достаточно хорошо, но сложившимся ныне представлениям о системе эшнид предшествовали многочисленные ревизии и уточнения материалов (Бианки, 1905; Бартенев, 1929; Cowley, 1934 и др.). Современные ареалы многих родов семейства носят остаточный характер от прежнего более широкого распространения, что находит палеонтологическое подтверждение, например, находки в среднетретичных отложениях в центре Евразии у озера Зайсан отпечатков крыльев представителей рода *Basiaeshna*, ныне эндемичного для Северной Америки (Мартынов, 1929).

В Средиземноморье известно 8 родов и 18 видов этого семейства, из них 6 родов и 13 видов встречается на Кавказе.

Род *Aeshna* Fabricius, 1775

Единственный в семействе крупный космополитический род, включающий более 70 видов. Для Средиземноморья известно 9 видов, 7 из которых обитают и на Кавказе.

Два циркумбореальных вида *A. caerulea* Strom, 1783 и *A. subarctica* Walker, 1908, незначительно проникают в Средиземноморье с севера, встречаясь в основном в горах Альпийско-Карпатской страны. Первый из них по единичным находкам известен из Французских и Баварских Альп, Швейцарии, Австрии, Северной Италии, Венгрии;

изолированные популяции зарегистрированы для Центрального массива во Франции и в восточной части Северного Кавказа (Askew, 1988; Ris, 1916). *A.caerulea* в отечественной литературе более известен под названием *A.squamata* Muller, 1764, но в последние годы была доказана валидность первого названия (Bridges, 1993), которое используется и нами.

A.subarctica был описан из Северной Америки (Walker, 1908). В 1922 г. А.М.Дьяконов описал из Карелии новый вид стрекозы, назвав его *Aeshna elisabethae* Djakonov, 1922. Вскоре такие же стрекозы были обнаружены в Северной Германии и более тщательный анализ всего материала показал его конспецифичность с американским *A.subarctica* (Ris, 1927). Учитывая некоторые отличия в окраске европейских и американских представителей вида первых из них большинство авторов считают подвидом *A.subarctica elisabethae* Djakonov, 1922, к чему присоединяемся и мы. Описанный К.Андером (Ander, 1944) из Швеции подвид *A.s.interlineata* мы, как и ряд других систематиков, считаем младшим синонимом *A.s.elisabethae*. В Средиземноморье в принятых нами границах *A.s.elisabethae* встречается в Швейцарских и Австрийских Альпах, на Восточных Балканах недалеко от Черноморского побережья и, по данным, требующим подтверждения, в Румынских Карпатах (Askew, 1988).

Так же незначительно проникает с севера на анализируемую нами территорию вид *A.viridis* Eversmann, 1836, имеющий сибирско-северо-европейский ареал. Находки его известны в Карпатах, но он не встречается в Альпах и на Кавказе. Значительно шире по северным окраинам Средиземноморья распространен *A.grandis* Linnaeus, 1758, типовой вид рода *Aeshna*. Южный край его сплошного бореального ареала захватывает всю северную окраину Средиземноморья от Французского Центрального массива на западе до Северного Кавказа на востоке. Изолированные местонахождения имеются в Пиренеях, Карпатах и горах Стара Планины.

Своеобразен ареал *A.serrata* Hagen, 1856, лежащий в основном в пределах азиатских лесостепей, однако серия его локальных и сильно разреженных местонахождений тянется от Урала до Скандинавии, что привело к ошибочным новоописаниям видов *A.osiliensis* Mierzejewski, 1913 и *A.fennica* Valle, 1927. Первый из них был описан с балтийского острова Сааремаа (Эзель), второй - из Финляндии. Оба они в настоящее время признаны младшими синонимами *A.serrata*, хотя название В.Миержевского (Mierzejewski, 1913) в качестве подвидового осталось за прибалтийскими популяциями вида. В пределы Средиземноморья в

виде разрозненных локальных популяций с востока проникают представители типичного подвида *A.serrata serrata* Hagen, 1856. Находки этого подвида известны в Турции из района оз.Ван (Morton, 1914), на Ахалкалакском плоскогорье в Закавказье (Бартенев, 1919) и в Кабардино-Балкарии (наши материалы).

Циркумбореальный вид *A.juncea* Linnaeus, 1758 широко распространен в северной части Средиземноморья, где все его местообитания связаны с горами. В Португалии он известен из района горной системы Серра-ди-Борниш, в Испании - с Кантабрийских гор, Пиреней и - самое южное местонахождение - локальная популяция в горах Центральной Кордильеры (Mogera, 1950). Все находки вида на Пиренейском полуострове носят очаговый характер, но начиная с Французского Центрального массива и до восточных пределов Средиземноморья ареал *A.juncea* тянется сплошной полосой.

Вид политипический, и в нем выделяют до 7 подвидов. Статус некоторых из них дискуссионен, что требует комментариев по поводу принятых нами таксонов. На большей части анализируемой территории обитает номинативный подвид *A.j.juncea* Linnaeus, 1758. На крайнем востоке Средиземноморья на Иранском нагорье встречается подвид *A.j.mongolica* Bartenev, 1929.

Два подвида описаны А.Н.Бартеневым с Кавказа. Первый из них *A.j.crenatoides* Bartenev, 1929 первоначально был описан как вариация, не имеющая таксономического статуса (Бартенев, 1925), с Кайшаурского озера на Крестовом перевале Главного Кавказского хребта и с Сакочавских озер в окрестностях Боржоми. Оба местонахождения оказались достаточно высокогорными: первое - 2036 м над ур.м. и второе - 1690 м над ур.м. Затем еще одна самка этой вариации была поймана на ст.Гвилеты Военно-Грузинской дороги (Бартенев, 1928) на высоте с отметкой 1500 м над ур.м. Однако вскоре небольшая серия *A.juncea*, собранная А.Н.Бартеневым на озере гор Ачишхо и Псешахо на южной границе Кавказского заповедника на высоте более 2000 м над ур. м., заставила его пересмотреть все материалы по этому виду и дать убедительное обоснование существования на Кавказе изолированных друг от друга узко-локальных подвидов *A.j.crenatoides* и *A.j.atshischgho* (Бартенев, 1929). Обращает на себя внимание, что на южных пределах распространения как на Пиренейском полуострове, так и на Кавказе местонахождения стрекоз этого вида носят очаговый и, по-видимому, реликтовый характер. В пользу последнего предположения и как свидетельство длительной изоляции локальных популяций служит формирование подвидов, что требует длительного времени.

Вид *A. cyanea* Muller, 1764 является одним из обычных представителей рода почти по всему европейскому Средиземноморью, кроме Балканского полуострова. Обладая большой экологической пластичностью и вагильностью, он заселяет самые разнообразные водоемы как в горах, так и на равнинах, что делает его отсутствие на Балканах трудно объяснимым. Удивительно, что на территории Словении и Румынии этот вид относится к числу наиболее многочисленных (Kotarac, 1997), а в соседних с ними Боснии и Болгарии отсутствует. Эта тенденция проявляется и на Кавказе, где вид встречается всюду, но его численность убывает к югу. В африканской части Средиземноморья известен лишь по единичным узко-локальным очагам в Марокко и Алжире. Вид не обнаруживает географической изменчивости и не образует подвидов.

Виды *A. mixta* Latreille, 1805 и *A. affinis* Vander Linden, 1823 близки друг к другу как морфологически, так и по своему широкому распространению в Средиземноморью, где они встречаются практически всюду, включая район Атласских гор и дельту Нила в Северной Африке. Первый из них в отечественной литературе более известен под названием *A. coluberculus* Harris, 1782, признанным ныне младшим синонимом *A. mixta*. У этого вида имеется локальный подвид *A. m. habermayeri*: Gotz, 1923, описанный из Македонии. Оба вида обычны на Кавказе.

Род *Anaciaeschna* Selys, 1878

Небольшой род, насчитывающий 8-10 видов, но широко распространенный в Эфиопской и Ориентальной фаунистических областях. Интересная общая особенность видов рода заключается в том, что их ареалы широко разбросаны по разным территориям Старого Света, в большинстве своем не перекрываясь друг с другом. Один из видов - *A. isoceles* Muller, 1767 - стоит по своему распространению особняком от других и имеет классический средиземноморский ареал. Как видовое, так и родовое название этого таксона пережили многократные пересмотры. Хотя Э.Сели (Selys, 1878) обосновал самостоятельность рода *Anaciaeschna*, многие авторы относили и относят вид *A. isoceles* к роду *Aeshna* (Акрамовский, 1948; Geijskes, van Tol, 1983; Askew, 1988; Bos, Wasscher, 1997 и др.). Мы считаем, что по совокупности признаков обсуждаемый вид “*isoceles*” относится к роду *Anaciaeschna*, а последний, безусловно, имеет отличия от рода *Aeshna* на соответствующем родовом уровне. В отечественной литературе для этого вида принято название “*isosceles*”, вошедшее в употребление после выхода в свет

книги У.Лукаса (Lucas, 1900). Это название до сих пор применяется и многими зарубежными авторами (Davis, Tobin, 1985; Tsuda, 1986, 1991; Askew, 1988; Bos, Wasscher, 1997 и др.), хотя нам кажется доказанной его ошибочность (Bridges, 1993).

Вид распадается на два подвида: основную часть Средиземноморья занимает номинативный подвид *A.i.isoceles* Muller, 1767, а в восточной части региона (Балканский полуостров, Кавказ, Передняя Азия) обитает подвид *A.i.antehumeralis* Schmidt, 1950.

Отмеченная выше особенность распространения рода - разбросанность ареалов отдельных видов на большой территории свидетельствует о древности рода и сохранении лишь немногих его представителей. Обособленный ареал *A.isoceles*, близко совпадающий с принятыми в нашей работе границами Средиземноморья, является как бы маркером этого региона и подтверждает его древность и самобытность, а также естественность этой территории как одного из фаунистических центров Евразии.

Род *Caliaeschna* Selys, 1883

Монотипический род, включающий вид *C.microstigma* Schneider, 1845, ареал которого занимает восточную половину Средиземноморья - от Балканского полуострова до восточных границ означенной нами территории. Первоначально был описан Шнайдером (Schneider, 1845) из окрестностей Корфу в Малой Азии, позднее обнаружен по всему Восточному Средиземноморью. На Северном Кавказе лежит северная граница распространения вида, в Закавказье местами обычен.

Род близок к ориентальному роду *Cephalaeschna*. Географическое и морфологическое обособление на уровне родов этих явно родственных таксонов подтверждает наличие в Средиземноморье древнего центра формирования одонатофауны.

Род *Cephalaeschna* Selys, 1883

Ориентальный род, насчитывающий 12 видов, распространение которых связано главным образом с Тибетом. Один из видов - *C.klapperichi* Schmidt, 1961 проникает дальше других на запад и через Гиндукуш достигает означенных нами пределов Средиземноморья.

Род *Brachytron* Evans, 1845

Монотипический род, включающий вид *B.pratensis* Muller, 1764. Название вида мы используем в соответствии с каталогом Ч.Брайджеса (Bridges, 1993), хотя очень многие авторы применяют название

“pratense” или *V.hafniensis* (= *V.hafniense*) Muller, 1764. О.Мюллер (Muller, 1764) в одной и той же публикации ошибочно описал разные полы этой стрекозы как разные виды. Хотя формально по правилам приоритета (в данном случае страничного) название самки *V.hafniensis* должно бы получить преимущество, но видовое название самца *V.pratensis* значительно активнее использовалось и используется в литературе, в том числе в последнем и авторитетном каталоге стрекоз (Bridges, 1993), что и определило наш выбор.

Вид *V.pratensis* распространен преимущественно в Европе, доходя на восток до восточного макросклона Южного Урала (Харитонов, 1975) на севере и Ирана на юге (Бартенев, 1916; Schmidt, 1954). В Средиземноморье более обычен в северной материковой части региона. На полуостровах редок и локален, хотя известен с о.Лесбос (Askew, 1988). Очень редко и локально встречается на Кавказе.

Род *Boyeria* Mc Lachlan, 1896

Родовой ареал очень своеобразен: из пяти видов два встречаются в Северной Америке, один - в Японии, один - в Китае и один занимает западную часть Средиземноморья. Средиземноморский вид *V.irene* Fonscolombe, 1838 обитает в Атласских горах в Северной Африке, на Пиренейском полуострове, большей части территории Франции, на западе Швейцарии, на Корсике и Сардинии (Askew, 1988). Восточнее его локальные очаги известны в Италии, на Сицилии и удаленное очаговое нахождение имеется на о. Крит (Cowley, 1940; Schmidt, 1965).

Характер родового ареала позволяет предполагать древность рода, а эндемичный для Западного Средиземноморья вид *V.irene* подтверждает наличие здесь одного из субголарктических видообразовательных центров.

Род *Anax* Leach, 1815

Таксономия рода окончательно не разработана, примерно он насчитывает 30 видов. В целом распространение рода почти космополитическое, но отличается удивительным разнообразием у отдельных видов. В роде относительно много узколокальных эндемиков, но и немало видов с громадными ареалами, в предельном случае пересекающими практически все природные зоны Земли (Belyshev, Haritonov, 1978). В Средиземноморье встречается 3 вида, 2 из которых обитает и на Кавказе.

Один из них - *A.imperator* Leach, 1815 - типовой вид рода. Его необычный ареал в широтном направлении простирается от

Скандинавии до южной оконечности Африки, а в долготном - от Атлантического океана до гор Центральной Азии. Несмотря на обитание этого вида в регионах с самыми разнообразными природными условиями, он образует лишь 2 подвида: номинативный *A.i.imperator* Leach, 1815, обитающий в Евразии и Северной Африке, и *A.i.mauricianus* Rambur, 1842, населяющий большую часть африканского континента. Следует заметить, что подвиды слабо дифференцированы и признаются не всеми авторами (Davies, Tobin, 1985). На территории всего Средиземноморья, включая Кавказ, *A.imperator* - один из наиболее обычных видов разнокрылых стрекоз.

Другой вид - *A.parthenope* Selys, 1839 имеет почти такой же по размерам ареал, но более вытянутый в долготном направлении. Его североафриканско-трансевразиатский ареал занимает все Средиземноморье и почти всю южную половину Азии. Вид распадается на 5 подвигов. Основную часть видового ареала занимает номинативный подвид *A.parthenope parthenope* Selys, 1839. Три подвида относительно локальны и приурочены к трем полуостровам Средиземноморского бассейна: *A.p.geyri* Buchholz, 1955 описан с Пиренейского полуострова, *A.p.jordansi* Buchholz, 1955 - с Балканского и *A.p.major* Goetz, 1923 - с полуострова Малая Азия. Наконец, пятый подвид *A.p.julius* Braner, 1865 обитает на Дальнем Востоке: от Гонконга на юге до низовий Амура на севере. На Кавказе всюду обычен номинативный подвид. Судя по значительной подвидовой, дифференциации в Средиземноморье этот регион послужил основным очагом формообразовательных процессов у данного вида.

Третий вид - *A.immaculifrons* Rambur, 1842 - широко распространен в Южной Азии, включая Восточное Средиземноморье, где он отмечен для Турции (Dumont, 1977 а), о.Родос и Леванта (Dumont, 1991). Возможно, средиземноморская часть ареала изолирована от основного, так как вид не известен с территории Ирана. Подвидов не образует.

Род *Hemianax* Selys, 1883

Своеобразный род, состоящий всего из двух видов, ареалы которых разобщены. Один из них, *H.papuensis* Burmeister, 1839 обитает в Австралии, Новой Зеландии и некоторых из южных островов Зондского архипелага (Fraser, 1960; Lieftinck, 1954). Другой вид - *H.ephippiger* Burmeister, 1839 - заселяет всю Африку с прилежащими островами, включая Сейшельские и Мадагаскар (Pinhey, 1962); все Средиземноморье и Юго-Западную Азию вплоть до Индии, откуда он и был первоначально описан (Burmeister, 1839), хотя его находки на

Индостане локальны. Этот вид особенно многочислен в Средиземноморье, прежде всего в африканской и азиатской его частях, но встречается и почти по всей Европе. Ареал вида трудно очертить из-за его склонности к дальним миграциям и образованию эфемерных популяций далеко от основной области распространения. Часто вид регистрируют в глубине самых сухих пустынь (Dumont, 1991; Williams, 1925, 1926), но он залетает и на север Европы вплоть до Исландии, куда не проникает ни один другой вид стрекоз (Norling, 1967; Mikkola K., 1968).

Поскольку Средиземноморье оказывается в центре ареала *N. ephippiger*, численность вида в этом регионе высока, а миграции наиболее активны, есть основания предполагать здесь центр возникновения вида и рода *Nemiana* в целом. Возникновение вида *N. parvius* могло быть связано с заносом ветрами миграционных стай предков *Nemiana* из Африки в Австралию аналогично тому, как это доказывается для *Aeschna brevistyla* Rambur, 1842 (Бельшев, Харитонов, 1980, 1983 а).

На Кавказе *N. ephippiger* встречается всюду, но численность его невысока.

Семейство *Corduliidae*

Космополитически распространенное семейство, насчитывающее в мировой фауне 47 родов. В систематике семейства остается немало нерешенных проблем. До недавнего времени многие авторы считали данное семейство лишь подсемейством *Libellulidae* (Бартенев, 1915-1919; Попова, 1953; Needham, Westfall, 1955; Robert, 1959 и др.), но сейчас его самостоятельность представляется бесспорной. Количество видов в разных родах сильно колеблется. Крупнейший в семействе род *Mesogonia* насчитывает более 100 видов, но большинство родов состоит из единичных видов, 16 из них - монотипичны (Харитонов, 1990). Поскольку большинство родов и видов обитает на американском континенте, есть основания считать, что центр формирования семейства находится в Новом Свете, откуда его представители расселились почти всесветно и образовали вторичные очаги формообразования, в том числе в Средиземноморье. Обилие монотипичных и малых по объему родов позволяет предполагать древность семейства, сохранившегося до настоящего времени преимущественно в виде остатков прежде более многочисленных таксонов.

В Средиземноморье семейство представлено 5 родами и 8 видами, из них 3 рода и 6 видов встречаются на Кавказе.

Род *Oxygastra* Selys, 1871

Монотипичный род, эндемичный для Западного Средиземноморья. Единственный вид этого рода - *O.curtisi* Dale, 1834 - имеет компактный ареал, охватывающий Пиренейский полуостров и большую часть территории Франции в материковой Европе. Однако локальные очаги встреч этого вида известны в Италии, Швейцарии, на западе Германии, в Бельгии, до 50-ых годов нашего века вид регистрировался и в Южной Англии (Askew, 1988). Известна также единственная находка самки *O.curtisi* в Марокко - в 30 км южнее Рабата (Liefertinck, 1966).

Существование узко-локальных очагов распространения и единичных находок по периферии основного ареала позволяют предполагать, что ранее этот вид был широко распространен в Средиземноморье и даже выходил за его пределы, но ныне ареал сузился до крайнего запада Европы.

Род *Macromia* Rambur, 1842

Крупнейший род семейства, объединяющий 112 видов и распространенный всесветно в странах с тропическим и субтропическим климатом. Наиболее многочисленны виды рода в Эфиопской (34 вида) и Ориентальной (52 вида) областях (Белышев, Харитонов, 1981). Однако в Средиземноморье известен лишь один вид рода - *M.splendens* Pictet, 1843, ареал которого удивительно сходен с ареалом ранее рассматриваемого вида *Oxygastra curtisi*. Так же, как и последний вид, *M.splendens* встречается на Пиренейском полуострове и на юге Франции, но его ареал фрагментирован на несколько разобщенных очагов. Вероятно, оба этих вида являются реликтовыми эндемиками в фауне Средиземноморья, ареал которых сокращается и для *M.splendens* этот процесс, видимо, вступил в завершающую стадию и его приходится признать вымирающим.

Род *Cordulia* Leach, 1815

Маленький род, включающий всего 2 вида, один из которых обитает в Америке, а второй имеет северный трансевразиатский ареал. Этот вид - *C.aenea* Linnaeus, 1758 многочислен на большей части своего обширного ареала, тянущегося от Британских до Японских островов и на севере далеко уходящего за Полярный круг, но в Средиземноморье он встречается по северным окраинам региона и немногочислен. Сплошной ареал вида в Средиземноморье тянется от Пиренеев до Кавказа и связан в основном с горными местностями. В отдаленной изоляции от основного ареала известны локальные популяции *C.aenea* в

горах близ города Потенца на юге Италии (Bucciarelli, 1972). Это местонахождение вряд ли можно считать реликтовым. Судя по процветанию вида на большей части ареала изолированная популяция на юге Апеннин с большей вероятностью могла сформироваться в результате залета с севера, тем более, что нами этот вид отмечался среди мигрирующих стай стрекоз. На Кавказе *S.aenea* встречается всюду, но в Закавказье близ южных границ ареала отмечается редко и локально. В литературе есть указания на нахождение вида в Атласских горах в Алжире, но позже точность этих сведений была взята под сомнение (Бельшев, Харитонов, 1981). Нам также кажется маловероятным нахождение *S.aenea* на африканском континенте.

Род *Epitheca* Burmeister, 1839

Систематика рода спорна. Ряд авторов принимают этот род в расширенном объеме, включая в него до 14 видов. В частности, в род *Epitheca* объединяют и американские роды *Epicordulia* и *Tetragoneuria* (Бельшев, Харитонов, 1981; Walker, 1966; Walker, Corbet, 1975). Другие авторы признают в нем лишь два вида - восточно-азиатский *E.marginata* Selys, 1883 (Япония, С-В Китай) и северо-трансевразийский *E.bimaculata* Charpentier, 1825 (Askew, 1988; Davis, Tobin, 1985; Tsuda, 1986, Bridges, 1993). Последняя точка зрения кажется нам более обоснованной. В таком случае род можно считать евразийским эндемиком, сформировавшимся на востоке Азии, откуда вид *E.bimaculata* проник до Западной Европы, в том числе севера Средиземноморья. Западная граница сплошного ареала этого вида проходит по территориям Германии, Чехословакии, Венгрии. Западнее вид известен только из отдельных локальных местонахождений, в том числе Югославии, Австрии, Северной Италии, Швейцарии, Франции, относящихся к Средиземноморскому региону. В 19 веке вид обитал в Нидерландах, но в нынешнем столетии он там не регистрировался. Часть прежних местобитаний исчезла ныне и в Северной Италии (Askew, 1988). Учитывая тенденцию к исчезновению локальных популяций и фрагментарность западной части видового ареала можно предполагать, что для Средиземноморья *E.bimaculata* является реликтовым и постепенно вымирающим видом. На Кавказе вид не найден, но известен в непосредственной близости от него.

Род *Somatochlora* Selys, 1871

Крупный для семейства *Corduliidae* род, насчитывающий примерно 40 видов, большинство из которых обитает в Америке. В

Средиземноморье известно 4 вида, все они зарегистрированы и на Кавказе или в непосредственной близости от него.

Вид *S.arctica* Zetterstedt, 1840 имеет бореально-альпийский ареал: встречаясь по всему северу Евразии, он образует ряд разрозненных очаговых местонахождений на южных, преимущественно горных территориях. В Средиземноморье вид сосредоточен в Альпах, изолированное локальное местонахождение известно в западных отрогах Пиренеев.

Подобный тип ареала имеет и *S.alpestris* Selys, 1840, но этот вид всюду редок и известен лишь по единичным находкам. В Средиземноморье единичные особи этой стрекозы регистрировались в Альпах, Карпатах, Крыму, в западных отрогах Большого Кавказа. Повсеместная редкость этого вида делает малопонятным поддержание его жизнеспособности в пространстве обширного в целом ареала.

Вид *S.flavomaculata* Vander Linden, 1825 широко распространен в Европе всюду, кроме крайних северных и южных районов материка. Широкая полоса сплошного ареала вида проходит через весь север Средиземноморья от Пиренеев до Кавказа. Стрекозы этого вида встречаются как в горных, так и в равнинных местностях, но все их местобитания связаны с лесными ландшафтами. В Средиземноморье вид представлен типичным подвидом, тогда как на крайнем востоке видового ареала в приобских сосновых борах на юге Западной Сибири Б.Ф.Белышевым (1955) описан подвид *S.f.minor*. Выделение этого подвидового таксона кажется нам недостаточно обоснованным и требуется более тщательный анализ изменчивости вида по всему ареалу.

Последняя пара видов средиземноморских представителей рода требует более подробных комментариев. Это *S.metallica* Vander Linden, 1825 и *S.meridionalis* Nielsen, 1935. Первый из них широко распространен на большей части Европы и умеренной полосы Азии. В составе этого политипического вида насчитывалось до 5 подвидов - 4 в азиатской части ареала вне пределов Средиземноморья (Белышев и др., 1989) и 1 в европейской. Европейский подвид *S.m.meridionalis* был описан Нельсоном из Италии (Nielsen, 1935), но его статус был воспринят одонатологами очень неоднозначно. Некоторые авторы считали его лишь формой номинативного подвида (Davies, Tobin, 1985), большинство других признавало его подвидом, но в последние годы возобладала точка зрения, согласно которой этот таксон считается самостоятельным видом. Впервые до видового статуса таксон был поднят Эр.Шмидтом (Schmidt Er., 1957). Этот автор находил в нем некоторые, преимущественно окрасочные, особенности и считал его восточно-

средиземноморским видом, ареал которого изолирован от ареала *S.metallica*. Как самостоятельный вид этот таксон принимается ныне целым рядом западноевропейских авторов (Bos, Wasscher, 1997; Kotarac, 1997 и др.). Вместе с тем в литературе описаны “гибридные” популяции *S.meridionalis* и *S.metallica* из Южной Франции (Kotarac, 1995), Северной Италии и севера Балканского полуострова (Kotarac, 1997). Предполагавшаяся дизъюнкция ареалов этих видов не подтвердилась. Напротив, просматривается отчетливое викарирование более северных и более южных популяций со смещением признаков в зоне их контакта. Проведенный нами анализ изменчивости коллекционных экземпляров из обоих таксонов, в частности сборов из контактной зоны в Словении, приводят нас к выводу, что *S.meridionalis* следует считать южным подвидом *S.metallica*. Ареал *S.meridionalis* связан с прибрежными северными и восточными районами Средиземного моря и занимает прежде всего запад полуострова Малая Азия, Балканы и часть Апеннин, достигая на западе южных прибрежных районов Франции.

Семейство *Libellulidae*

Наиболее обширное семейство мировой фауны стрекоз, объединяющее 133 рецентных рода и почти 1000 видов. Систематике семейства посвящена обширная литература, но некоторые проблемы не нашли пока однозначного решения. Одна из первых общих классификаций семейства принадлежит Ф.Рису, который распределил все его роды в 10 групп (Ris, 1909). А.Н.Бартенев (1915-1919) в крупнейшей мировой сводке по семейству *Libellulidae* сохранил в основном классификацию Ф.Риса, но переименовал группы в трибы. Эта классификация претерпела много изменений и в настоящее время наиболее приемлемой нам кажется схема, предложенная в списке стрекоз Мира А.Дэвиса и П.Тобин (Davies, Tobin, 1985). Согласно этой схеме семейство подразделяется на 3 секции и 11 подсемейств, одно из которых (*Trameinae*) разделено на 3 трибы.

Семейство *Libellulidae* считается эволюционно наиболее молодым и продвинутым во всем подотряде *Anisoptera* (Харитонов, 1990; Fraser, 1934; Tillyard, 1917 и др.). Несмотря на относительное обилие монотипических родов (33% от всего семейства) многие из них, возможно, представляют собой не реликты, а новообразования, возникшие в основном в условиях островной изоляции (Харитонов, 1990).

В Средиземноморье мы насчитываем 13 родов и 58 видов, из них на Кавказе известно 6 родов и 24 вида. Эти роды относятся к двум секциям и 4 подсемействам.

Подсемейство *Sympetrinae*

Род *Acisoma* Rambur, 1842

Небольшой, преимущественно африканский род, насчитывающий 4 вида, один из которых - *A. panorpoides* Rambur, 1842 - встречается на востоке Средиземноморья, где он представлен двумя подвидами. Первый из них - *A. p. panorpoides* Rambur, 1842 - широко распространен в Южной и Центральной Азии, в том числе на Иранском нагорье (Schmidt, 1961). Второй - *A. p. ascalaphoides* Rambur, 1842 - первоначально описанный с Мадагаскара (Rambur, 1842) и широко распространенный в Африке доходит на севере до низовий Нила и Синайского полуострова (Dumont, 1991).

Учитывая, что остальные виды рода встречаются только на Африканском континенте, можно предположить здесь центр происхождения рода и формирования более древнего подвида *A. p. ascalaphoides*. Расселившись через Синайский полуостров на восток вид *A. panorpoides* образовал в Азии исторически более молодой подвид *A. p. panorpoides*. В целом род чужд Средиземноморью и образует здесь своеобразный “транзитный” фаунистический элемент на крайнем юго-востоке и востоке региона.

Род *Brachythemis* Brauer, 1868

Небольшой африкано-азиатский род, насчитывающий 6 видов, 2 из которых встречаются в Средиземноморье. *B. leucosticta* Burmeister, 1839 распространен по всему Африканскому континенту, откуда проникает на юг Пиренейского полуострова, Сардинию, Сицилию, Левант и в Малую Азию. Вид описан из Южной Африки, но наиболее многочислен в прибрежных районах Восточного Средиземноморья, особенно в долине р.Иордан, (Dumont, 1991).

Другой вид - *B. fuscopalliata* Selys, 1887 - имеет ограниченный переднеазиатский ареал, тянущийся от юго-восточной Турции до Ирана, захватывая Сирию и северный Израиль. Таким образом, распространение этого вида сугубо восточно-средиземноморское и он, по-видимому, является эндемиком этого региона.

Род *Crocothemis* Brauer, 1868

Род включает 10 видов, ареалы которых охватывают почти весь Старый Свет, за исключением севера Евразии и юга Австралии. Предполагается наличие двух центров видообразования: эфиопского и ориентального (Белышев, Харитонов, 1981; Schneider, 1985). В пределах

Средиземноморья обитает 3 вида рода, 2 из которых встречаются и на Кавказе.

Эфиопский вид *C.sanguinolenta* Burmeister, 1839 проникает в Восточное Средиземноморье, где он известен из Леванта (Morton, 1924; Dumont, 1991) и представлен здесь подвидом *C.s.arabica* Schneider, 1982. Описавший этот подвид В.Шнайдер (Schneider, 1982) считает его африканским реликтом в фауне Леванта, с чем трудно согласиться. Скорее, этот подвид можно рассматривать как более молодой таксон, сформировавшийся на крайней северо-восточной периферии основного африканского ареала.

Вид *C.erythraea* Brulle, 1832 широко распространен в Африке, Южной Европе, Передней и Средней Азии. Образует два подвида, один из которых занимает почти весь видовой ареал, а другой - *C.erythraea chaldaeorum* Morton, 1920 считается всеми западными авторами локальным эндемиком Ирака. Однако анализ материала из Средней Азии и с Кавказа показывает, что к последнему подвиду относятся популяции из достаточно обширной северо-восточной части ареала вида. В целом вид обитает на всей территории Средиземноморья, будучи представлен в европейской и африканской его частях номинативным подвидом *C.e.erythraea*, а в азиатской части - подвидом *C.e.chaldaeorum*.

Азиатский вид *C.servilia* Drury, 1770 широко распространен в тропической и субтропической Азии, перекрывая в Восточном Средиземноморье ареал предыдущего вида. Некоторые авторы считали *C.erythraea* и *C.servilia* подвидами одного вида (Fraser, 1933-1936 и др.), но исследования морфологии, экологии и поведения представителей этих таксонов в Средней Азии убедительно показали их видовую самостоятельность (Борисов, 1987а,б). Тем не менее, этот вид остается недостаточно изученным. В составе вида описано не менее трех подвигов, но статус их недостаточно обоснован, ареалы четко не очерчены и подвидовая принадлежность средиземноморских *C.servilia* остается пока неопределенной.

Род *Diplacodes* Kirby, 1889

По своему объему (10 видов) и общему ареалу род *Diplacodes* сходен с родом *Crocothemis*, но основным центром его формирования считается австралийско-индонезийская территория, откуда он заселил Азию и Африку (Бельшев, Харитонов, 1981). В Средиземноморье обитает один вид рода - *D.lefebvrei* Rambur, 1842, первоначально описанный из Египта. Ареал вида занимает всю Африку, откуда проникает на Пиренейский полуостров на западе, в Восточное Средиземноморье и

далее в Южную Азию. Некоторые авторы выделяют 2 подвида на Мадагаскаре и прилежащих островах (Tsuda, 1986), но их статус дискусионен. Всю континентальную часть ареала занимает номинативный подвид. Обычный вид Восточного Средиземноморья.

Род *Sympetrum* Newman, 1833

Крупнейший, почти всеветно распространенный род подсемейства *Sympetrinae*. По поводу объема рода и его места в классификации семейства существует обширная дискуссионная литература (Newman, 1833; Charpentier, 1840; Hagen, 1854; Kirby, 1890; Ris, 1911; Бартенев, 1915; Бельшев, Харитонов, 1977б и др.). К настоящему времени систематика рода разработана достаточно подробно и обоснованно и в его составе насчитывается 60 видов и более 30 подвидов (Haritонов, Ророва, 1997; Попова, 1999). В Средиземноморье обитает 14 видов рода, из них 11 встречается на Кавказе.

По характеру ареалов средиземноморские виды рода очень различны. Циркумбореальный вид *S.danae* Sulzer, 1776 (= *S.scoticum* Donovan, 1811) широко распространен в умеренном и холодном поясах Евразии и Америки. В Средиземноморье этот вид заселяет север региона от Герцинской Франции до Кавказа. В горах Кавказа и Закавказья встречается локально и, возможно, эти очаги изолированы от основного ареала. На протяжении всей огромной области своего распространения вид остается единым и не образует подвидов.

Пять видов имеют трансевразийские ареалы.

Один из видов этой группы - *S.pedemontanum* Allioni, 1766 - распространен от Пиренейского полуострова до Курильских островов. В пределах ареала вид распространен не равномерно, а образует более или менее локальные очаги, приуроченные главным образом к предгорным территориям. В Средиземноморье основным очагом обитания вида является Северный Кавказ, где его популяции особенно многочисленны. Б.Ф.Бельшев (1955, 1956) разделял вид на 4 подвида, но детальное изучение морфологической изменчивости в разных частях ареала показало, что реален только дальневосточный островной подвид *S.p.elatum* Selys, 1872, во всей же материковой части ареала вид представлен номинативной формой (Попова, 1998, 1999).

Ареал второго вида - *S.depressiusculum* Selys, 1841 - очень сходен с предыдущим, но в своей азиатской части сдвинут на несколько градусов южнее. Подвидов не образует. На Кавказе встречается всюду, но малочислен.

Третий вид - *S.striolatum*, 1840 - имеет сходный, но еще более широкий ареал. Обычен по всему Средиземноморью, включая Кавказ. Образует 4 подвида, 2 из них в восточной части ареала за пределами анализируемой территории и 2 - в Средиземноморье. Основную часть региона на восток до Малой Азии и Леванта включительно занимает номинативный подвид *S.s.striolatum* Charpentier, 1840. На крайнем востоке региона обитает подвид *S.s.pallidum* Selys, 1887. На Кавказе и Армянском нагорье популяции *S.striolatum* несут в основном признаки номинативного подвида, но обнаруживают тенденцию к появлению особенностей окраски подвида *S.s.pallidum*. На Кавказе вид обычен.

Ареал четвертого вида группы - *S.flaveolum* Linnaeus, 1758 - по сравнению с предыдущими смещен несколько севернее, и в Средиземноморье он отсутствует примерно южнее 40° с.ш. Основную часть региона населяет номинативный подвид *S.f.flaveolum*, с Армянского нагорья описан подвид *S.f.austrinum* Akramowski, 1948. Экологический оптимум *S.flaveolum* расположен севернее Средиземноморья, поэтому по всему анализируемому региону места обитания вида связаны в основном с предгорными и горными территориями, а численность, как правило, бывает невысокой. На Кавказе вид обычен.

Пятый вид трансевразийской группы *S.vulgatum* Linnaeus, 1758 распространен сходно с предыдущим видом, хотя на юг проникает дальше *S.flaveolum*. Внутривидовая систематика *S.vulgatum* окончательно не разработана, но большинство авторов признает его политипическим видом, распадающимся примерно на 4 подвида. На востоке ареала обитает подвид *S.v.imitans* Selys, 1886, который некоторые исследователи считают самостоятельным видом (Selys, 1886; Маликова, 1995). В Уссурийском крае был описан подвид *S.v.fuscopterum* Belyshev, 1971 (Бельшев, Ремм, Панкратьев, 1971), но проведенный нами анализ изменчивости признаков, по которым был описан этот подвид, показал несостоятельность его выделения. Некоторые экземпляры в выборках из кавказских и других популяций *S.vulgatum* обнаруживают такие же признаки, на которых было основано выделение уссурийского подвида. Три других подвида, на наш взгляд, реально существуют и их ареалы целиком или частично лежат в пределах Средиземноморья. Номинативный подвид *S.v.vulgatum* занимает всю северную часть видового ареала, в том числе север Средиземноморья. Восточное Средиземноморье заселяет подвид *S.v.flavum* Bartenev, 1915, уходящий на восток далеко за пределы рассматриваемой территории. На крайнем западе Средиземноморья выделен локальный эндемичный подвид *S.v.ibericum* Ocharan, 1985. На большей части территории

Кавказа обитает южно-азиатский подвид *S.v.flavum*, однако популяции с Северного Кавказа и особенно Предкавказья обнаруживают признаки, переходные к номинативной форме.

Ареалы трех видов рода можно назвать южно-средиземноморскими. Это *S.decoloratum* Selys, 1884, *S.sinaiticum* Dumont, 1977 и *S.meridionalis* Selys, 1841.

Первый из них требует более подробного рассмотрения. Впервые этот таксон на правах “расы” вида *S.vulgatum* выделил Л.Е.Селис (Selys, 1884) из Северо-Восточной Турции. До 1911 года большинство авторов считало *S.decoloratum* подвидом *S.vulgatum* (Kirby, 1890; Бианки, 1905; Бартенев, 1911 и др.), однако Ф.Рис обосновал его видовую самостоятельность (Ris, 1911). Позже А.Дюмонт (Dumont, 1977 b) описал подвид *S.decoloratum sinaiticum*, считая его южной географической формой *S.decoloratum*, распространенной в Северной Африке от Синайского полуострова до Туниса или, возможно, западных пределов материка. Затем Р.Едике, (Jodicke, 1994), проанализировав все типовые серии и другой доступный ему к настоящему времени материал вводит большие систематические и номенклатурные изменения. Название “*decoloratum*” он возвращает к его исходному пониманию как подвида *S.vulgatum*, сводя тем самым в синонимы предложенное А.Н.Бартеневым название *S.vulgatum flavum*. Таксон, принимавшийся ранее за вид *S.decoloratum* он переименовывает в *S.sinaiticum* Dumont, 1977 (sensu Jodicke, 1994) и делит последний вид на 4 подвида: *S.s.arenicolor* (Средняя и Центральная Азия), *S.s.deserti* (Восточное Средиземноморье), *S.s.sinaiticum* (Южное Средиземноморье - Африка) и *S.s.tarraconensis* (Западное Средиземноморье - Пиренейский полуостров).

Схема Р.Едике хорошо аргументирована имеющимися в его распоряжении европейским коллекционным материалом, однако анализ наших больших серий “традиционных” *S.vulgatum* и *S.decoloratum* с Кавказа и других территорий Восточного Средиземноморья заставляет подвергнуть ее сомнению. По крайней мере, нам кажется более обоснованным сохранить видовой статус *S.decoloratum* как восточносредиземноморско-центральноазиатского вида, оставив пока открытым вопрос о его возможной подвидовой дифференциации. Весьма вероятно, что таксон, описанный А.Дюмонтом с африканского континента как подвид *S.decoloratum sinaiticum* действительно представляет собой самостоятельный вид. В таком случае в нем могут быть выделены номинативный североафриканский подвид *S.s.inaiticum* (Dumont, 1977) и локальный пиренейский *S.s.tarraconensis* Jodicke, 1994.

Третий южно-средиземноморский вид *S. meridionale* Selys, 1841 заселяет большую часть Средиземноморья, кроме наиболее северных его территорий. Далее на восток его ареал охватывает Центральную Азию. Подвидов не образует. На Кавказе и всем Восточном Средиземноморье вид обычен, но в европейской и африканской частях региона сравнительно редок.

Своеобразно распространение вида *S. haritonovi* Borisov, 1983. Он был описан С.Н.Борисовым (1983) из Таджикистана и впоследствии был обнаружен в различных горных районах Восточного Средиземноморья (Dumont, Borisov, Seidenbusch, 1995). Вид обитает только в горах и на высотах свыше 1300 м над ур.м, иногда образует локальные, но многочисленные популяции. Морфологически вид близок к *S. vulgatum*, но четко отличается от последнего многими чертами строения, окраски и образа жизни. По-видимому, общий характер ареала вида можно охарактеризовать как горно-передне-центральноазиатский.

Сходный ареал имеет вид *S. tibiale* Ris, 1897, но он не поднимается высоко в горы и бывает наиболее многочисленным на равнинах. Этот вид обычен в Средней Азии, но в Восточном Средиземноморье, включая Кавказ, встречается локальными очагами.

Вид *S. sanguineum* Mueller, 1764 обладает европейско-западносибирским ареалом, но наиболее свойственен он странам Средиземноморья. Образует 4 подвида, один из которых *S. s. sykinia* Belyshev, 1955 обитает вне анализируемой территории на юге Западной Сибири, а ареалы трех других частично или полностью лежат в пределах Средиземноморья. Номинативный подвид *S. s. sanguineum* Mueller, 1764 занимает основную часть севера региона. У северо-восточных пределов региона на равнинах, примыкающих к Черному и Каспийскому морям, описан подвид *S. s. obsoletum* Bartenev, 1924, но обоснованность выделения этого подвида кажется нам сомнительной. В Восточной Анатолии и Закавказье обитает подвид *S. s. armeniacum* Selys, 1884. В Армении ареалы этого подвида и *S. s. sanguineum* образуют сложную границу и обитают по соседству на ограниченной территории (Акрамовский, 1948).

Очень специфичен ареал *S. fonscolombii* Selys, 1840: он занимает всю Африку и южную половину Евразии примерно южнее 48° с.ш. Будучи склонным к миграциям, этот вид часто регистрируется и за пределами своего основного и без того “аномального” обширного ареала. В Средиземноморье встречается всюду, и этот регион оказывается в центре видového ареала. Подвидов не образует, несмотря на то, что ареал вида охватывает почти все природные зоны Земли и разные

популяции обитают в резко различных условиях. Возможно, сохранению монолитности вида способствует его высокая вагильность.

В противоположность предыдущему виду *S.nigrifemur* Selys, 1884 имеет крайне ограниченный локальный ареал и встречается только на острове Мадейра и Канарских островах. Ряд авторов относили этот вид в качестве подвида к *S.striolatum*, но Э.Гарднер (Gardner, 1955) убедительно доказал видовой статус этого таксона.

Несмотря на зоогеографически и экологически очень разнородный состав рода *Sympetrum* в Средиземноморье этот регион следует признать одним из центров его формообразования. Здесь имеются эндемичные виды и подвиды, для ряда таксонов Средиземноморье служит основной территорией обитания или плацдармом при формировании ареалов. Представители рода *Sympetrum* занимают в регионе не только благоприятные места обитания, но и пессимальные для стрекоз аридные и горные районы. Многочисленность многих видов рода определяют их важное биоценотическое значение.

По богатству видов на относительно ограниченной территории особенно выделяется Кавказ, где сосредоточено 11 из 14 видов, свойственных всему региону, что подчеркивает его важнейшую роль как рефугиума фауны.

Подсемейство Trithemistinae

Род Trithemis Brauer, 1868

Эфиопский род, насчитывающий свыше 40 видов. Пять видов известно в Ориентальной области, четыре - в Средиземноморье, из них два встречаются также и в Эфиопской и Ориентальной областях. Очевидно, что центр формирования рода находится в Африке, откуда небольшое число видов через юго-восток Средиземноморья проникло в Азию.

Trithemis arteriosa Burmeister, 1839 относится к числу самых массовых видов стрекоз Африканского континента. Заселяя всю Африку, он обитает также на Аравийском полуострове, Леванте, Ираке, Иране. Таким образом, Восточное Средиземноморье является крайней северо-восточной частью преимущественно эфиопского видового ареала.

Вид *T.annulata* Palisot de Beauvois, 1805 наиболее глубоко проникает из эфиопской области в Средиземноморье. Он заселяет большинство островов Средиземного моря, юг Пиренейского, Апеннинского и Балканского полуостровов, юг полуострова Малая Азия и Левант. Как и у предыдущего вида, Средиземноморье представляет для *T.annulata* северную окраину эфиопского ареала. На Мадагаскаре и Маскаренских

островах обитает подвид *T.a.haematina* Rambur, 1842, но вся континентальная и средиземноморская часть ареала заселена номинативным подвидом.

Ареал вида *T.kirbyi* Selys, 1891 ориентально-эфиопский. Первоначально вид описан из Индии, найденный позже в Африке он был отнесен к особому подвиду *T.kirbyi ardens* Gerstaecker, 1891. Подвид был описан по материалам из Танзании, который отличался более крупными крыловыми пятнами (Gerstaecker, 1891). Однако все экземпляры из Северной Африки и Передней Азии имеют переходные признаки между эфиопским и ориентальным номинативным подвидами и не могут быть отнесены к той или иной географической форме. Возможно, здесь имеет место клинальная изменчивость признака от Центральной Африки к Южной Азии и в такой ситуации выделение подвидов вряд ли целесообразно. В любом случае, мы не можем отнести средиземноморских *T.kirbyi* к тому или другому подвиду и даем их только под видовым названием.

Ориентально - средиземноморский вид *T.festiva* Rambur, 1842 представляет собой редкое зоогеографическое исключение для рода *Trithemis*, так как отсутствует в Африке. Правда, Рене Мартин (Martin, 1908) приводил этот вид для Французской Гвинеи, однако это явилось следствием ошибки в определении (Pinhey, 1962). В Восточном Средиземноморье вид распространен от островов Эгейского моря на западе до Афганистана на востоке. Наиболее обычен в Леванте (Dumont, 1991).

Подсемейство Trameinae

Триба Trameini

Род *Pantala* Hagen, 1861

Небольшой род с необычным распространением: один из двух его видов обитает в Америке от Канады до Аргентины и Чили (*P.humenea*), а другой - *P.flavescens* Fabricius, 1798 - имеет циркумтропический ареал с выступами на север до Камчатки в Азии и до Гудзонова залива в Америке. Необычно широкое распространение вида, присутствие его на многих океанических островах и отсутствие географических форм связывают с его склонностью к миграциям и способностью переноситься на большие расстояния ураганскими ветрами (Бельшев, 1968). В Средиземноморье обычен в африканской и азиатской его частях, но по непонятным причинам отсутствует на европейском побережье. На Кавказе всюду, но встречается спорадически.

Триба Zygommatini
Род Tholymis Hagen, 1867

Маленький тропический род, один из видов которого обитает на Американском континенте, а второй - *T.tillarga* Fabricius, 1798 - широко распространен в тропиках Старого Света, достигая на севере своего ареала Восточного Средиземноморья. Род чужд для анализируемого региона и едва проникает в него из Южной Азии.

Подсемейство Zygonychinae
Род Zygonyx Hagen, 1867

По общему характеру распространения род *Zygonyx* очень сходен с родом *Trithemis*. Основной центр его развития находится в Эфиопской области, 4 вида обитают в Ориентальной области (один из них общий с Африкой). Этот единственный особенно широко распространенный вид - *Z.torrida* Kirby, 1889 - встречается и в Средиземноморье. Здесь он известен с африканского побережья, юга Пиренейского полуострова, Леванта. Вид образует 3 подвида, один из которых обитает на Коморских и Маскаренских островах (*Z.t.insulana*), второй - в Индии (*Z.t.isis*) и третий - *Z.t.torrida* Kirby, 1889 - на Африканском континенте и в Средиземноморье. Ясно, что этот тропический вид не свойственен средиземноморской фауне, но присутствие здесь его представителя подтверждает широкий диапазон экологических условий, складывающихся в регионе, где по соседству обитают виды как бореальной, так и тропической фаун.

Подсемейство Palpropleurinae
Род Palpropleura Rambur, 1842

Эфиопско-ориентальный род, сходный по своему распространению с группой предыдущих родов. Из 6 видов рода 5 обитают в Африке и 1 - в Азии. Этот вид - *P.sexmaculata* Fabricius, 1787 - распространенный в Южной Азии, доходит до восточных пределов Средиземноморья, встречаясь в Афганистане (Asahina, 1963, 1966). Вид образует 2 подвида. Один из них *P.s.octomaculata* Fraser, 1935 обитает на сравнительно ограниченной территории Северной Индии и в Бангладеш, другой - номинативный подвид *P.s.sexmaculata* Fabricius, 1787 занимает все остальное пространство видового ареала от Гонконга до Афганистана.

Другой широко распространенный эфиопский вид *P.lucia* Drury, 1773 достигает Канарских островов. Таким образом, виды рода *Palpropleura* едва проникают в Средиземноморье на крайнем западе

(Канары) и крайнем востоке (Афганистан), как бы обрамляя анализируемый регион, но не вливаясь в его основные фаунистические комплексы.

Подсемейство Libellulinae
Род Libellula Linnaeus, 1758

Род насчитывает 26 видов, распространенных главным образом в Америке. В Старом Свете известно только 6 видов, 3 из которых эндемики Ориентальной области и 3 связаны со Средиземноморьем.

L. depressa Linnaeus, 1758 типично европейский вид, основной ареал которого лежит в пределах Средиземноморья, откуда он проникает до Западного Китая. На Кавказе обычен.

L. fulva Mueller, 1764 имеет сходный ареал, но более узкий и еще теснее связанный со Средиземноморьем. На юго-востоке региона (Малая Азия, Левант, Сирия, север Ирака и Ирана) образует подвид

L. f. pontica Selys, 1887, который некоторые авторы считают самостоятельным видом (Dumont, 1991). Изучение нами материала с Кавказа показало, что между *L. fulva* и *L. pontica* нет четкого hiatus, некоторые экземпляры имеют переходные признаки и по морфологическим критериям эти таксоны не могут считаться самостоятельными видами. За их подвидовой статус говорит и географический критерий - четкое викаривание северо-западного и юго-восточного таксонов. Следовательно, вид образует 2 подвида - европейский и азиатский, ареалы которых практически полностью укладываются в пределы Средиземноморья. На Кавказе вид не многочислен.

Необычен ареал *L. quadrimaculata* Linnaeus, 1758, который обычно называют голарктическим или циркумбореальным, но он обширен не только в долготном, но и в широтном направлении, простираясь от Полярного круга до Северной Африки. Вид разделяют на 4 подвида. Номинативный подвид занимает всю американскую и большую часть европейского ареала, включая почти все Средиземноморье, где близ его восточных пределов граничит с афгано-индийским подвидом *L. q. grigorievi* Schmidt, 1961. Два других подвида обитают на Дальнем Востоке России (*L. q. orientalis*) и в Японии (*L. q. asahinai*) и не связаны с интересующей нас территорией. На Кавказе вид обычен и часто бывает представлен окрасочной формой *L. quadrimaculata ab.praenubila* Newman. Эта форма была выделена Б.Ф.Белышевым (1968, 1975) в особый вид *Libellula relictata* Belyshev et Kiauta, 1968, но проведенный нами анализ изменчивости окраски крыльев и других признаков

L. quadrimaculata однозначно доказывает, что выделение вида *L. relictata* необоснованно.

Таким образом, можно констатировать, что род *Libellula* имеет первичный очаг видообразования в Америке и два вторичных очага: один в Средиземноморье, где род представлен двумя почти эндемичными видами, один из которых разделен на два хорошо дифференцированных подвида; и другой - в Южной Азии, где имеется 3 эндемичных вида.

Род *Nesciothemis* Longfield, 1955

Небольшой эфиопский род, включающий 4-5 видов. Один из видов рода *N. farinosum* Forster, 1898 достигает пределов Средиземноморья на его африканском побережье, где известен из Египта (Morton, 1929). Несмотря на обширный ареал, охватывающий весь Африканский континент, географических форм этот вид не образует.

Род *Orthetrum* Newman, 1833

Крупный род, насчитывающий свыше 60 видов, широко распространенный на всех материках Старого Света. Основным центром видообразования этого рода является Эфиопская область, где сосредоточена половина всех видов. Второй центр видообразования расположен в Ориентальной области, где известно 18 эндемичных видов. Третий центр - Средиземноморский. Здесь обитает 15 видов, 8 из которых эндемичны или автохтонны для региона (Белышев, Харитонов, 1979).

Типичными для Средиземноморья служат следующие виды. *O. anceps* Schneider, 1845 заселяет почти весь регион, кроме севера. Интересно, что наибольшая его численность отмечается в непосредственной близости от Средиземного моря почти по всему его периметру. Особенно массовым и доминантным видом среди разнокрылых стрекоз он отмечается в Восточном Средиземноморье, откуда через Афганистан и Пакистан проникает до Индии. На Кавказе встречается всюду, хотя не очень многочислен. Этот вид часто приводят под названием *O. ramburi* Selys, 1848 или *O. ramburi* Martin, 1910, однако последнее название является гомонимом, а первое - младшим синонимом *O. anceps*, как это было показано В.Шнейдером (Schneider, 1985 в).

В северной половине Средиземноморья с *O. anceps* почти викарирует *O. coerulescens* Fabricius, 1798, который не выходит за пределы Европы, не достигая даже Кавказа.

O. brunneum Fonscolombe, 1837 встречается по всему региону, немало выходя за его пределы на восток, где достигает Кашмира и

Монголии. На Кавказе всюду обычен. На Корсике и Сардинии в условиях островной изоляции сформировался подвид *O.b.cusnos* Selys, 1848 (= *O.b.sardoa* Rambur, 1842), статус которого признают не все специалисты. Учитывая достаточно четкие окрасочные отличия островных популяций мы считаем выделение подвида *O.b.cusnos* вполне обоснованным.

Подобные, но более широкие ареалы имеют виды *O.cancellatum* Linnaeus, 1758 и *O.albistylum* Selys, 1848. Ареал второго из них более узкий, но уходит дальше на восток, становясь практически трансевразийским. *O.cancellatum* разделяется на 3 подвида: северо-восточный (*O.c.orientalis*), юго-восточный (*O.c.kraepelini*) и номинативный, ареал которого примерно укладывается в пределы Средиземноморья. Вид *O.albistylum* разделяется на два подвида: восточный (*O.a.speciosum*) и номинативный, ареал которого лежит западнее Центральной Азии. Оба вида обычны и многочисленны на Кавказе.

O.nitidinerve Selys, 1841 эндемичен для Западного Средиземноморья. Описанный с о.Сицилия, он встречается также на о.Сардиния, Апеннинском и Пиренейском полуостровах и в Северо-Западной Африке от Марокко до Ливии. В африканской части ареала распространение вида относительно равномерное, тогда как в европейской части фрагментировано на отдельные локальные очаги (Nielsen, 1941; Vucchiarelli, 1977).

O.ransonneti Brauer, 1865 имеет восточносредиземноморско-североафриканский ареал, связанный с пустынями. Первоначально он описан с Синайского полуострова. Заселяет Сахару, Аравийский полуостров и аридные территории Передней Азии до Афганистана на восток.

Подобный ареал имеет и *O.chrysostigma* Burmeister, 1839, но он значительно шире распространен по территории Африки и Азии, уходя на восток до Филиппин. В ориентальной части ареала имеет подвид *O.c.luzonicum* Brauer, 1868. В Средиземноморье и Африке обитает номинативный подвид. Встречается на о.Крит и в Южной Испании.

Сходно распространен вид *O.taeniolum* Schneider, 1845, первоначально описанный из Западной Турции. Отмечен на о.Родос и других островах в восточной части Средиземного моря.

К этой же группе видов можно отнести *O.sabina* Drury, 1770, но его азиатская часть ареала значительно шире и занимает не только всю материковую Южную Азию, но и Индонезию, откуда вид заселил и Австралию. Встречается *O.sabina* и на Кавказе, но его местонахождения здесь локальны и малочисленны.

Эфиопские виды *O.brachiale* Palisot de Beauvois, 1805, *O.abbotti* Calvert, 1892 и *O.trinacria* Selys, 1841 только незначительно проникают в пределы Средиземноморья. Первый из них известен с Синайского полуострова по единичным, не подтвержденным позже находкам (Forster, 1909). Второй по единственному самцу отмечен для Иордании (Dumont, 1977c). Третий локально распространен на африканском побережье, островах Средиземного моря, Леванте и в Малой Азии, на юге Пиренейского полуострова.

Два ориентальных вида *O.pruinosum* Burmeister, 1839 и *O.triangulare* Selys, 1878 также едва проникают в Средиземноморье, но с востока, не встречаясь западнее Афганистана. Первый из них представлен подвидом *O.pruinosum neglectum* Rambur, 1842; второй - типичной формой.

Таким образом, по характеру распространения представителей рода *Orthetrum* в Средиземноморье выделяются 4 основных группы видов. Первая из них включает виды, распространенные целиком или преимущественно в Средиземноморье. Таких видов насчитывается 6. Вторая группа - африканско-азиатские виды, для которых Средиземноморье является как бы транзитной, но географически центральной территорией - 4 вида. Третья группа (3 вида) - эфиопские виды, незначительно проникающие в Средиземноморье с юга, и четвертая (2 вида) - ориентальные виды, также незначительно проникающие в регион с востока. В любом случае Средиземноморье служит для стрекоз рода *Orthetrum* одной из важнейших территорий, на которой шли видообразовательные процессы или формировались узловые участки ареалов широко распространенных видов.

Подсемейство *Leucorrhiniinae*

Род *Leucorrhinia* Brittinger, 1850

Бореальный род, насчитывающий 16 видов, половина из которых обитает на Американском континенте. В Евразии известно 9 видов, из них 3 распространены в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, а 6 - европейские по происхождению и связаны со Средиземноморьем.

Три европейских вида: *L.caudalis* Charpentier, 1840; *L.albifrons* Burmeister, 1839 и *L.pectoralis* Charpentier, 1825 очень сходны по своему распространению. Их сплошные ареалы тянутся через Восточную Европу и Западную Сибирь, выклиниваясь к юго-востоку. Западные части ареалов фрагментированы на локальные очаги, рассеянные в пределах Средиземноморья главным образом в Альпийско-Карпатской

горной стране и в отдельных равнинных лесных районах Западной Европы. Последний из них известен и из западных отрогов Пиренеев.

У вида *L.albifrons* описан подвид *L.a.obensis* Belyshev, 1973 на основании затенения крыльев у некоторых самок из приобских популяций. Исследование нами коллекционных материалов по этому виду из разных мест европейской части ареала и сравнение их с типовой серией нового подвида показало, что это изменчивый признак, который может проявляться в разных местах, в том числе у средиземноморских экземпляров. Следовательно, описание приобского подвида не обосновано и он должен быть сведен в синонимы.

На Кавказе *L.albifrons* отсутствует, *L.caudalis* известна по единичным находкам в западной части Северного Кавказа, *L.pectoralis* локальна и малочисленна.

Два североευропейских вида *L.rubicunda* Linnaeus, 1758 и *L.dubia* Vander Linden, 1825 также имеют восточноевропейско-западносибирские ареалы, но сдвинутые несколько севернее по сравнению с предыдущей группой видов. В Средиземноморье *L.rubicunda* известна лишь из единичных локальных очагов в Альпах. *L.dubia* широко распространена в Альпийско-Карпатской горной стране и имеет локальные местонахождения в Пиренеях.

На Кавказе оба эти вида отсутствуют, но с территории Кавказского заповедника А.Н.Бартенев описал своеобразную популяцию стрекоз рода *Leucorrhinia* в качестве особого вида *L.circassica* Bartehef, 1929. Этот вид близок к *L.dubia*, но имеет ряд отчетливых отличий от последнего.

Таким образом, род *Leucorrhinia*, по-видимому, не является для Средиземноморья автохтонным. Пять из шести его европейских видов лишь проникают в регион с севера, зато вид *L.circassica* является эндемиком Кавказа, сформировавшимся в условиях длительной изоляции от основного родового ареала. Распространение видов этого рода отчетливо связано с лесами, поэтому примыкающие с севера к Кавказу безлесные пространства препятствуют проникновению на его территорию этих стрекоз. Но это же обстоятельство способствовало формированию здесь эндемичного вида, предки которого могли попасть на Кавказ в одну из менее ксеротермических фаз климата, когда на месте теперешних степей существовали леса.

Род *Selysiotemis* Ris, 1897

Некоторые авторы относят этот род, а также роды *Rhyotemis* и *Urothemis* к особому семейству *Macrodiplactidae* (Бельшев, Харитонов,

1981; Watson, 1962 и др.), однако нам кажется более обоснованной точка зрения авторов, относящих эти роды к семейству Libellulidae (Спурис, 1988; Lieftinck, 1954; Bridges, 1993 и др.). Род *Selysiotemis* - монотипический, представленный видом *S.nigra* Vander Linden, 1825, является эндемиком Средиземноморья и расселен почти по всей его территории, кроме самых северных окраин. Вид населяет многие острова Средиземного моря от Болеарских островов до Кипра, но наиболее многочислен в аридных районах Восточного Средиземноморья. Монотипичность и эндемичность этого рода в анализируемом районе подтверждают самобытность Средиземноморья и его важное значение как одного из центров фауногенеза. На Кавказе *S.nigra* встречается локально. Один из очагов распространения находится в предгорной части Кабардино-Балкарии.

Род *Rhyotemis* Hagen, 1867

Тропический вид, населяющий все континенты Старого Света. В Средиземноморье проникает один вид - *R.semihyalina* Desjardins, 1832. В Восточном Средиземноморье обитает подвид *R.s.syriaca* Selys, 1849, всю основную африканскую часть ареала занимает номинативный подвид, встречающийся и в районе Атласских гор, где его местонахождение считается изолированным от эфиопской части ареала (Dumont, 1991). Несмотря на наличие эндемичного средиземноморского подвида *R.s.syriaca* род следует признать несвойственным для анализируемого региона.

Род *Urothemis* Brauer, 1868

Тропический эфиопско-ориентальный род, насчитывающий 9 видов. В Средиземноморье обитает один вид *U.edwardsi* Selys, 1849. Как и у предыдущего вида *R.semihyalina* имеет два подвида, один из которых занимает африканскую часть ареала, а второй - *Urothemis edwardsi hulae* Dumont, 1975 встречается в Восточном Средиземноморье. Локальная популяция подвида *U.e.hulae* известна только для озера Хула (Hula) на севере Израиля и считается реликтом позднего плейстоцена, обособившимся в эндемичный подвид (Dumont, 1975). С 1952 г. после дренажных работ на оз.Хула не было встреч стрекоз этого подвида, который, возможно, придется перенести в разряд таксонов, исчезнувших под антропогенным давлением.

3.2. Подотряд ZYGOPTERA

Семейство Platycnemididae

Эфиопско-ориентальное семейство, включающее 24 рода, 2 из которых известны из Средиземноморья. Всего в регионе 7 видов, из них 2 встречаются на Кавказе.

Род *Calicnemia* Strand, 1928

Ориентальный род, включающий 14 видов, большинство из которых обитает в Индии и на прилегающих территориях. Один из видов - *C.exima* Selys, 1863 - широко распространен в Южной Азии от Тайваня на востоке до Афганистана на западе, незначительно проникая в пределы Восточного Средиземноморья.

Род *Platycnemis* Burmeister, 1839

Преимущественно тропический род, включающий 33 вида. Выделяют три центра видообразования: эфиопский (18 видов), индокитайский (9 видов) и средиземноморский (6 видов).

Два средиземноморских вида *P.latipex* Rambur, 1842 и *P.acutipennis* Selys, 1841 эндемичны для Западной Европы и заселяют в основном Пиренейский полуостров. *P.latipes* лишь незначительно выходит за пределы полуострова, встречаясь на юго-западе Франции. *P.acutipennis* распространен немного шире, достигая на севере Нормандии (Gadeau de Kerville, 1905).

P.subdilatata Selys, 1849 эндемична для африканской части Средиземноморья, встречаясь в странах Магриба только в районе Атласских гор. Вид *P.kervillei* Martin, 1909 эндемичен для Восточного Средиземноморья. Он встречается в Леванте, Сирии, на севере Ирака и на юге Турции.

Вид *P.dealbata* Selys, 1863 также заселяет Восточное Средиземноморье, но распространен дальше на восток, достигая Кашмира. Обычен в Закавказье, встречаясь в восточных районах Кавказа и вдоль западного побережья Каспийского моря до дельты р.Волги. Некоторые авторы приводят этот вид, в том числе и для Кавказа, под названием *P.latipes* или *P.latipes dealbata* (Morton, 1920; Schmidt, 1938; Бельшев, Харитонов, 1983 и др.), *P.oedipus* (Акрамовский, 1948), *P.syríaca* (Hagen, 1854), но в последние годы доказана видовая самостоятельность и валидность названия *P.dealbata* (Martens, 1996).

Вид *P.pennipes* Pallas, 1771 - единственный широко распространенный вид из средиземноморской группы рода *Platycnemis*. Он заселяет

почти всю Европу, кроме севера Скандинавии и Пиренейского полуострова и, выклинивая ареал на юго-восток, доходит до верховий р.Енисей и оз.Балхаш. Обычен и многочислен по всему Кавказу, встречается на полуострове Малая Азия. На юге и западе Балканского полуострова обитает подвид *P.p.nitidula* Brulle, 1823, всю остальную часть ареала, включая Кавказ, занимает номинативный подвид.

Для рода *Platycnemis* Средиземноморье явилось важным плацдармом видообразовательных процессов. Интересно, что эндемичные виды и подвиды сформировались как в европейской, так и в азиатской и африканской частях региона, причем ареалы почти всех из них очень ограничены, за исключением *P.pennipes*, заселившего обширную территорию Европы и юга Западной Сибири. На Кавказе встречается два вида рода, обнаруживая интересную закономерность: *P.pennipes* доминирует в западной половине Кавказа, тогда как *P.dealbata* встречается только в восточной и их ареалы практически викарируют.

Семейство Coenagrionidae

Самое крупное семейство подотряда *Zygoptera*, объединяющее в мировой фауне 85 родов и свыше 600 видов. В Средиземноморье семейство представлено небольшим числом таксонов - 10 родов и 39 видов, в том числе на Кавказе известно 5 родов и 17 видов.

Род Agriocnemis Selys, 1869

Тропический род, насчитывающий 42 вида. В пределы Средиземноморья проникает два вида: один из них - *A.sania* Nielsen, 1959 - широко распространен в северной половине африканского континента, откуда через Синайский полуостров доходит до долины р. Иордан. Хотя вид проник в Восточное Средиземноморье из Африки, не известны его находки в дельте Нила. Зато отмечается, что на своей типовой территории в Ливии вид был уничтожен интродуцированной туда гамбузией (Dumont, 1991). Возможно, отсутствие вида в дельте Нила также объясняется антропогенными причинами.

Другой вид - *A.pugmaea* Rambur, 1842 - населяет Ориентальную область, откуда проникает на восточную окраину Средиземноморья - в Афганистан. В целом род не свойственен рассматриваемому региону и проникает в него в качестве достаточно экзотического элемента.

Род Coenagrion Kirby, 1890

Типовой род семейства, распространенный почти исключительно в Евразии. Род включает 36 видов, происхождение которых связано с

тремя центрами видообразования: восточносибирским, китайским и европейско-средиземноморским (Бельшев, Харитонов, 1981). В Средиземноморье насчитывается 10 видов, 7 из которых встречаются на Кавказе.

В литературе этот род часто фигурирует под названием *Agrion* Leach, 1815 (Бельшев, 1973; Попова, 1953; Calvert et al., 1949; Montgomery, 1954 и др.). Ситуация с родовым названием сложная и неоднозначная, и хотя название *Coenagrion* было предложено много позже названия *Agrion*, в литературе последних десятилетий закрепилось именно оно, чего придерживаемся и мы.

Ареалы средиземноморских видов весьма различны. *S.mercuriale* Charpentier, 1840 обитает в Западном Средиземноморье. Он населяет Атласские горы в Северо-Западной Африке, Пиренейский и Апеннинский полуострова, территорию Франции и небольшие участки прилегающих стран. Кроме того, локальные очаги ареала известны в Германии, Румынии и на Кавказе. Вид разделяется на два подвида. *S.m.castellani* Roberts, 1948 встречается только в Италии (Conci, 1949). Номинативный подвид *S.m.mercuriale* занимает всю остальную часть ареала. Некоторые авторы выделяют африканские популяции, отличающиеся несколько более темной окраской, в особый подвид *S.m.hermeticum* Selys, 1872, однако наш анализ изменчивости окраски коллекционных материалов из разных мест ареала и особенно с Кавказа показывает, что выделение подвида по этому признаку нецелесообразно. На Кавказе *S.m.mercuriale* встречается локально.

Вид *S.scitulum* Rambur, 1842 распространен по всему Средиземноморью, но ареал его сильно фрагментирован на отдельные очаги. На Кавказе встречается локально. Подвидов не образует и, по-видимому, имеет тенденцию к сокращению численности и дальнейшей фрагментации ареала.

Ареал *S.caerulescens* Fouscolombe, 1838 западно-средиземноморский, но в африканской своей части он уходит дальше на восток (до Египта), чем в европейской (до Италии). Распадается на 3 подвида. Номинативный подвид *S.caerulescens* обитает на Пиренейском полуострове и на юге Франции. Подвид *S.s.caesarum* Schmidt, 1959 заселяет Италию и прилегающие острова, причем островные популяции обладают более крупными размерами (E.Schmidt, 1959), но этому не придается таксономического значения. В африканской части видового ареала обитает подвид *S.s.theryi* Schmidt, 1959.

Группа из четырех видов рода отличается особенно широким распространением и их ареалы выходят далеко за пределы

Средиземноморья. Первый из них *C. puella* Linnaeus, 1758 заселяет весь анализируемый регион и доходит до Скандинавии на север и до Алтая на восток. Разделяется на 3 подвида. Номинативный подвид занимает всю европейскую часть ареала, включая Кавказ. В западно-африканской части ареала обитает подвид *C. p. kocheri* Schmidt, 1960. Азиатская часть ареала населена подвидом *C. p. syriacum* Morton, 1924. Многие авторы считают последний подвид самостоятельным видом (Schmidt, 1954; Askew, 1988; Tsuda, 1986 и др.). Мы исследовали большие серии экземпляров *C. puella* из разных мест Кавказа и обнаружили тенденцию к усилению признаков, свойственных “*syriacum*”, при продвижении на юг. Некоторые закавказские популяции обнаруживают смесь признаков, затрудняющую отнесение их к “*puella*” или “*syriacum*”. Это доказывает переход одной формы в другую и подвидовой статус *C. p. syriacum*. К подобным выводам пришел и А. Дюмонт, вначале признававший вид *C. p. syriacum* (Dumont, 1977), но после обнаружения им в Турции переходных форм перевел переднеазиатских *C. p. syriacum* в ранг подвида (Dumont, 1991).

Второй вид группы - *C. pulchellum* Vander Linden, 1825 имеет сходный ареал, но немного смещенный к северу: он отсутствует в Африке, на большей части Пиренейского полуострова, локален на Апеннинском и Балканском полуостровах. Очень сходен с *C. puella* габитуально и экологически. Обычен на Кавказе. Вид очень изменчив по окраске, но в пределах Средиземноморья подвидов не образует. Вне региона в азиатской части ареала Б.Ф.Белышевым (1964) выделено 3 географических формы, но их статус требует более строгого обоснования.

Два других вида этой широко распространенной группы - *C. hastulatum* Charpentier, 1825 и *C. vernale* Hagen, 1839 имеют еще более смещенные к северу, но очень обширные трансевразийские ареалы. В Средиземноморье оба они свойственны в основном Альпийско-Карпатской горной стране и имеют локальные очаги во Франции. *C. hastulatum* изолированно обитает в Пиренеях, но отсутствует на Кавказе, *C. vernale* - наоборот: локально встречается на Кавказе, но неизвестен для Пиренейских гор. Подвидов не образует. Вид *C. vernale* в литературе часто приводится под названием *C. lunulatum* Charpentier, 1840, которое является младшим синонимом первого названия.

К этой же группе примыкает *C. armatum* Charpentier, 1840, имеющий трансевразийский, но еще более северный ареал. В пределы Средиземноморья вид проникает только на Кавказе, где встречается локально. В Сибири описан подвид *C. a. minor* Belyshev, 1955 на основании более мелких размеров восточных экземпляров. Проведенное нами

исследование размерной изменчивости вида по всему ареалу показало, что выделение этого подвида неправомерно и при движении с запада на восток отсутствует достоверное уменьшение размеров.

Прямую противоположность выше описанным широко распространенным видам представляет *C. hylas* Trybom, 1889. Этот восточно-сибирский вид имеет точечные местонахождения в юго-восточной Баварии, изолированные на несколько тысяч километров от основного ареала. Впервые обнаруженный в регионе в 1952 году он был описан как новый вид *C. freyi* Vilek, 1954, и только через 10 лет была предложена его синонимичность с *C. hylas* (Lieftinck, 1964). Однако это мнение оспаривалось (Harz, 1978) и высказывались предположения о, по крайней мере, подвиновом статусе популяции “*freyi*”. Мы исследовали 4 экземпляра из баварской популяции и сравнивали их с материалом из Сибири и Полярного Урала. Это исследование свидетельствует в пользу отнесения локальной средиземноморской популяции к типичному виду, так как никаких отличий в морфологии и окраске обнаружить не удалось. Возможно, *C. hylas* в Альпах - реликт доледникового времени, хотя не менее вероятно и другое предположение: вид мог быть вытеснен из европейской части ареала или вымереть при изменении климатических условий в значительно более позднее время; а баварская популяция могла случайно сохраниться в микроареале, создавшемся благодаря большой пестроте экологических условий на горных территориях.

Последний вид рода *Coenagrion* в Средиземноморье - *C. ornatum* Selys & Hagen, 1850 - обитает в восточной части региона и имеет более или менее сплошной ареал от Ирака до Балкан. Западнее встречается единичными локальными очагами, крайний из которых расположен на юге Франции. Подвидов не образует. На Кавказе встречается локально. Возможно, описанный А.Н.Бартеневым в 1929 г. *C. ponticum* является синонимом *C. ornatum*.

Род *Cercion* Navas, 1907

Некоторые авторы считают род *Cercion* лишь подродом *Coenagrion* (Бельшев, 1973 и др.) или включают входящие в него виды в род *Coenagrion* (Needham, 1930; Dumont, 1991 и др.). Однако большинство одонатологов считают род *Cercion*, имеющий специфические признаки строения анальных придатков и некоторых других морфологических структур, особым таксоном, с чем соглашаемся и мы (Askew, 1988; Daves, Tobin, 1984; Tsuda, 1986 и др.). Род насчитывает 10 видов, 9 из которых обитает в Восточной Азии, а один эндемичен для

Средиземноморья. Этот вид *C.lindeni* Selys, 1840 делится на три подвида. Основную часть ареала занимает номинативный подвид *C.l.lindeni* Selys, 1840. На крайнем юго-востоке ареала в долине р.Иордан и на близлежащих территориях обитает *C.l.zernyi* Schmidt, 1938. Часть северных популяций с территории Германии отнесены к подвиду *C.l.lacustre* Beutler, 1985. На Кавказе вид встречается локально и представлен номинативным подвидом. Обособленность средиземноморского вида от своих восточно-азиатских “родственников” и разделение его на три подвида свидетельствует о его древнем освоении Средиземноморья.

Род *Ceriagrion* Selys, 1876

Крупный тропический род, включающий около 50 видов, обитающих, главным образом, в Эфиопской и Ориентальной областях. В Средиземноморье встречаются два вида. Один из них, *C.glabrum* Burmeister, 1839, незначительно проникает из Эфиопской области и зарегистрирован только в дельте Нила (Andres, 1928). Второй вид - *C.tenellum* Villers, 1789 - эндемичен для Средиземноморья. Основную европейскую часть видового ареала занимает номинативный подвид *C.t.tenellum*. На Балканском полуострове, острове Сицилия и в африканской части ареала обитает подвид *C.t.nielsenii* Schmidt, 1953. В Турции, Сирии и на севере Иорданской долины встречается подвид *C.t.georgifreyi* Schmidt, 1953. Азиатский подвид многие авторы считают самостоятельным видом (Бельшев, Харитонов, 1981, 1983; Davies, Tobin, 1984; Tsuda, 1986 и др.). Однако морфологическая близость и географическое викаривание “*georgifreyi*” и “*tenellum*” свидетельствуют в пользу их подвидового статуса.

Род *Enallagma* Charpentier, 1840

Род имеет почти космополитическое распространение: его представители отсутствуют только в Австралии, Океании и на Зондском архипелаге. Включает в свой состав примерно 70 видов, но систематика рода проработана недостаточно, несмотря на большие количества публикаций по этой проблеме (Anders, 1928; Ris, 1928; Schmidt, 1961; Quentin, 1962, 1965; Benedek, 1968; Харитонов, 1975б и др.). Основными центрами видообразования рода является Северная Америка и Африка, где сосредоточено по крайней мере 60 видов, большинство из которых имеет ограниченные ареалы (Бельшев, Харитонов, 1981). Лишь один вид рода - *E.cyathigerum* Charpentier, 1840 имеет обширный циркумбореальный ареал и встречается по всему Средиземноморью,

кроме его африканской части, где его замещает вид *E.deserti* Selys, 1871. На крайнем востоке региона, в Афганистане, описан вид *E.risi* Schmidt, 1961. Из более восточных регионов, выходящих за пределы Средиземноморья, описан целый ряд видов: *E.strouhali*, Quentin, 1962 (Северо-Восточный Китай), *E.circulatum* Selys, 1883 (Япония, Сахалин, Южные Курилы); *E.belyshevi* Naritov, 1975 (Курильские острова); *E.nigrolineatum* Belyshev et Naritov, 1975 (Дальний Восток и север Сибири). При описании всех этих видов учитывались как окрасочные признаки, так и строение мезостигмальных пластинок и анальных придатков, действительно обнаруживающие четкие различия при сравнении типовых серий. Однако некоторые авторы отмечали наличие географической изменчивости этих признаков и выражали сомнение в обоснованности некоторых из этих описаний (Харитонов, 1975, 1990). Высказывалось соображение, что все или часть этих видов могут быть лишь “окраинными формами” *E.suathigerum*.

Действительно, обращает на себя внимание тот факт, что последовательно сменяющие друг друга виды *E.deserti*, *E.risi*, *E.strouhali*, *E.circulatum*, *E.belyshevi* расположены по южной периферии вида *E.suathigerum*, а вид *E.nigrolineatum* - по его восточным и северо-восточным окраинам. При этом виды обнаруживают более или менее выраженное викарирование. Мы провели исследование больших серий экземпляров представителей *E.suathigerum* с Кавказа и других южных окраин видового ареала и убедились в сильной изменчивости признаков, имеющих важнейшее таксономическое значение. В частности, при движении с севера на юг просматривается клинальная изменчивость признаков, имеющая тренд к формированию черт строения, присущих *E.risi* и *E.strouhali*. Причем на крайнем юго-западе ареала, в Северной Африке и на крайнем востоке, на Японских островах и прилежащих территориях оказываются виды, удивительно сходные по своим структурным признакам (африканский *E.deserti* и восточно-азиатские *E.circulatum* и *E.belyshevi*). Это приводило и приводит к большой путанице и противоречиям, и курило-японские популяции то давались крупнейшими систематиками как неопределенные формы *Enallagma* sp. (Asahina, 1938; Okumura, 1941 и др.), то как подвид *E.deserti jezoensis* Asahina, 1949 (Asahina, 1949 а,в, 1985; Kuwayama, 1967), то выделяли два самостоятельных вида *E.circulatum* и *E.belyshevi* (Харитонов, 1975, 1990; Маликова, 1995), то относили их к подвиду американского вида *E.boreale circulatum* Selys, 1883 (Tsuda, 1986; Bridges, 1993). Положение усугублялось тем, что Б.Ф.Белышев (1956) описал с Охотского побережья подвид *E.circulatum continentalis*, но затем

переименовал эту форму в *E. cyathigerum* ab. *desertiformes*, а позже - в *E. cyathigerum* ab. *nigrolineata* (Бельшев, 1973). А.Ю.Харитонов (1975) отнес эти популяции к особому виду *E. nigrolineatum*, а Е.Н.Маликова (1995) переименовала его в *E. antiquum* Bartenev, 1956, предполагая, что А.Н.Бартенев (1956) ошибочно описал вид “antiquum” в составе рода *Coenagrion* и его надо переместить в род *Enallagma*.

Этот неполный перечень противоречий вскрывает объективные трудности в определении таксономического статуса евразийских представителей рода *Enallagma*. Нам представляется правдоподобным, что в этой ситуации мы действительно сталкиваемся с сериями крайних популяций вида *E. cyathigerum*, находящихся на разных стадиях формообразовательных процессов. Сходство географически разобщенных африканских, дальневосточных и североамериканских форм может быть проявлением параллелизма при формировании признаков форм, обособляющихся в различных условиях вдоль границы ареала в ситуациях островной или близкой к островной изоляции. Возможно, было бы целесообразно рассматривать *E. cyathigerum* как надвид, состоящий из комплекса таксонов, находящихся на разных стадиях видообразовательного процесса.

В любом случае проблема требует более глубокого исследования, далеко выходящего по своему объему и целям за рамки нашей работы. Чисто условно с учетом всех приведенных выше оговорок мы оставляем пока в списке видов стрекоз Средиземноморья бесспорный и стабильный в европейской части региона вид *E. cyathigerum*, а также вызывающие определенные сомнения африканский *E. deserti* и азиатский *E. risi*.

Описанная А.Н.Бартеневым (1930 б) с Кавказа вариация *E. cyathigerum rotundatum*, принимаемая некоторыми авторами за подвид (Dumont, 1991), на наш взгляд, не имеет таксономического статуса и является проявлением повышенной изменчивости вида в южных частях ареала. Это же касается подвида *E. cyathigerum mongolicum* Benedek, 1968 и подвида *E. c. possompsei* Neumer, 1968 с Пиренеев.

Род *Erytromma* Charpentier, 1840

Маленький род, насчитывающий всего 2 вида. Прежде к этому роду относили вид *E. commoniae* Forster, 1902, позже переведенный в состав рода *Pseudagrion* (Bridges, 1993). Многие авторы относят к этому роду вид *E. humerale* Selys, 1887 (Tsuda, 1986), но мы считаем статус этого таксона завышенным.

Один вид рода - *E.najas* Hansemann, 1823 - имеет трансевразиатский ареал, на протяжении которого распадается на три подвида: европейско-западносибирский номинативный *E.najas* Hansemann, 1823; прибайкальский *E.n.baicalensis* Belyshev, 1964 и дальневосточный *E.n.humerale* Selys, 1887. Действительно, различия *E.najas* из европейских и дальневосточных популяций настолько велики, что понятно стремление отнести их к разным видам, тем более, что они имеют различия в строении личинок (Маликова, 1995). *E.n.baicalensis* обнаруживает промежуточные черты между номинативным и дальневосточным подвидами, но это только усиливает аргументацию трактовки всех трех таксонов как географических форм единого вида *E.najas*. Проведенный нами анализ серий экземпляров из разных мест ареала (Словения, Кавказ, Южный Урал, горы юга Сибири, Приамурье) вскрыл сильную изменчивость вида и тенденцию к клинальной изменчивости ряда признаков в направлении запад-восток. В Средиземноморье вид обитает в основном в северной части региона и представлен здесь номинативным подвидом. Старое указание на находку вида в Тунисе (Martin, 1910) по всей видимости можно считать ошибочным. На Кавказе вид обычен в разнообразных местообитаниях.

Второй вид рода - *E.viridulum* Charpentier, 1840 - типичный средиземноморский эндемик, ареал которого почти идеально вписывается в границы изучаемого нами региона. Распадается на два подвида: *E.v.viridulum* Charpentier, 1840 и *E.v.orientale* Schmidt, 1960. Первый из них распространен на большей части европейской и в африканской частях видового ареала, второй - в азиатской части и на юге Балканского полуострова. На Кавказе вид обычен и представлен номинативным подвидом.

По-видимому, род *Erytroma* следует признать средиземноморским, поскольку оба его вида тесно связаны с этим регионом. *E.viridulum* эндемичен для Средиземноморья и находится здесь, скорее всего, на месте своего формирования. *E.najas* хотя и широко распространен в умеренной полосе Евразии, но наибольшую численность и заселенность территории обнаруживает в западной части ареала.

Род *Ischnura* Charpentier, 1840

Крупный род стрекоз, насчитывающий более 60 видов и распространенный почти космополитически. Один из центров видообразования рода находится в Средиземноморье, где насчитывается 12 видов, большинство из которых автохтонны. Самым обычным и широко распространенным видом рода является *I.elegans* Vander Linden, 1820. Он

имеет трансевразийский ареал, тянущийся широкой полосой, ограниченной на севере Полярным кругом и на юге Индией. Заселяет все Средиземноморье. Образует 6 подвидов, хотя статус некоторых из них дискусионен из-за сильной изменчивости вида (Харитонов, 1988). Подвиды *I.e. ebneri* Schmidt, 1938 и *I.e. pontica* Schmidt, 1938 обитают в Восточном Средиземноморье, но второй из них расселен несколько севернее, проникая и в Юго-Восточную Европу, а первый - южнее: на полуострове Малая Азия и в Леванте. Подвид *I.e. marquardti* Schmidt, 1938 описан из северо-восточной окраины анализируемого региона - из Туркестана. Подвид *I.e. magna* Roster, 1885 указывается для Италии и *I.e. mortoni* Schmidt, 1938 - для Испании. Весь остальной обширный видовой ареал занят номинативным подвидом *I.e. elegans*. На Кавказе вид многочислен и встречается повсеместно, причем в Закавказье обитает подвид *I.e. pontica*.

Сходным, но менее простиертым на север и на восток ареалом обладает *I. pumilio* Charpentier, 1825. Обычный вид по всему Средиземноморью, включая Кавказ. Подвидов не образует.

Вид *I. genei* Rambur, 1842 близок к *I. elegans* и считается некоторыми авторами за подвид последнего (Aguesse, 1968). Распространен на ряде островов Средиземного моря: Корсике, Сардинии, Сицилии, Мальте, Тосканском архипелаге. Учитывая существенные особенности в строении переднеспинки и анальных придатков *I. genei*, мы считаем его самостоятельным видом.

Вид *I. graellsii* Rambur, 1842 - эндемик Западного Средиземноморья. Его ареал ограничивается Пиренейским полуостровом и районом Атласских гор в Северо-Западной Африке. Малоизвестный вид *I. saharensis* Aguesse, 1958 также распространен в Северо-Западной Африке по южным отрогам Атласских гор и прилегающей к ним пустыне от атлантического побережья до Ливии. Отмечен и на Канарских островах.

Вид *I. senegalensis* Rambur, 1842 обладает огромным эфиопско-ориентальным ареалом, практически целиком заселяя эти две фаунистические области. Северная часть его ареала охватывает Южное и Восточное Средиземноморье, которое оказывается центром его ареала и, возможно, центром происхождения. Раньше вид приводился для Кавказа, в частности, Дагестана (Спурис, 1964), но позже была доказана ошибочность определения кавказских экземпляров, фактически относившихся к одной из цветковых форм вида *I. fontainei* Morton, 1905, также заселяющего Южное и Восточное Средиземноморье (Харитонов, 1988), для которых он почти эндемичен. Последний вид обычен и во

многих районах Кавказа. Эндемиком Восточного Средиземноморья является также *I.evansi* Morton, 1919, заселяющий всю азиатскую его часть (кроме Кавказа) и проникающего в африканскую, где он встречается в Египте, и *I.intermedia* Dumont, 1974, обитающий в Переднеазиатских нагорьях.

Следующие три вида с разным характером ареалов лишь проникают на восточные окраины Средиземноморья. Центрально-азиатский *I.forcipata* Morton, 1907 заходит на Иранское нагорье и в примыкающие к нему среднеазиатские пустыни. Вид *I.aralensis* Naritonov, 1979 описан из Южного Казахстана (Харитонов, 1979), отмечен локальными очагами в пустынях Средней Азии у северо-восточных пределов Средиземноморья и найден в изолированном участке ареала на группе озер в лесной зоне Южного Урала (Харитонов, 1997). Такой дизъюнктивный ареал не поддается интерпретации. Наконец, *I.auroga* Brauer, 1865 широко распространен в Ориентальной области и в Океании, на юге ареала проникая в Австралию, а на северо-западе - в Восточное Средиземноморье, где вид отмечен для Иранского нагорья.

Род *Nehalennia* Selys, 1850

Небольшой род, включающий 7 видов, 6 из которых распространены в Америке. Единственный в Евразии вид *N.speciosa* Charpentier, 1840 имеет трансевразийский ареал. В Средиземноморье проникает локальными очагами только в пределы Альпийско-Карпатской горной страны, где отмечен в Швейцарии, Австрии, Северной Италии и Румынии. Предполагается, что в Евразию вид *N.speciosa* попал из Америки (Бельшев, Харитонов, 1977в). В целом для Средиземноморья род чужд.

Род *Pseudagrion* Selys, 1876

Большой род, включающий 112 видов и распространенный главным образом в тропиках Старого Света. Центр видообразования рода находится в Эфиопской области, в которой сосредоточено по крайней мере 90 видов. Из Африки в Средиземноморье проникают 5 видов.

Один из них - *P.niloticum* Dumont, 1978 описан из Сомали и распространен почти по всей долине Нила, достигая его дельты (Dumont, 1978), которой ограничивается его нахождение в Средиземноморье. Здесь же известен эфиопский *P.nubicum* Selys, 1876, доходящий до Синайского полуострова.

Три других вида проникают в азиатскую часть анализируемого региона (Dumont, 1974). *P.sublacteum* Karsch, 1893 широко распространен

на африканском континенте и Аравийском полуострове. Распадается на три подвида, один из которых *P.s.mortoni* Ris & Schmidt, 1936, обитает в Леванте. Предполагается его нахождение в дельте Нила (Dumont, 1980). Вид *P.torridum* Selys, 1876 населяет значительную часть Эфиопской области и проникает в Левант, где наряду с номинативным подвидом *P.t.torridum* Selys, 1876 образует локальный подвид на оз.Хула (Lake Hula) в Израиле *P.t.hulae* Dumont, 1973.

Особый интерес представляет вид *P.sygicum* Selys, 1887, который иногда ошибочно приводится в литературе для региона под названием *P.kersteni* Gerstaecker, 1869 (Quentin, 1965; Ris & Schmidt, 1936; Бельшев, Харитонов, 1983 и др.). Это единственный вид рода, эндемичный для Средиземноморья, где его распространение ограничивается Левантом.

Род *Pyrrhosoma* Charpentier, 1840

Маленький субголарктический род, включающий всего 2 вида. Один из них - *P.tinctipennis* обитает в Китае, другой - *P.nymphula* Sulzer, 1776 - средиземноморский вид, откуда заходит в европейско-сибирскую подобласть Голарктической области. В африканской части Средиземноморья вид встречается локально и известен только из Марокко. На Кавказе также известен по локальным находкам.

Семейство *Lestidae*

Космополитическое семейство, в состав которого входит 13 родов, хотя систематическое положение некоторых из них в составе данного семейства признается не всеми авторами (Tsuda, 1986). Общепризнанно, что в бореальной Евразии, включая Средиземноморье, обитает только два рода, включающих 10 видов. Почти все они, кроме единственного вида, присутствуют и на Кавказе.

Род *Lestes* Leach, 1815

Очень крупный, всеветно распространенный род. Насчитывает около 120 видов, большинство которых встречается в тропиках и субтропиках обоих полушарий. В Средиземноморье известно 7 видов.

Ареал одного из них уникален для рода *Lestes*, так как является циркумбореальным. Этот вид - *L.dryas* Kirby, 1890 в евразийской части своего ареала встречается на всем протяжении континента почти от Полярного круга на севере до Африки и Афганистана на юге. Обитает почти по всему Средиземноморью, хотя на юге региона встречается локально. На Кавказе распространен повсеместно. Несмотря на

необычную обширность ареала совершенно не обнаруживает географической изменчивости.

Примерно такой же ареал, как у *L.dryas* в Евразии, имеет вид *L.sponsa* Hansemann, 1823, так же обычный по всему Кавказу. Предполагается, что оба эти вида американского происхождения, относительно поздно вселившиеся в Евразию (Белышев, Харитонов, 1981).

Практически идентичные ареалы имеют средиземноморские виды *L.virens* Charpentier, 1825 и *L.barbarus* Fabricius, 1798, выходящие на восток за пределы региона и достигающие Алтая. Первый из них образует два подвида, хотя статус их небесспорный. Подвид *L.virens vestalis* Rambur, 1842 населяет большую часть европейского Средиземноморья, кроме Пиренейского и Восточной части Балканского полуостровов. Остальная часть региона заселена номинативным подвидом *L.v.virens*. Из юго-восточного Казахстана Б.Ф.Белышевым (1961) описан подвид *V.virens marikovskii*, но его ареал и возможность нахождения на северо-востоке Средиземноморья остается неизвестными. На Кавказе оба вида обычны и многочисленны, вид *L.virens* представлен подвидом *L.v.vestalis*.

Сходный с двумя предыдущими видами ареал имеет вид *L.macrostigma* Eversmann, 1836, но он отсутствует в некоторых наиболее северных районах Средиземноморья и вообще отличается локальностью распространения и фрагментированностью ареала, однако его средиземноморское происхождение кажется несомненным. Под некоторым вопросом остается его обитание в африканской части региона, так как, кроме единственного указания Р.Мартина (Martin, 1910) для Марокко других находок вида в Африке не было (Jacquemin, 1994).

Вид *L.viridis* Vander Linden, 1825 - эндемик Средиземноморья. Некоторые авторы относят его к роду *Chalcolestes* Kennedy, 1920, что мы считаем неоправданным. Разделен на два подвида: номинативный подвид *L.v.viridis* обитает в западной половине региона, включая Северо-Западную Африку, а подвид *L.v.parvidens* Artobolevski, 1929 - в восточной части региона, начиная с Апеннинского и Балканского полуостровов, хотя граница подвидов остается довольно неясной (Jodicke, 1997). На Кавказе обитает подвид *L.v.parvidens*, отмеченный во многих местах, но всюду немногочисленный.

Ориентальный вид *L.umbrinus* Selys, 1891 лишь незначительно проникает в Восточное Средиземноморье, где он отмечен для Ирана.

Род *Symplesma* Burmeister, 1839

Систематика и номенклатура этого маленького рода вызвала, пожалуй, рекордное количество дискуссионных публикаций и противоречивых мнений (Бианки, 1905; Bartenev, 1912; Шорыгин, 1926; Quentin, 1963; Бельшев, Харитонов, 1975; Борисов, 1987 б; Харитонов, 1990; Dumont, Borisov, 1993 и др.). Разные авторы в десятках вариантов обсуждали авторство и правильное название рода, количество (от 2 до 4) и название видов и подвидов, вводилось до 7 инфроподвидовых названий, обозначающих “переходные формы” и т.п. Просмотр всех доступных нам коллекционных материалов и собственные большие сборы представителей рода с разных территорий Кавказа убедили нас, что правильное решение номенклатурных и таксономических проблем содержится в работах С.Н.Борисова (1987) и А.Ю.Харитонова (1990). В итоге можно констатировать, что род *Symplesma* включает 3 вида, обнаруживающих большую, в том числе клинальную изменчивость, но не имеющих таксономически значимых внутривидовых форм.

Вид *S.fusca* Vander Linden, 1820 обладает трансевразийским ареалом, простирающимся от Атлантического океана до о.Кунашир. Однако встречаемость вида в пространстве этого обширного ареала крайне неравномерна. Вся территория Средиземноморья “плотно” заселена, включая практически все средиземноморские острова, но восточнее анализируемого региона ареал начинает выклиниваться и фрагментироваться до точечных, сильно разбросанных очажков. Это позволяет предполагать, что Средиземноморье представляет собой не только оптимум обитания вида, но, вероятно, и центр его происхождения. На Кавказе повсеместно обычный вид.

Вид *S.raedisca* Brauer, 1877 также имеет трансевразийский ареал, но, в противоположность *S.fusca*, фрагментированный в своей западной части. В Средиземноморье вид известен из Альпийско-Карпатской горной страны и из Восточного Средиземноморья, где он наиболее обычен на Кавказе и Армянском нагорье.

Вид *S.gobica* Foerster, 1900 считается почти всеми авторами подвидом *S.raedisca*, однако наш материал с Кавказа, где все три вида обитают симпатрично и обнаруживают четкие различия, убедительно доказывает его видовую самостоятельность. Центральное-азиатский вид, заходящий в Восточное Средиземноморье не западнее Кавказа, где он встречается локально и основное местонахождение находится в Кабардино-Балкарии.

3.3. Подотряд CALOPTERA

Большинство авторов рассматривает представителей подотряда Caloptera в составе подотряда Zygoptera, иногда придавая им статус надотряда (Askew, 1988; Bridges, 1993; Fraser, 1957 и др.). Однако Ю.М.Залесский (1932) на основе анализа как рецентного, так и ископаемого материала предложил повысить ранг таксона Calopterygoidea до подотряда Calopterycoptera. Б.Ф.Белышев и А.Ю.Харитонов, используя дополнительную аргументацию, основанную на особых эволюционных тенденциях представителей обсуждаемого таксона, также придали Caloptera ранг подотряда, заменив при этом тавтологичное название “... pterycoptera”, предложенное Ю.М.Залесским (Белышев, Харитонов, 1977 а, Харитонов, 1975). Мы также считаем, что по совокупности принципиально важных особенностей строения, филогении, механизмов репродуктивной изоляции Caloptera должны рассматриваться в качестве самостоятельного подотряда стрекоз.

Семейство Euphaeidae

Небольшое семейство, насчитывающее около 10 родов, распространенных преимущественно в Ориентальной области. В Средиземноморской подобласти единственный монотипический род Epallage, который некоторые авторы выделяли в особое семейство Epallagidae (Белышев, Харитонов, 1981 и др.), что представляется сейчас неоправданным.

Род Epallage Charpentier, 1840

Монотипический род, представленный видом *E. fatime* Charpentier, 1840. Некоторые авторы выделяют в составе вида до четырех подвидов (Белышев, Харитонов, 1981) или даже рассматривают форму *E. f. alma* в качестве самостоятельного вида (Davies, Tobin, 1984). Проведенный нами анализ изменчивости экземпляров из кавказских и капетдагских популяций показал, что выделение подвидов вряд ли целесообразно. Вид почти эндемичен для Восточного Средиземноморья, выходя за его пределы только на восток, где он достигает Северной Индии.

Семейство Calopterygidae

Преимущественно тропическое семейство, насчитывающее 16 родов. В Средиземноморье встречается единственный род Calopteryx с очень сложной и окончательно не устоявшейся систематикой, многократно подвергавшийся пересмотрам (Selys-Longchamps, 1853; Selys-

Longchamps, Hagen, 1854; Бартенев, 1911; Neumer, 1973 и др.). Род включает примерно 20 видов, распространенных главным образом в Субголарктической и Сонорской областях. В Средиземноморье встречается примерно 6 видов, из них на Кавказе - 3.

Вид *C.virgo* Linnaeus, 1758, как считалось до недавнего времени, имеет трансевразийское распространение. Однако Е.И.Маликова (1995) показала, что в дальневосточной и восточно-сибирской частях ареала за *C.virgo* ошибочно принимался вид *C.japonica* Selys, 1869. По-видимому, *C.virgo* распространен на восток не далее Алтая, хотя это предположение нуждается в уточнении. Вид заселяет почти все Средиземноморье, кроме крайнего юго-востока региона. Образует ряд подвидов. В Западном Средиземноморье в южной его части обитает подвид *C.v.meridionalis* Selys, 1853, а в северной - номинативный подвид *C.v.virgo*. В Восточном Средиземноморье (от Балкан на западе до Кавказа на востоке) встречается подвид *C.v.festiva* Brulle, 1832. Популяции из Северной Италии описаны в качестве локального подвида *C.v.padana* Conci & Nielsen, 1956, но их подвидовой статус кажется сомнительным, поэтому мы исключаем этот подвид из анализа.

Вид *C.splendens* Harris, 1782 заселяет все Средиземноморье, выходя за его пределы в Северную Европу и на восток до Прибайкалья. Вид необычайно изменчив и в его составе описано столько внутривидовых форм, что в настоящее время не представляется возможным дать анализ их статуса и распространения. Скорее всего *C.splendens* представляет собой над-вид, включающий множество (до 10-12) таксонов, находящихся на разных стадиях видообразовательного процесса. Мы включаем в анализ лишь очень немногие из этих таксонов, которые представляются нам более или менее обоснованными подвидами или полувидами. Подвид *C.s.xanthostoma* Charpentier, 1825 заселяет Пиренейский полуостров с прилегающей терри-торией Западной Европы (юг Франции, часть Швейцарии и Северной Италии) и локально встречается на алжирском побережье. Некоторые систематики считают его самостоятельным видом (Dumont, 1972; Tsuda, 1986 и др.), но А.Майбах (Maibach, 1985, 1986) на основе морфологического и биохимического анализов довольно убедительно показал, что *C.s.xanthostoma* представляет собой подвид, так же, как и *C.s.caprai* Consi, 1956, обитающий в Северной и Центральной Италии и на средиземноморском побережье Франции. Подвид *C.s.balcanica* Fudakowsky, 1980 заселяет большую часть Балканского полуострова. Подвид *C.s.erevanense* Akramowski, 1948 описан из Закавказья, где он обычен в районе Среднего Аракса, встречаясь от нижней полупустынной до степной зоны до высот 2000

м над ур.м. Остальные формы *C.s.splendens* более дискуссионны и мы пока воздерживаемся от попытки дать их характеристики.

Вид *C.haemorrhoidalis* Vander Linden, 1825 - эндемик Западного Средиземноморья, обитающий на Пиренейском и Апеннинском полуостровах, расположенных между ними островах, на юге Франции и на северо-западе Африки. Обычно в составе вида приводят два подвида: номинативный и *C.h.occasi* Capra, 1945 из Италии и Франции, хотя некоторые авторы выражают сомнение в их достаточной дифференциации (Maibach, 1986). Помимо *C.haemorrhoidalis* в Северо-Западной Африке обитает *C.exul* Selys, 1853, эндемичный для района Атласских гор.

Из Восточного Средиземноморья известна целая группа видов: *C.syriaca* Rambur, 1842; *C.hyalina* Martin, 1909; *C.intermedia* Selys, 1887; *C.orientalis* Selys, 1890; *C.samarcandica* Barteneff, 1911; *C.waterstoni* Schneider, 1984 и, возможно, некоторые другие, но точный таксономический статус и распространение их не достаточно ясны. Не исключено, что часть из них или даже все входят в сложный комплекс надвида *C.splendens*. Решение проблемы систематики этого комплекса представляет собой отдельное и чрезвычайно сложное исследование, невозможное в рамках нашей работы.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ СТРЕКОЗ

Ареал любого вида организмов представляет собой результирующую воздействия множества различных факторов и стечения обстоятельств. Большинство видов стремится к расширению занимаемого ими пространства, но при этом они наталкиваются на сопротивление окружающей среды, что отчасти объясняется правилом ограничивающих факторов, наиболее удаляющихся от оптимума экологических потребностей вида и лимитирующих возможности его существования в новых условиях. К лимитирующим факторам могут относиться любые условия существования вида - как абиотические, так и биотические, включая антропогенные. Реакция вида на эти условия, в свою очередь, формируется в зависимости от его наследственных особенностей, в конечном счете, определяющих оптимум экологических потребностей вида и его норму реакции на изменение средовых факторов.

Используя как наш оригинальный материал по стрекозам Кавказа, так и литературные сведения, в данной главе мы рассматриваем роль некоторых основных экологических факторов в формировании разных составляющих ареалов - горизонтальной и высотной, которые вместе взятые могут дать представление о механизмах распространения стрекоз.

В пространственном распределении любого вида существует две стратегические задачи - удержаться в границах своего ареала и, по возможности, - расширить его границы. Стрекозы расселяются в основном в своей крылатой фазе, причем способность к активному полету, а соответственно и к распространению, у разных таксонов различна.

Многие виды стрекоз имеют общую особенность поведения: после выплода молодые особи разлетаются от водоема, иногда на десятки километров, к началу же сезона размножения большинство из них опять возвращается к своим родным водоемам. Это большинство выполняет основную стратегическую задачу вида - поддержание достаточного уровня численности.

Но есть отдельные особи внутри каждой популяции, которые не возвращаются для размножения к своим водоемам, которые обеспечивают им хотя бы минимум необходимых экологических условий, а улетают в новые места. Их задача - попробовать найти новые места обитания, «вписаться» в новую экосистему, закрепиться в ней, то есть суметь размножиться, успешно пройти личиночное развитие и дать свое

первое жизнестойкое поколение, которое в дальнейшем будет обитать здесь и закрепит вид в целом на данном рубеже, расширив его ареал.

Успех в освоении “чужой” территории отдельными представителями вида в таких случаях идет на пользу виду в целом. Для стрекоз это особенно важно в связи с тем, что в большинстве случаев их преимагинальные фазы развиваются в недолговечных мелких зарастающих водоёмах. При их окончательном зарастании или высыхании стрекозы теряют местообитания и вынуждены постоянно возобновлять их за счет поиска новых водоёмов.

Эти общие соображения полезны для понимания тех процессов, которые обуславливают пространственное распределение стрекоз и пути его формирования. Предметом нашего конкретного рассмотрения будут такие важнейшие абиотические экологические факторы, как климат и свойства водной среды, а также пути приспособления к ним личинок и имаго стрекоз.

4.1. Климатические факторы

Для любого вида организмов окружающая его физико-географическая среда через набор свойственных ей условий как задает основные параметры распространения, так и накладывает на него ограничения. К этим условиям относятся, прежде всего, абиотические, а среди них важнейшее место принадлежит климату. Климат - одна из основных географических характеристик той или иной местности. Распространение стрекоз, как и других пойкилотермных животных, зависит, прежде всего, от температурного режима, который, наряду с влажностью, является основным климатическим фактором.

Бореальное фаунистическое царство в климатическом отношении очень близко соответствует территории, лежащей севернее тропического пояса Земли. Историческая преемственность палеогеографических и современных климатических условий и привела к становлению и обособлению БФЦ (Харитонов, 1990). Широтное разделение царства на Голарктическую и лежащие южнее Палеосубтропическую и Неосубтропическую области также примерно соответствует климатическому делению северных внетропических территорий на умеренный и субтропический пояса. Явное соответствие широтных зоогеографических подразделений схеме климатического районирования свидетельствует о большой роли климата в формировании региональных фаун стрекоз и их зависимости от температурного градиента.

Особенности климата и природных условий на территории Средиземноморья и Палеосубтропической области в целом определяются расположением ее преимущественно в тепло-умеренном и субтропическом поясах. Климат здесь характеризуется двумя основными сезонами года – умеренно-холодным и теплым, которые разделены двумя переходами – весной и осенью. Различия же, как климатические, так и погодных условий, на этой территории обусловлены не столько географической широтой, сколько удаленностью от морского побережья и орографией, то есть расположением горных хребтов и высотой гор.

Некоторые из видов стрекоз исключительно эвритермны и имеют ареалы, охватывающие несколько природных зон. Так, типичные для Средиземноморья виды *Anax imperator* Leach и *S. fonscolombei* Selys распространены почти от Полярного круга и до южной оконечности Африки, то есть столь широко, что практически становятся азональными. Однако столь широкий температурный диапазон составляет исключение из общего правила и ареалогический анализ средиземноморской одонатофауны показывает, что большинство видов (примерно 72%) следует признать термофилами, совсем или почти не выходящими в своем распространении за пределы Палеосубтропической области.

Северная граница ареалов большинства из этих видов примерно совпадает с границей распространения безморозных территорий или областей, длительность периода с устойчивой температурой воздуха ниже 0° на которых не превышает 90 дней в году. Июльские изотермы в пределах ареалов этих видов составляют не менее 24°. Ареалы таких видов в основном приурочены к горным или аридным местностям.

Южная же граница распространения почти всех из них не опускается в тропики. Возможно, эта закономерность соответствует правилу “лимитирующего” значения крайних летних или зимних температур, хотя причины их приуроченности к сравнительно ограниченному температурному диапазону могут быть более сложными и комплексными и не сводиться только к климатическим факторам.

Однако стрекозы не просто пассивно приспосабливаются к разным температурным условиям в различных частях ареала, они “подстраивают” под них длительность и периодизацию своих жизненных циклов, в частности, периодов активности имаго. Как с продвижением в Северном полушарии с юга на север происходит постепенное общее похолодание климата (уменьшаются среднегодовые температуры), так соответственно происходит и укорочение времени существования имагинальной фазы у многих видов стрекоз.

Нами были собраны детальные материалы по периодам лёта всех видов стрекоз на Кавказе и сопоставлены с литературными данными по лежащей севернее Европейско-сибирской подобласти и расположенного в субтропическом поясе Леванта, сведения по которому почерпнуты в основном из монографии Г. Дюмонта (Dumont, 1991). Суммируя все эти данные можно отследить, как изменяются периоды лета имаго (и, соответственно, периодизация жизненных циклов в целом) у одних и тех же видов в разных частях ареалов, в частности при движении с севера на юг.

По всем таксонам стрекоз прослеживается чёткая тенденция к удлинению периодов лёта при движении с севера на юг. Так, например, у стрекоз рода *Sympetrum* в центральной части умеренного пояса лёт продолжается четыре месяца с середины июня до середины октября.

На юге умеренного пояса на границе Европейско-Сибирской подобласти и Средиземноморской подобласти на Северном Кавказе лёт стрекоз рода *Sympetrum* длится шесть месяцев, с середины мая до начала ноября, а в субтропическом климатическом поясе растягивается до восьми и более месяцев и при благоприятных погодных условиях может продолжаться круглогодично за счёт перманентного выплода имаго и, возможно, развития бивольтинных генераций. В частности, такие данные имеются для *Sympetrum fonscolombei* и *S. striolatum*.

Это общее увеличение продолжительности лёта обусловлено, прежде всего, удлинением времени активности имаго у одних и тех же видов по мере продвижения от северных окраин ареала к южным. Например, у *Sympetrum danae*, *S. flaveolum* и *S. vulgatum* периоды лета возрастают с 5 декад до 15-16 декад, то есть в три раза. У *S. sanguineum* длительность лета увеличивается с 10 до 18 декад, то есть почти в два раза.

Вторая причина удлинения лёта рода в целом заключается в появлении на юге видов с очень длительным периодом существования имаго, но это происходит не столько за счёт изменения периодизации жизненных циклов в пользу имагинальной фазы, сколько благодаря нарушению синхронизации циклов и сильно растянутому выплоду стрекоз из личинок. На севере циклы развития особей значительно более синхронизированы за счёт жёстко упорядоченной сезонной смены температур и связанного с этим всего комплекса фенологических явлений.

Зависимость распространения стрекоз от температуры наглядно проявляется не только в их широтно-зональном распределении, но и в вертикально-поясном. Сезонные погодные условия северной части ареала вида очень сходны с таковыми высоко в горах, и,

соответственно, в южной части ареала и в долинах гор. При таких условиях вертикальная изменчивость продолжительности лёта во многом аналогична широтной и зависит от среднегодовых температур воздуха.

Совместно с О.Н.Поповой (1999) и С.Г.Козьминовым (Козьминов, Кетенчиев, 1998, 1999) мы проанализировали материалы по периодам лёта стрекоз рода *Sympetrum* для двух горных регионов: Памиро-Алая и Кавказа. Первый из них расположен в западной части Центрально-азиатской подобласти Палеосубтропической области, а второй относится к кавказской провинции Средиземноморской подобласти. По Памиро-Алаю использовались в основном материалы С.Н.Борисова (1987, 1989), а по Кавказу наши собственные данные, дополненные сведениями из публикаций Н.Н.Акрамовского (1948), А.Н.Бартенева (1911 а-в, 1912 а-в, 1915; 1916 а, 1918, 1919; 1921, 1924; 1928; 1929 а,б; 1930 г, д.; 1931), Е.С.Шенгелии (1953, 1964, 1966).

Данные о периодах лёта стрекоз в этих горных регионах представлены в таблицах 1 и 2. Из таблиц видно, как с подъемом в горы меняется видовой состав представителей рода и длительность сезонной активности имаго.

Таблица 1

Периоды лёта стрекоз рода *Sympetrum* в разных высотных поясах Кавказа

Виды стрекоз	Ап-рель			Май			Июнь			Июль			Ав-густ			Сен-тябрь			Ок-тябрь			Но-ябрь		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
	Высокогорье (2200-2700 м над ур. м.)																							
<i>S. flaveolum</i>	а а а А а а а а а а																							
<i>S. fonscolombei</i>	б б б б б Б б б б б б б б б																							
<i>S. striolatum</i>	в в в в в В в в в в в в в в																							
	Среднегорье (1500-2000 м над ур. м.)																							
<i>S. flaveolum</i>	а а А а а а а а а а																							
<i>S. fonscolombei</i>	б б б б б б б Б б б б б б б б б б																							
<i>S. striolatum</i>	в в в в в в В в в в в в в в в																							
<i>S. danae</i>	Г г г г г г г г																							
<i>S. vulgatum</i>	Д Д д д д д д д д д																							
<i>S. sanguineum</i>	е Е Е е е е е е е																							

<i>S. pedemontanum</i>
<i>S. meridionale</i>
<i>S. depressiusculum</i>
<i>S. flaveolum</i>
<i>S. fonscolombey</i>
<i>S. striolatum</i>
<i>S. danae</i>
<i>S. vulgatum</i>
<i>S. sanguineum</i>
<i>S. pedemontanum</i>
<i>S. meridionale</i>
<i>S. depressiusculum</i>
<i>S. fonscolombey</i>
<i>S. striolatum</i>
<i>S. vulgatum</i>
<i>S. sanguineum</i>
<i>S. pedemontanum</i>
<i>S. meridionale</i>
<i>S. depressiusculum</i>

ж ж Ж Ж ж ж ж ж ж ж
 з З З з з з з з з з
 И И и и и ? ? ?

Предгорье (500-1000 м над ур. м.)

а а А А а а а а а а
 б б б б б б Б Б б б б б б б б б Б
 в в в в в В В в в в в в в в в
 Г г г г г г г
 д Д Д д д д д д д д
 е е Е Е е е е е е е
 ж ж ж Ж Ж ж ж ж ж ж ж ж ж
 з з з З З з з з з з з з з
 и и И И и и и и и и и

Равнина Предкавказья (150-450 м над ур. м.)

б б б б б б б б Б Б б б б б б б б б Б б
 в в в в в В В в в в в в в в в В
 д д д д Д Д д д д д д д д д
 е е е е Е Е е е е е е е е
 ж ж ж Ж Ж ж ж ж ж ж ж ж ж
 з з з з з з З З з з з з з з з з
 и и и И И и и и и и и и и

Прежде всего, следует отметить, что в южных горах одонатофауна предгорий богаче не только высокогорий, но и прилежащих равнин. Так, на Кавказе в высотных поясах предгорья (500-1000 м над ур. м.) и среднегорья (1500-2000 м) встречается 9 видов рода *Sympetrum*, тогда как на равнине Предкавказья только 7. Внизу не встречается 2 вида рода: *S. flaveolum* и *S. danae*. Это бореальные виды, ареалы которых лежат севернее, а на широтах Кавказа они могут обитать лишь в горах, где температурные условия ближе к их оптимуму. Горные местообитания этих видов оказываются оторванными от основных равнинных (и более северных) их ареалов, превращаясь, по терминологии К.Б.Городкова (1985, 1986), в “висячие” участки ареалов, как бы поднятые в горы по вертикальной оси.

Ещё ярче это проявляется в более жарком среднеазиатском климате. В предгорьях Гиссаро-Дарваза (1300-1500 м над ур. м.) встречается 6 видов рода *Sympetrum*, тогда как внизу, на юге Вахшской долины (300-500 м) вдвое меньше - только 3 вида. Здесь исчезают виды *S. vulgatum* и *S. sanguineum*, основные ареалы которых лежат севернее, и *S. haritonovi* - крайне своеобразный горный вид, по-видимому, эндемик Центральной Азии, который вообще не встречается ниже 1300 м.

Другая тенденция, аналогичная отслеженным широтным изменениям, - сокращение сроков лёта имаго по мере подъема в горы. На Кавказе общий период лёта представителей рода меняется в следующем ряду: равнина Предкавказья (150-450 м над ур. м.) - 20 декад, предгорье (500-1000 м) - 17 декад, среднегорье (1500-2000 м) - 15 декад, высокогорье (2200-2700 м) - 12 декад, то есть общий период лёта уменьшается почти в два раза.

На Памиро-Алае эти изменения выглядят так: юг Вахшской долины (300-500 м) - 24 декады, предгорье (1300-1500 м) - 20 декад, среднегорье и высокогорье (от 2300 до 3500 м) - 8 декад, то есть длительность лёта представителей рода сокращается в три раза.

Таблица 2

Периоды лёта стрекоз рода *Sympetrum* в разных высотных поясах Памиро-Алая (по данным С.Н.Борисова, 1987)

Виды стрекоз	Апрель			Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь			Октябрь			Ноябрь		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
	Высокогорье Памира (3500 м над ур. м.)																							
<i>S. haritonovi</i>	а а а а а а а а																							
	Среднегорье Гиссаро-Дарваза (2300-2500 м над ур. м.)																							

<i>S. haritonovi</i>		а а а а а а а а а
		Предгорье Гиссаро-Дарваза (1300-1500 м над ур. м.)
<i>S. haritonovi</i>		а а а а а а а а А а
<i>S. fonscolombei</i>		б б б б б б б б б б б б б б б б б б Б б
<i>S. decoloratum</i>		в в в в в в в в в в в в в в в В
<i>S. striolatum</i>		г г г г г г г г г г г г г г Г
<i>S. vulgatum</i>		+ + + + + + + + + + + +
<i>S. sanguineum</i>		+ + + + + + + + + +
		Юг Вахшской долины (300-500 м над ур. м)
<i>S. fonscolombei</i>		б б б б б б б б б б б б б б б б б б Б
<i>S. decoloratum</i>		в в в в в в в в в в в в в в в в в в В в в в в
<i>S. striolatum</i>		Г г г г г г г г г г г г г г г Г г г

Уменьшается период лёта не только рода в целом, но и отдельных видов, хотя здесь просматривается интересная тенденция - у видов более северного происхождения это уменьшение выражено менее явно. Так, у *S. flaveolum* на Кавказе от предгорья до высокогорья лёт сокращается с 11 до 9 декад, причем в большом диапазоне высот от 1500 до 2700 м изменения вообще не происходит. Стабилен и период лета у другого северного вида - *S. danae*: 7 декад в диапазоне высот от 500 до 2000 м над ур. м. Зато у южного вида *S. fonscolombei* от равнины к высокогорью период лёта сокращается с 20 до 12 декад, то есть почти в два раза.

По-видимому, адаптивные возможности северных видов в южных горах на периферии их ареалов более ограничены, тогда как южные виды проявляют большую пластичность. Находясь в горах в глубине своих ареалов, они более тонко и адекватно реагируют на высотные изменения термического режима соответствующими изменениями периода лета имаго. В любом случае можно констатировать, что широтная изменчивость фенологии стрекоз аналогична высотной: с продвижением на север и с увеличением абсолютной высоты в горах

происходит сокращение периода лета стрекоз от почти круглогодичного на равнинах Средней Азии и в долинах Кавказа до 2,5 месяцев у северных и высотных пределов ареалов.

Благодаря пластичности жизненных циклов стрекоз, позволяющей им, в частности, выбирать оптимальные температурные и другие условия воздушной среды, большинство средиземноморских видов сформировало обширные ареалы, занимающие разные широтные зоны и вертикальные пояса. Такой путь адаптации к макроклимату не требует сложных морфологических и физиологических перестроек, позволяя видам осваивать пространство наиболее быстрым и эффективным путем.

4.2. Топические факторы и их высотно-поясные изменения

По своей продолжительности водные преимагинальные фазы занимают основную долю времени в жизненных циклах стрекоз. При этом существенно, что развитие в воде яиц и личинок происходит на протяжении всех сезонов года, тогда как лёт имаго приходится на наиболее благоприятный летний сезон. Поэтому особенности водной среды, наряду с климатом, представляют собой один из решающих экологических факторов, в значительной степени определяющих распространение стрекоз.

Основные места развития преимагинальных фаз стрекоз - пресные или слабо минерализованные небольшие и, в большинстве случаев, эвтрофные водоемы, такие как мелководные озера, пруды, старицы, болота, заливы и протоки рек. Дефицит подходящих водоемов является важнейшим лимитирующим фактором в распространении стрекоз.

Разные таксоны стрекоз предъявляют различные требования к заселяемым ими водоёмам, демонстрируя широкий спектр своих возможностей от эвритопности до крайней стенотопности. Тем не менее большинство видов успешно заселяют лишь водоемы определенного типа. Ключевым фактором пресноводной среды считается проточность, определяющая весь комплекс других особенностей водоемов и прежде всего температурный и кислородный режим. Для анализа местообитаний личинок мы вслед за Б.Ф.Бельшевым (1964, 1973) и А.Ю.Харитоновым (1990) принимаем простейшую типизацию водоемов на проточные, полупроточные и непроточные.

Как показали упомянутые выше авторы и наши наблюдения на Кавказе и сопредельных территориях, один и тот же вид может быть встречен в двух, а иногда и во всех трех типах водоемов, причем

нередко проявляется следующая закономерность: в южной части ареала их личинки, как правило, обитают и в проточных (реки с медленным течением, протоки рек, оросительные каналы), и в полупроточных и непроточных водоемах; с продвижением на север они постепенно начинают исчезать из проточных водоемов; а ближе к северной границе ареала обитают только в стоячих.

При этом происходит широтно-зависимая смена местообитаний личинок стрекоз, переходящих по мере продвижения к северным пределам ареала к обитанию в лучшем прогреваемых стоячих водоемах. При движении к южным границам ареала, наоборот, происходит переход к обитанию в лучшем аэрируемых проточных водоемах.

Выбирая в разных частях ареала различные по степени прогреваемости стоячие или текущие воды, разные популяции одного и того же вида получают возможность набрать необходимую для онтогенеза сумму эффективных температур, что, как было показано А.Ю.Харитоновым (1990), позволяет распространить действие классического “принципа смены местообитаний” (Бей-Биенко, 1966) или “закона выравнивания среды” (Чернов, 1968, 1975) не только на сухопутных, но и амфибионтных насекомых.

Такая же топическая адаптация к температурному градиенту у личинок стрекоз наблюдается и в высотном аспекте: по мере подъема в горы происходит переход от обитания в разнообразных, преимущественно проточных водоемах, к обитанию в стоячих.

На Кавказе на территории Кабардино-Балкарии нами было детально исследовано население личинок стрекоз в 19 водоемах, расположенных на разных высотах. Исследованиями были охвачены водоемы степной зоны, а также поясов: широколиственных лесов, субальпийского и альпийского. Установлено, что на видовой состав личинок, периодизацию жизненных циклов, численность и сроки лёта имаго прямое влияние оказывает высотное изменение факторов среды.

Важное значение имеет такая характеристика водоемов, как сезонная динамика температуры воды. Во всех высотных поясах выплод имаго из личинок начинается, когда температура воды достигает $+ 18^{\circ} \text{C}$. На равнине – это конец апреля, в поясе широколиственных лесов – вторая половина мая, в субальпике – начало июня.

В начале вегетационного периода в степной зоне в личиночной части популяций обнаруживаются все возрастные группы, в предгорье – средние и старшие, а в горах – только последние возраста. Это связано с изменением условий в водоемах – местах развития личинок. При поднятии в горы на 1-1,5 месяца сужается диапазон вегетационного периода, на $5-10^{\circ} \text{C}$ снижается температурный режим воды, ухудшается

состав и качество кормовой базы личинок. Сокращение вышеуказанных факторов в горах действует как ограничитель временного диапазона развития личинок и, в целом, прохождения всего жизненного цикла стрекоз.

На равнине длительность теплого периода года обеспечивает растянутый выплод имаго, что приводит к длительным срокам яйцекладки, временному разбросу отрождения личинок и, в конечном итоге, к большой пестроте возрастного состава личиночной части популяции на протяжении всех сезонов года.

В предгорье жизненные циклы сильнее синхронизированы более жесткими рамками водной среды обитания личинок, более дружно появляющиеся личинки успевают развиться до средних и старших возрастов, которые и уходят на зимовку, поскольку имаго не успевают выплодиться и отложить яйца в текущем сезоне. Соответственно, ранней весной в предгорных водоемах обнаруживаются личинки только средних и старших возрастов.

В горах цикл развития ещё более удлиняется и синхронизируется, и на зимовку уходят младшие личинки текущего сезона и старшие возраста личинок предыдущего теплого сезона, поэтому весной в биоценометрические пробы попадают практически только старшие личинки, так как средних нет, а младшие при невысокой численности обнаруживаются с большим трудом.

Пластичность периодизации личиночного развития позволяет некоторым видам стрекоз осваивать водоемы различных высотных поясов и в том числе заселять высокогорные районы, однако с подъемом в горы видовое разнообразие стрекоз быстро снижается и на Центральном Кавказе, например, отметки в 1950 м н.у.м. достигает только один вид – *Aeshna cyanea*.

При анализе водоемов в разных высотных поясах обращает на себя внимание значительное расхождение по степени сапробности. В равнинных и, в меньшей степени, предгорных водоемах преобладают полисапробные и мезосапробные водные биотопы. Олигосапробные же представлены здесь относительно немногочисленными проточными родниковыми водами. Наоборот, горные водные экосистемы практически всегда включают один олигосапробный тип водоемов со стоячей или текучей водой. Встречающиеся иногда на этой территории мезосапробные биотопы редки и представлены мелководными лужами и разливами ручьев, малопригодными для личинок стрекоз.

Известно, что количество организмов всех гидробионтных групп животных для полисапробных вод на порядок выше, чем олигосапробных (Павловский, Лепнева, 1948; Котова и др., 1989). Естественно

предположить, что и личинок стрекоз, живущих в водах с обилием органики, будет больше, чем в обедненных ею. В обследованных нами 19 водоемах Центрального Кавказа личиночное население стрекоз составило на равнине 13 видов, в предгорье – 9 видов, в горах – 4 вида, причем, как отмечалось, в высокогорье (1950 м н.у.м.) проникает всего 1 вид – *Aeshna cyanea*.

Приведенные примеры показывают, что реакция стрекоз на абиотические факторы среды достаточно активна и адекватна и существуют топические, фенологические и поведенческие адаптации, позволяющие им существовать в широких пределах градиента термического и, возможно, других факторов. Это дает многим из их видов возможность сформировать и удерживать обширные трехмерные ареалы, охватывающие по несколько природных зон и широкий диапазон высот.

4.3. Биотические факторы

Стрекозы обитают в интразональных биотопах, имеют широкую норму реакции на основные абиотические факторы внешней среды, значительную расселительную способность и теоретически многие их виды могли бы занимать более обширные ареалы, чем фактически наблюдаемые. Этот факт заставляет обратить особое внимание на другие экологические факторы и, прежде всего, на изучение биотических связей.

В Средиземноморье есть, конечно, и локальные ареалы, в частности, островные, высокогорные, фрагментированные, многие примеры которых приводились в предыдущих разделах. Такое сужение ареалов в ряде случаев удастся объяснить действием исторических причин или каких-либо современных особенностей абиотической среды. Однако для многих видов такие объяснения современного распространения оказываются недостаточными, и для интерпретации ареалов требуется оценка биотических и ценологических связей в целом.

Вместе с тем, действие биотических факторов крайне слабо изучено, а полный анализ всего сложнейшего и динамичного комплекса биоценологических связей любого вида, по-видимому, практически просто нереален. По этой причине мы можем привести лишь отдельные примеры воздействия видов друг на друга, некоторые данные по трофическим связям и высказать достаточно общие соображения о важности биотических связей в становлении картины пространственного распределения стрекоз.

Из множества биотических связей наиболее явными, может быть, служат межвидовые взаимодействия между таксономически родственными видами. Стрекозы одного рода, семейства или даже подотряда по морфологическому строению, образу жизни и требованиям к среде представляют собой сравнительно однородную группу животных с функционально однотипной ролью в сообществах. Для обозначения таких группировок в экологической литературе применяются различные термины, в том числе в настоящее время их нередко называют гильдиями (Одум, 1986; Пианка, 1981; Root, 1967 и др.). Симпатричную совокупность популяций разных видов стрекоз стало принятым называть “одонатокомплексом” (Харитонов, 1990, 1997; Попова, 1999 и др.).

Комплекс - не случайный набор видов. Есть факты высокой повторяемости комплексов видов даже на весьма разнотипных водоемах. Одним из решающих факторов их становления служит способность конкретных видов сосуществовать в пределах одного водоема только в определенных сочетаниях (Харитонов, 1990, 1997). Эта “способность” не что иное, как эффективное разделение ниш симпатричными видами, которое не может быть достигнуто в случайном их наборе и эволюционно складывается в результате конкуренции.

Результаты анализа литературы и наших собственных полевых наблюдений за поведением стрекоз указывают на то, что аренами конкурентных взаимоотношений становятся места кормления и особенно размножения. Причем последние являются решающими, так как места яйцекладок ограничены, что приводит к дефициту этого важнейшего для любой популяции стрекоз ресурса. Поэтому внутри- и межвидовые взаимодействия в одонатокомплексах в первую очередь зависят от плотности популяций составляющих их видов.

Высокие плотности популяций способствуют встрече половых партнеров, успеху охоты на скоплениях двукрылых и, возможно, имеет другие эффекты, повышающие выживаемость в группе. Но, с другой стороны, большая концентрация особей, как одного, так и разных видов в трофических и репродуктивных станциях усиливает конкуренцию между ними. Но все равно рано или поздно достигается равновесное состояние биоценоза, когда в нем сосуществует определенное сочетание видов, каждый из которых отвечает “правилу соответствия вида и ценоза” (Реймерс, 1994). В этом плане при изучении стрекоз Кавказа нами выявлена четкая закономерность: в одном локальном одонатокомплексе, приуроченном к одному или группе сходных водоемов, встречается ограниченное число видов любого рода, не превышающее

4-5 или, в редких случаях, достигающее до 7. При этом в число доминантов входят не более 3 симпатричных видов одного рода.

Мы полагаем, что этот эффект не является региональным и свойственным только Кавказу, поскольку О.Н.Поповой (1999) он был продемонстрирован на примере рода *Sympetrum* для различных территорий как входящих в состав средиземноморского региона, так и находящихся далеко за его пределами.

В частности, для Северного Кавказа в наших совместных с О.Н.Поповой и В.Ю.Стаиным работах выявлено 9 видов *Sympetrum*. Все они отмечены на сравнительно небольшой площади около 10 000 кв. км в предгорной части Кабардино-Балкарии. Здесь мы столкнулись с различиями в составе и структуре доминирования в летне-осенних одонатокомплексах на сходных водоёмах, образовавшихся в затопленных карьерах. Например, на карьере в черте г.Майский был выявлен комплекс из 5 видов: *S. vulgatum*, *S. depressiusculum*, *S. sanguineum*, *S. pedemontanum*, *S. tibiale*. Доминируют первые 2 вида, причем их лидерство по численности меняется в разные годы.

На карьерах в окрестностях пос.Ново-Ивановка зарегистрированы 6 видов: *S. tibiale*, *S. vulgatum*, *S. pedemontanum*, *S. meridionale*, *S. sanguineum*, *S. striolatum*. Доминируют первые 2 вида, но в отдельные годы доминантом становится *S. pedemontanum*.

Помимо разницы в количестве и составе видов, два этих комплекса существенно различаются и по структуре доминирования, в частности, по численности *S. tibiale* - если в первом из этих локусов он малочислен, то во втором занимает доминантную позицию.

Отмеченная тенденция к сокращению числа симпатричных видов, относящихся к одному роду и сходных по своим экологическим требованиям, в целом соответствует известному экологическому правилу, называемому иногда “принципом видо-родового представительства Иллиеса”: поскольку два близкородственных вида не могут занимать одинаковые экологические ниши в одном биотопе и, соответственно, в биоценозе, богатые видами роды обычно представлены в конкретной экосистеме единственным своим представителем (Реймерс, 1994). Хотя в такой редакции этот принцип несколько утрирован, но в целом он верно отражает суть явления, и стрекозы служат хорошей иллюстрацией его проявления в природе.

Другим важнейшим биотическим фактором, во многом определяющим распространение любых групп животных, является пища. Правда, стрекозы относятся к хищникам с очень широким пищевым спектром и существует точка зрения, что пища для них не является

существенным биотическим фактором, способным влиять на их территориальное распределение (Белышев, 1973).

Считается, что в результате полифагии стрекоз и их способности переключаться на другие виды корма, они обычно должны быть в достатке обеспечены пищей. Вместе с тем пищевые ресурсы стрекоз бывают нестабильны и их запасы могут сильно варьировать в зависимости от ландшафта, сезона, циклов увлажнения, специфики динамики численности отдельных видов жертв, погодных и других условий. Несмотря на то, что спектр питания стрекоз очень широк, при помощи метода серологического анализа было показано, что разные виды проявляют отчётливую избирательность кормовых объектов (Сухачева, 1989). Все это может оказывать влияние на благополучие популяций стрекоз и возможности их расселения или сохранения границ ареалов. Особенно вероятна нехватка пищи при чрезмерном увеличении плотности популяций массовых видов стрекоз.

В предыдущем разделе были приведены примеры того, как на Кавказе с ухудшением кормовой базы личинок стрекоз по мере подъёма в горы резко снижается их видовое разнообразие. В водоемах высокогорья с их скудным населением гидробионтов может существовать только один вид стрекоз – *Aeshna cyanea* Muller, хотя преадаптации к обитанию высоко в горах имеет целый ряд северных видов из родов *Leucorrhinia*, *Somatochlora*, *Cordulia*, *Coenagrion*, *Lestes* и ряд других.

Однако недостаточная кормовая база в совокупности с конкуренцией с более крупным и сильным представителем рода *Aeshna* практически исключают возможность обитания здесь других видов стрекоз, хотя их имаго нередко залетают в высокогорья и откладывают яйца в олиготрофные горные водоемы.

К важным биотическим факторам можно также отнести паразитарные связи стрекоз. В частности, стрекозы являются промежуточными хозяевами многих видов гельминтов, чему посвящена обширная литература, но, к сожалению, для Кавказа и всего Средиземноморья эта проблема практически не изучена.

Из типа членистоногих частыми паразитами стрекоз являются клещи *Gidrocarinea*. Они прикрепляются к разным частям тела стрекозы и хорошо видны. Из наших собственных наблюдений на Кавказе, а также по просмотренным коллекционным материалам по стрекозам из разных мест Средиземноморья явствует, что клещи встречаются у всех видов стрекоз региона. Интенсивность инвазии максимальна у *S. flaveolum*, - на Северном Кавказе встречаются экземпляры, буквально усыпанные клещами (до 350 клещей на 1 экз.).

Присутствие паразитов у личинок и взрослых особей стрекоз, конечно, должно влиять на общий уровень выживаемости, так как паразиты ослабляют организм и описан случай достоверной корреляции смертности *S. flaveolum* с интенсивностью инвазии паразитами (Харитонов, 1990). Особенно существенно влияние паразитов должно проявляться в случаях сильной зараженности. Через ослабление особей наиболее зараженных видов это может иметь значение и на уровне внутри- и межвидовых взаимодействий, и таким образом косвенно влиять на распространение стрекоз.

Стрекозы также участвуют в биотических связях другого рода, где они становятся жертвами не опосредованно (как в случае с паразитами), а непосредственно, когда их съедают другие животные. Здесь особую роль играет каннибализм, когда более мелкие виды или младшие личиночные возраста становятся добычей более крупных представителей своего же отряда. Это явление имеет выход на внутри- и межвидовые отношения через изменение плотности популяций стрекоз-жертв. В природе и наблюдениях за личинками в аквариумах мы постоянно сталкивались с фактами каннибализма, но, к сожалению, дать им количественную оценку методически сложно и пока не представляется возможным.

Очень часто стрекозы становятся жертвами птиц, особенно во время выплзания личинок из воды и последней линьки на имаго, когда они практически беззащитны. По нашим наблюдениям на Кавказе стрекозы всех видов становились жертвами щурок, чаек, крачек, трясогузок, ласточек-береговушек, воробьев, мелких соколов и многих других птиц.

Для многих видов стрекоз известно такое явление как миграции. На Кавказе они неоднократно отмечались нами для видов родов *Libellula*, *Sympetrum*, *Anax*. Природа этих миграций не установлена, но существует предположение, что со стороны насекомых эти полеты - бегство от преследующих их в местах выплода птиц. У мигрирующих стай стрекоз отмечена также высокая зараженность гельминтами, что породило гипотезу о детерминированности массовых миграций ростом уровня инвазии (Dumont, Hinnekint, 1973). Подобные перелеты бывают весьма дальними по расстоянию. Например, описан случай массового перелета стай *Sympetrum striolatum* от Англии в юго-западном направлении до Высоких Пиренеев. Но при любой природе таких миграций их роль в распространении стрекоз несомненна, хотя это и нерегулярный фактор, действующий от миграции к миграции.

Влияние на распространение насекомых абиотических факторов, которое сравнительно легко поддается инструментальному изучению,

очевидно и всегда привлекается для интерпретации формирования ареалов. Однако постепенно приходит понимание не менее большого значения в этом процессе биотических связей, хотя их изучение и особенно количественная оценка несопоставимо труднее. Ю.И.Чернов (1975) отмечает, что роль биотических факторов в формировании ареалов часто бывает более значительной, чем воздействие общих климатических и ландшафтных условий. К.Ю.Еськов (1984) считает, что первостепенный фактор в распространении не только позвоночных, но и беспозвоночных животных – сопротивление аборигенной биоты. Того же мнения придерживаются К.Б.Городков (1985) и А.Ю.Харитонов (1990). Весь наш опыт изучения локальных фаун и населения стрекоз конкретных водоемов приводит к такому же выводу, хотя в целом эта проблема находится на уровне первоначального накопления фактов и далека от количественно доказанного обобщения.

4.4. Антропогенные факторы

Средиземноморье в целом и Кавказ в частности послужили важнейшим центром формирования человеческих цивилизаций. На протяжении многих тысячелетий люди заселяли и осваивали этот регион, до неузнаваемости изменяя его природные комплексы. Тотальная вырубка лесов, распашка земель, создание ирригационных систем и множества поселений, неумеренный выпас скота и многие другие формы человеческой деятельности охватили всю территорию региона, особенно в его прибрежных районах.

Кардинальное преобразование ландшафтов приводило к глубоким перестройкам растительного и животного мира, в том числе должно было сказываться на его одонатофауне. Потребность человека в воде для питья, бытовых нужд и орошения приводила к первоочередным воздействиям на пресноводные водоемы – места обитания стрекоз.

Естественно, история не сохранила прямых свидетельств изменения фаун стрекоз под влиянием человека, но косвенные тому доказательства все-таки имеются. Если вернуться к сделанным в предыдущей главе оценкам видового разнообразия стрекоз в разных районах Средиземноморья, то легко убедиться в корреляции в видовом богатстве региональных фаун с давностью и интенсивностью заселения соответствующих регионов человеком.

Наименее бедна видами (44) дельта Нила – древнейшая цитадель хозяйственно активной цивилизации в Средиземноморье. Бедность и “фаунистическая безликость” этой территории явно не вяжутся с её

тропическим климатом и избытком водоемов в нильской дельте, что создает наилучшие природные условия для стрекоз в сравнении с любыми другими районами Средиземноморья.

Парадоксально, но в дельте Нила почти нет эндемиков, хотя длительная изоляция окружающими пустынями этой природной системы неизбежно должна была вести к формообразовательным процессам. Можно предположить, что изначальная аборигенная одонатофауна нильской дельты практически исчезла под влиянием полного антропогенного преобразования гидрографической сети и буквально каждого водоема на этой территории. Современная фауна стрекоз дельты Нила почти не сохранила автохтонных элементов и состоит в основном из широко распространенных эврибионтных видов, способных существовать в этих нестабильных и неоптимальных условиях.

Следом идут Апеннинский (63 вида) и Балканский (64 вида) полуострова – родина мощнейших античных цивилизаций. Общеизвестны масштабы преобразований природы человеком в этой части Средиземноморья, что также неизбежно привело к обеднению флоры и фауны, включая стрекоз.

Далее следуют Атласские горы (66 видов) – второй, после дельты Нила, по масштабам заселения человеком район в Африканском Средиземноморье; и Армянское нагорье (70 видов) – территория древнего государства Урарту и других наиболее развитых цивилизаций в Азиатском Средиземноморье.

Последним в этом хорошо скоррелированном ряду стоит Иранское нагорье (93 вида) – наименее заселенный на протяжении всей человеческой истории регион Средиземноморья. В данном случае парадокс ситуации заключается в том, что Иранское нагорье, обладающее наиболее богатой одонатофауной, имеет наихудшие условия для существования стрекоз в силу высокой аридности и континентальности климата этой территории.

Из этого сравнительного обзора возникает естественное предположение, что человеческая деятельность уже с древних времен была главным лимитирующим фактором в распространении стрекоз и сохранении исторически сложившихся одонатофаун. Однако современная техническая цивилизация и на много порядков возросшая численность человечества многократно усилила действие антропогенных факторов на природу.

По сравнению с природными, антропогенные факторы действуют очень быстро и мощно. При всем многообразии и неоднозначности этих факторов по влиянию на стрекоз они делятся на две противоположно действующие группы.

Первая из них – отрицательные факторы, прежде всего уничтожение мест обитания стрекоз человеком или их загрязнение, прежде всего химическое. Для отдельных видов это приводит к дроблению и сокращению ареалов, а иногда и полному исчезновению вида на больших территориях. Для населения стрекоз и локальных одонатофаун в целом последствием воздействия на них ухудшения мест обитания оказывается их обеднение, а иногда и полное разрушение, в результате чего на отдельных водоемах или на более крупных территориях стрекозы исчезают совсем или их видовое разнообразие снижается до нескольких или даже единственного вида, наиболее устойчивого к негативному воздействию человеческой деятельности.

Вторая группа антропогенных факторов благоприятна по своему влиянию на распространение стрекоз – это создание новых или улучшение прежних водоемов, что приводит к появлению новых мест обитания стрекоз. В условиях умеренного климата при достаточном уровне обводненности влияние этого фактора незначительно, но в аридных регионах он становится значимым и способен обеспечить расширение ареалов видов и обогащение локальных одонатофаун.

Положительная роль искусственных водоёмов в расселении стрекоз относится к немногим, если не единственному, исключениям из правила негативности воздействия на природу антропогенных факторов. Причём к благоприятным для стрекоз можно отнести создание только небольших по размеру искусственных водоёмов. Размеры имеют здесь принципиальное значение, так как практика создания крупных водохранилищ показала, что наряду с достижениями нужных для человека хозяйственных и рекреационных целей каждое из них приводит к появлению целого комплекса трудноразрешимых экологических проблем.

Иная ситуация с малыми водоёмами, появление которых можно рассматривать как создание новых мест обитания для множества гидробионтных и амфибионтных видов и, следовательно, расценивать это как своеобразное биотехническое мероприятие. Примечательно, что часто эти водоемы создаются не специально, а возникают стихийно в результате заполнения водой карьеров, придорожных канав и других выемок грунта. Карьеры интенсивно создавались в последние десятилетия с целью добычи строительных материалов; строительство дорог и других объектов обычно сопровождается образованием различных неровностей поверхности грунта, пониженные части которых часто заполняются водой.

Таким образом, человек в этих ситуациях лишь провоцирует природный процесс появления и становления водного биоценоза, чисто

механически создавая ложе будущего водоёма. В других случаях водоёмы создаются специально: пруды, оросительные каналы, отстойники и другие гидротехнические сооружения, которые в конечном счете могут дать тот же побочный эффект обогащения гидро- и амфибионтной фауны и флоры, хотя он не всегда бывает полезен самому человека, приводя, например, к росту численности кровососущих насекомых.

Как уже отмечалось выше, наш опыт работы на Кавказе и анализ литературы по другим территориям позволил прийти к выводу, что создание мелких искусственных водоёмов может приводить не только к узко-локальному повышению биоразнообразия, но и существенно влиять на географическое распространение целых групп животных, в частности, отряда стрекоз.

Фауна стрекоз Северного Кавказа и Предкавказья в первых десятилетиях текущего столетия была подробно изучена рядом исследователей, прежде всего А.Н.Бартеневым, описавшим одонатофауну этого региона более, чем в двух десятках своих публикаций. Впоследствии Б.Ф.Белышевым и А.Ю.Харитоновым (1983 в) по литературным данным был проведен зоогеографический анализ этой фауны, имевшей, судя по публикациям, вполне бореальный облик. В результате очень принципиальная высокоранговая зоогеографическая граница между Голарктической и Субголарктической областями Бореального фаунистического царства была проведена по южным склонам Большого Кавказского хребта.

Однако наши работы по стрекозам Северного Кавказа, выполненные в самые последние годы (Попова, 1996, 1999; Кетенчиев, Попова, 1996; Стаин, Кетенчиев, 1996; Козьминов, Попова, 1998; Кетенчиев 2002а,б; Кетенчиев, Козьминов, 1998 а,б; 2000, 2019; Popova, 1997; Кетенчиев и др. 2013, 2016, 2017а,б,в, 2018; Козьминов и др. 2005, 2018; Козьминов 1999, 2006, 2015, 2019; Козьминов, Кетенчиев, 2005, 2014, 2016) показали, что фаунистический облик этой территории к концу XX века претерпел большие изменения. Был выявлен целый комплекс южных: средиземноморских и центрально-азиатских видов стрекоз, не отмечавшихся в этом регионе предшествующими авторами. Среди них особенно интересны находки *Anaciaeschna isosceles*, *Hemianax ephippiger*, *Selysiotthemis nigra*, *Lindenia tetraphylla*, *Orthetrum anceps*, *Crocothemis erythraea*, *Sympetrum tibiale*, *S. meridionale*, *Coenagrion scitulum* и некоторые другие. Эти крупные фаунистические изменения нельзя отнести только за счет возможной перемены климата, так как наряду с многочисленными южными элементами, проникающими в регион, в нем остались и все северные виды, указывавшиеся для этих мест ранее.

Главной причиной произошедших изменений мы считаем появление на данной территории множества искусственных водоёмов, создавших места обитания стрекоз и позволивших многим видам, заселившим их, существенно изменить границы своих прежних ареалов. При этом поток мигрантов шёл в основном с юга, так как климатические условия Северного Кавказа и Предкавказья для них вполне благоприятны, но существовавший прежде острый дефицит мест обитания не позволял им освоить эту территорию.

Как это уже обсуждалось в предыдущей главе, с учётом новых фаунистических материалов зоогеографическая граница между Голарктической и Палеосубтропической (Субголарктической) областями, установленная на основании распространения стрекоз, должна быть смещена к северу примерно на 200-250 км. Насколько вновь созданные места обитания благоприятны для стрекоз, можно судить по результатам нашего обследования небольшого карьера в поселке Майском Кабардино-Балкарской республики (Попова, 1996; Кетенчиев, Попова, 1996). Этот водоём площадью около 2,5 га возник на наших глазах немногим более двадцати лет назад при заполнении водой понижения рельефа, возникшего от выемки гравия на строительные нужды. За два десятилетия на водоёме сложился богатый и разнообразный комплекс более, чем их из 20 видов стрекоз, причем один из них *Sympetrum tibiale* – оказался новым в одонатофауне Северного Кавказа.

Специальные наблюдения на этом водоеме на протяжении четырёх сезонов показали, что сложившийся на нем комплекс видов стрекоз относительно устойчив и сбалансирован, популяции многих видов стабильны и многочисленны. Анализ 27 биоценометрических проб позволил рассчитать, что плотность населения личинок стрекоз вообще в этом водоёме велика и составляет, по усредненным данным, 165 особей на 1 кв. м. Менее детальное обследование других бывших карьеров дало аналогичные результаты, более того, искусственные водоемы оказались намного богаче видами, чем естественные, относительно редкие и холодноводные озёра и реки Северного Кавказа.

Подобное явление отмечено и в Средней Азии, где водоемы искусственной оросительной системы (арыки, каналы) служат основными местами обитания личинок стрекоз и играют главенствующую роль в распространении этих насекомых (Борисов, 1985). Факты быстрой колонизации вновь созданных водоёмов подтверждают высокую вагильность стрекоз, их экологическую пластичность и способность быстро осваивать новые места обитания, меняя тем самым структуру, а иногда и границы ареалов.

В результате обсуждения в данной главе роли основных экологических факторов в распространении стрекоз можно сделать следующие заключения. Распространение стрекоз в первую очередь зависит от наличия подходящих для развития их личинок водоёмов. Для большинства видов это прежде всего старицы рек, мелководные пресные озера, пруды и другие искусственные водоёмы, степень проточности воды в которых может быть различной. Выбор определенного типа водоёма связан с закономерностью распространения видов по широте и высоте и подчиняется правилу смены стадий, которое для стрекоз формулируется следующим образом: как у южных границ распространения, так и у подножия гор (в долинах), виды предпочитают проточные и полупроточные водоемы; как с продвижением на север ареала, так и в горы, виды переходят на полупроточные и стоячие водоемы; как у северной границы ареала, так и высоко в горах виды селятся исключительно на непроточных, стоячих водоемах.

Главный абиотический фактор, сдерживающий распространение стрекоз к северу - температурный режим. Он же, по-видимому, является для некоторых видов сдерживающим фактором и при продвижении их на юг, проявляясь, скорее всего, через возникающий при высоких температурах резкий дефицит кислорода в воде.

Такие биотические факторы, как пища, хищники и паразиты не могут, вероятно, лимитировать распространение видов ни на юг, ни на север, но могут через изменение плотности популяций влиять на структуру ареала.

Важная роль принадлежит внутри- и особенно межвидовым взаимодействиям стрекоз друг с другом, которые, в частности, реально находят своё воплощение в образовании определенных для каждого конкретного водоёма сочетаний 3-4 (максимум 7) видов любого из родов, входящих в население данного водоема. Механизм этих взаимодействий еще предстоит выяснить, но скорее всего они занимают видное место в формировании структуры и границ ареала.

Антропогенные факторы в настоящее время по силе и скорости своего воздействия становятся основной силой, преобразующей ареалы видов и состав региональных одонатофаун, а в конечном итоге определяющей их судьбу.

ГЛАВА 5. РЕДКИЕ И ИСЧЕЗАЮЩИЕ ВИДЫ СТРЕКОЗ И ИХ ОХРАНА

В предыдущей главе обсуждалась ситуация, при которой создание искусственных водоёмов служит для стрекоз благоприятным антропогенным фактором. Однако подавляющее большинство других видов человеческой деятельности оказывает негативное влияние на одонатофауну. Люди не только создают, но и уничтожают, преобразовывают и загрязняют водоемы, что лишает стрекоз мест их обитания. Особенно опасны преобразования среды обитания для эндемичных видов с локальными ареалами.

Преимагинальные фазы стрекоз развиваются в малых водоёмах, которым свойственна повышенная экологическая уязвимость. Загрязнения стоками пестицидов с полей, промышленными и бытовыми сбросами, усиленная рекреация, водопой скота, мойка автомобилей и многие другие действия людей ухудшают водную среду обитания и губительно сказываются на благополучии видов амфибионтных насекомых, включая стрекоз. Как отмечает Г.Н.Горностаев (1986), «списки исчезающих водных насекомых всегда возглавляют стрекозы».

Дополнительный «фактор риска» для стрекоз заключается в разобщенных биотопах преимагинальных и имагинальной фаз развития и длительности онтогенеза этих насекомых. Яйца и личинки стрекоз испытывают на себе все последствия загрязнения и антропогенной деградации водоемов. Осваивая после вылета из водоемов новую среду имаго стрекоз попадают под действие дополнительных отрицательных факторов: гибели от инсектицидов при обработке полей, от автомобилей при полетах над автострадами, от травмирования об искусственные источники света при ночном лёте на свет, иногда подвергаются неумеренному вылову коллекционерами и т.д.

Неблагоприятные воздействия в водных и наземно-воздушных биотопах суммируются в своем давлении на популяцию в целом. Длительный жизненный цикл, растягивающийся у некоторых реофильных видов до пяти лет, также повышает вероятность гибели части популяции до осуществления ею репродуктивной функции.

В итоге многие виды стрекоз попадают в разряд редких или исчезающих. Редкими мы считаем те из них, которые в естественных условиях представлены незначительным числом популяций, в крайнем случае даже единственной популяцией. Понятие «редкие виды» не совпадает с понятием «малочисленные виды» (Акрамовский, 1987). Бывают случаи, когда вид представлен всего одной, но многочисленной

популяцией. Это тоже редкий вид, потому, что стоит только изменить условия его обитания в той точке, где он живет, и он может исчезнуть, как бы ни велика была его популяция.

Пример такого случая в Средиземноморье – подвиды стрекоз *Pseudagrion torridum hulae* и *Urothemis edwardsi hulae*. Оба они известны только для озера Хула (Hula) на севере Израиля и считаются реликтами позднего плейстоцена, обособившимися в эндемичные подвиды (Dumont, 1975). С 1952 года после дренажных работ на озере Хула популяция *Pseudagrion torridum hulae* стала крайне малочисленной, а особи *Urothemis edwardsi hulae* не попадались вовсе и этот подвид, вероятно, придется перенести в разряд таксонов, исчезнувших под антропогенным давлением.

Таким образом, редкие виды могут быть как малочисленными, так и многочисленными. Противоположностью понятия «редкие виды» является понятие «обычные виды», так как они представлены большим числом популяций.

Понятие «исчезающие виды» означает виды, которые снижают свою численность. В настоящее время это происходит почти всегда под давлением человека, которое выражается не столько в прямом истреблении, сколько в изменении местообитаний. Исчезающие виды могут быть и редкими, и обычными, и малочисленными, и даже многочисленными. Однако если имеется тенденция к снижению числа популяций или численности особей в популяциях, то эти виды приходится считать исчезающими и принимать меры к предотвращению их исчезновения. История последних столетий знает немало примеров, когда даже очень многочисленные виды, вроде странствующего голубя, исчезли под давлением человека, причем в немислимо короткие сроки. Есть сведения и об исчезновении в последние десятилетия некоторых видов стрекоз, например о вымирании эндемика острова Св.Елены *Sympetrum dilatatum* Calvert (Loveridge, 1963).

Рассмотрим теперь, как обстоит дело с редкими и исчезающими видами стрекоз в Средиземноморье и, в частности, на Кавказе. Как неоднократно подчеркивалось ранее, наиболее яркой и специфической особенностью средиземноморского региона служит его горный характер. В горах природа значительно разнообразнее, чем на равнине, за счет резких различий в климатических условиях на разных высотах и в разных экспозициях по отношению к сторонам горизонта. С этим связано повышенное видовое разнообразие животных в горах, имеющих здесь больший выбор условий, отвечающих экологическим потребностям того или иного вида.

Другая причина повышенного видового разнообразия в горах – более сложная геологическая история горных стран. Усложнение орографии, поднятие горных хребтов и возникновение долин привело к пространственной изоляции обитающих на них популяций. Изоляция способствовала формированию эндемичных подвидов и видов, обладающих очень небольшими ареалами, охватывающими иногда единственный горный хребет или долину.

В геологической истории горных стран значительно большую роль, чем на равнинах, в процессе видообразования играли также морские трансгрессии и регрессии. В частности, географической изоляцией, вызванной морскими трансгрессиями, объясняется существование на Армянском нагорье возникшего в палеогене сомхетского (в Северной Армении), карабахского (в Восточной Армении), армянского (в Западной Армении) и Араратского (в Юго-Западной Армении) эндемизма, выраженного у многих групп животных (Акрамовский, 1987).

Элементы этого эндемизма просматриваются и у стрекоз, несмотря на их высокую подвижность. В частности, почти в каждом из этих армянских центров эндемизма обитает свой подвид вида *Calopteryx splendens* Harris.

Другим важным фактором образования эндемиков и реликтов в горных странах были процессы смещения в прошлом природно-климатических зон. Это приводило к появлению реликтовых популяций, изолированных в подходящих условиях, значительно отдаленных от современного основного ареала своего вида. Некоторые из них достигли такой степени различия, что рассматриваются теперь в качестве самостоятельных подвидов или даже видов. Чаще всего такие изоляты возникали в ледниковые или ксеротермические климатические фазы.

Ярким примером такого изолята, упоминавшегося нами в обзоре фауны, является вид *Coenagrion hylas* Trybom, основной ареал которого лежит в Восточной Сибири, а изолированное реликтовое точечное местонахождение находится в Альпах. Многие систематики придают альпийскому изоляту подвидовой или даже видовой ранг (хотя мы оспариваем это мнение в главе, посвященной обзору фауны) и он включен в Красную книгу Международного союза охраны природы как особый вид *Coenagrion freyi* Vilek. Значительное число других бореальных видов также имеет реликтовые изоляты в горах Европейского и Азиатского Средиземноморья, хотя и отдаленные на меньшие расстояния от своего основного ареала.

Менее существенный, но заметный фактор образования эндемичных форм стрекоз в регионе – наличие большого количества

разновозрастных островов в Средиземном море. Целый ряд подвидов стрекоз средиземноморской фауны образовался в условиях островной изоляции.

Независимо от причин, - природных или антропогенных, приведших к образованию узкоареальных таксонов, и от их характера, - эндемичного или реликтового, - все они попадают в разряд редких.

Из 179 видов стрекоз, насчитываемых нами в Средиземноморье, 54 вида, или 30 %, приходится отнести к числу редких. Редкие виды имеются в каждом семействе и подавляющем большинстве родов средиземноморской одонатофауны. Ещё более велика доля редких подвидов, и если общее число подвидов в регионе составляет 106, то количество редких среди них достигает 47, или 44 %.

Особенно много редких видов и подвидов отмечается в семействах Gomphidae, Corduligasteridae, Calopterygidae, представители которых ведут реофильный образ жизни. Отчасти это связано с природными причинами, то есть изоляцией, возникшей в горной местности.

В частности, делая обзор рода *Cordulegaster* (Глава 1) мы отмечали крайнюю таксономическую дробность и фрагментированность ареалов большинства представителей рода. Вероятно, это следствие специфики их местообитаний, связанных в основном с горными ручьями. Изолированность отдельных горных регионов способствует формообразовательным процессам, тем более, что мы заметили при наших полевых работах на Кавказе особенность поведения этих стрекоз, способствующую изоляции отдельных популяций.

Эта особенность заключается в том, что выплывшие в ручьях имаго для созревания и кормления откочевывают вверх по горным склонам. Можно предполагать, что высокогорья служат местом встреч самцов и самок, так как на ограниченных пространствах близ вершин гор возрастает концентрация этих в целом редких насекомых и повышается вероятность встречи полов. Для откладки яиц стрекозы возвращаются к тем же ручьям, где они выплодились. Вертикальные, а не горизонтальные миграции представителей рода должны приводить к долговременной изоляции локальных популяций.

Доказательством высокой степени изоляции популяций у видов рода *Cordulegaster* служит и тот факт, что при большой изменчивости морфологических признаков (прежде всего окраски) из разных частей видовых ареалов выборки, взятые из одного места, отличаются обычно удивительным постоянством, стандартностью фенотипа. Можно предполагать, что представители рода освоили всю огромную и сложно дифференцированную территорию горного Средиземноморья,

длительно сохраняя свои популяции в оптимальных местообитаниях, что привело к стабилизации как сложной мозаики ареалов, так и прошедших отбор фенотипов. Однако высокая степень изолированности форм и таксонов друг от друга привела к редкости многих из них.

Из 86 видов стрекоз Кавказа к редким относятся 22 вида, или 26 % от состава одонатофауны. Из 29 подвидов редкими являются 14, или 48 %. Прежде всего к редким относятся эндемики Кавказа – виды: *Lindenia inkiti* Bartenef, *Cordulegaster mzymtae* Bartenef, *Leucorrhinia circassica* Bartenef; подвиды: *Enallagma cyathigerum rotundatum* Bartenef, *Gomphus flavipes lineatus* Bartenef, *Onychogomphus assimilis fulvipennis* Bartenef, *Cordulegaster insignis lagodechicus* Bartenef, *Aeshna juncea atschischgho* Bartenef, *A. j. crenatoides* Bartenef, *A. j. caucasica* Kolenati, *Calopteryx splendens erevanensis* Akramowski.

К числу редких на Кавказе относятся изоляты некоторых бореальных видов: *Coenagrion armatum* Charpentier, *Aeschna serrata* Hagen, *Cordulia aenea* L., *Leucorrhinia pectoralis* Charpentier, *Sympetrum danae* Sulzer и некоторые другие.

Ситуация с исчезающими видами в Средиземноморье и на Кавказе более сложная и оценить их истинную долю в настоящее время не представляется возможным. На уровне экспертной оценки к числу исчезающих, то есть уменьшающихся в численности и сокращающих ареал, можно отнести примерно треть всего количества видов средиземноморской одонатофауны.

В тех странах, где за популяциями стрекоз налажен мониторинг и сведения о них на малых территориях на протяжении многих лет собирают сотни респондентов, имеются довольно точные оценки доли исчезающих видов от общего числа региональных фаун этих стран. В Германии эта доля составляет примерно 52 %, в Австрии – 53 %, Швейцарии – 60 % (Харитонов, 1990). В менее населенных странах, в частности, Восточного Средиземноморья, эта доля должна быть несколько меньше, но для этих территорий нет точных многолетних данных.

Отдельные примеры полного исчезновения или катастрофического сокращения ареалов видов и подвидов стрекоз в Средиземноморье уже приводились выше. Напомним ситуацию с северо-африканским видом *Agriocnemis sania* Nielsen, который через Синайский полуостров доходит до долины р. Иордан. Хотя вид проник в Восточное Средиземноморье из Африки, не известны его находки в дельте Нила. Зато отмечается, что на своей типовой территории в Ливии вид был уничтожен интродуцированной туда гамбузией (Dumont, 1991). Скорее

всего, отсутствие вида в дельте Нила также объясняется антропогенными причинами. Таким образом, очевидно резкое сокращение ареала вида и преобразование его азиатской части в локальный изолированный очаг.

Процесс сокращения ареалов и численности стрекоз в восточной части Средиземноморья, включая Кавказ, несколько затушовывается противоположно направленной тенденцией к расширению ареалов в связи с колонизацией некоторыми видами искусственных водоемов. Однако это явление имеет ограниченный характер, не имеет широкого распространения и наблюдается в основном у и без того обычных и многочисленных видов.

Большое количество редких и исчезающих видов в средиземноморской одонатофауне приводит к необходимости принятия специальных мер охраны стрекоз. При Международном союзе охраны природы (МСОП) создана комиссия из специалистов-одонатологов, координирующая сбор сведений по редким и исчезающим видам стрекоз и разработке программ их сохранения. Такие программы приняты в большинстве стран Европейского Средиземноморья. Виды стрекоз, находящиеся в особо угрожаемом положении, включаются в Красные книги. Большее или меньшее количество стрекоз включено в Красные книги всех государств европейской части Средиземноморья.

Однако Красные книги служат лишь юридическим документом, который констатирует факт неблагоприятного положения с тем или иным видом, декларирует запрет на нанесение ему прямого ущерба и служит основанием для получения тех или иных компенсаций, как правило, денежных штрафов, если ущерб был нанесен. Понятно, что это не решает проблему сохранения редких и исчезающих видов, а лишь заостряет на ней внимание.

Основной реальной мерой охраны стрекоз может быть только создание охраняемых территорий того или иного статуса в местах обитания редких и исчезающих видов. Наиболее благоприятные условия для сохранения стрекоз существуют в заповедниках, как высшей форме особо охраняемых природных территорий. Однако количество заповедников, в которых обитали бы редкие виды стрекоз, во всем Средиземноморье катастрофически мало. Во многих присредиземноморских странах таких заповедников просто нет.

Из всех регионов Средиземноморья в этом отношении в лучшем положении оказывается Кавказ. В известном Кавказском заповеднике находится горный хребет Ачишхо и северные склоны долины реки Мзымты.

Это типовая территория описания таких редких видов стрекоз, как *Cordulegaster mzymtae* Bartenef, *Leucorrhinia circassica* Bartenef; подвидов: *Enallagma cyathigerum rotundatum* Bartenef, *Aeshna juncea atschischgho* Bartenef. Здесь же встречается один из изолятов редкого на Кавказе северного вида *Cordulia aenea* L.

Целый ряд редких таксонов стрекоз встречается в заповедниках Грузии. Пицундский заповедник – типовая территория *Lindenia inkiti* Bartenef и место обитания *Orthetrum sabina nigrescens* Bartenef, *Coenagrion puella syriacum* Morton и некоторых других редких и локально распространенных видов и подвидов стрекоз.

Колхидский заповедник – типовая территория *Gomphus flavipes lineatus* Bartenef. Здесь же встречаются редкие для региона *Orthetrum sabina nigrescens* Bartenef, *Coenagrion puella syriacum* Morton, *C. lindeni* Selys и некоторые другие.

В Кинтришском и Аджаметском заповедниках обитает интересная форма стрекозы из рода *Calopteryx*, таксономический статус которой пока не определен. Впервые она была описана из Мингрелии в качестве самостоятельного вида *Calopteryx mingrelica* Selys. В таком статусе ее трактует Н.Н.Акрамовский (1975) и некоторые другие авторы, но многие считают подвидом или только формой полиморфного вида *Calopteryx splendens* Harris. При любом исходе этой таксономической дискуссии мингрельские популяции требуют сохранения как носители своеобразного генофонда.

Сагурамский заповедник – типовая территория *Calopteryx splendens cartvelica* Bartenef, ситуация с которой подобна только что описанной. Здесь же известен очень редкий для Кавказа вид *Coenagrion scitulum* Rambur. В Боржомском заповеднике обитают два ледниковых реликта: *Leucorrhinia pectoralis* Charpentier и *Sympetrum danae* Sulzer.

Лагодехский заповедник послужил местом первого описания *Onychogomphus assimilis fulvipennis* Bartenef, *Cordulegaster insignis lagodechicus* Bartenef, эндемичных для Кавказа форм *Calopteryx intermedia* Selys, там же обитают редкие виды и подвиды *Epallage fatime* Charpentier, *Caliaeschna microstigma* Schneider, *Cordulegaster insignis charpentieri* Kolenati, *Libellula fulva pontica* Selys. Часть из этих видов зарегистрирована и в соседнем с Лагодехским Закатальском заповеднике на территории Азербайджана.

Удобно расположение Хосровского заповедника в Армении, в котором почти полно представлена вся реофильная одонатофауна Армянского нагорья, в том числе эндемичный для Араратской равнины подвид *Calopteryx splendens erevanensis* Akramowski.

В Кабардино-Балкарском государственном высокогорном, Северо-Осетинском, Тебердинском заповедниках на охраняемые территории попадает весь реофильный комплекс стрекоз из семейств *Cordulegasteridae*, *Gomphidae*, *Calopterygidae*, *Platycnemidae*, свойственный Северному Кавказу, а также большинство бореальных изолятов и других редких видов.

Вместе с тем, даже в таком относительно благополучном в отношении заповедников регионе, как Кавказ, многие места обитания редких и исчезающих видов стрекоз оказываются за пределами охраняемых территорий. Сохранению таких видов могло бы способствовать создание широкой сети микрозаказников в статусе памятников природы, включающих незначительные по размерам и хозяйственно малоценные акватории водоёмов, таких как разливы горных ключей, речные заливы, пойменные озёрки, отдельные болотца, заброшенные и затопленные водой карьеры. Такие микрозаказники могли бы стать важными фактором охраны не только стрекоз, но и целых комплексов водных и амфибионтных животных и растений, способствуя сохранению не только гено-, но и ценофонда.

Во многих регионах России накоплен большой опыт создания таких памятников природы, отработана организационная и юридическая сторона их образования. Например, в одной только Новосибирской области в последние годы успешно реализуется получивший статус областного закона план создания сети особо охраняемых природных территорий, включающий около 100 памятников природы. Планирование этой сети осуществлялось в том числе с учетом необходимости взять под охрану и места обитания редких видов стрекоз, хотя в Западной Сибири количество их невелико.

Сделанные нами сбор и обобщение всех имеющихся к настоящему времени сведений по составу и территориальному распределению одонатофауны Средиземноморья, включая Кавказ, могут составить основу для планирования сети охраняемых территорий в нашем регионе и принятия других мер охраны стрекоз, как носителей древнего и во многих отношениях уникального генофонда.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биология XX века войдет в историю как экспериментальная наука. Глубокий прорыв в неведомые ранее области кардинально раздвинул прежние представления о Жизни. Тем не менее, к концу столетия для многих неожиданно резко актуализировалась проблема изучения биоразнообразия, в том числе в самом традиционном его понимании. И нужды экспериментальной науки, и катастрофическое разорение биосферы человеком потребовали срочной и основательной инвентаризации того генетического фонда, того разнообразия жизни, которым располагает наша планета. Оказалось востребованным точное и по-возможности полное знание о видовом составе и территориальном распределении разнообразных групп живых организмов.

В этом плане особый интерес представляют таксоны, проделавшие наиболее длительный эволюционный путь. К их числу относятся и стрекозы – древнейшие насекомые Земли. Несмотря на большое количество фаунистических работ, посвященных стрекозам различных мелких территорий, исследований и обобщающих сводок по одонатофауне крупных регионов существует крайне мало. В частности, не было цельного представления о фауне стрекоз Средиземноморья – одной из ключевых территорий в фауногенезе Северного полушария.

Много лет работая на Кавказе, нам удалось собрать значительные материалы по его одонатофауне. Это дало возможность пополнить и пересмотреть в новом свете сведения о составе, распределении и генезисе фауны стрекоз Средиземноморья в целом. На основе полевых исследований на Кавказе, анализа литературных данных и коллекционных материалов пополнены и уточнены сведения о составе фауны стрекоз Средиземноморья. В настоящее время в составе средиземноморской одонатофауны мы насчитываем 179 видов, относящихся к 54 родам и 10 семействам, в том числе на Кавказе 86 видов (29 родов, 10 семейств, 3 подотряда).

В одонатологической литературе сложилось представление о существовании во внетропической части Евразии двух основных центров формирования фауны и, соответственно, двух фаунистических комплексов – европейском и восточно-азиатском. Средиземноморью при этом отводилась второстепенная роль в качестве вторичного центра формообразования и в то же время некой переходной области между тропической и бореальными фаунами. Средиземноморье концентрирует в себе богатую, самобытную автохтонную фауну стрекоз, содержащую большое количество эндемичных таксонов от подвидового до

родового ранга. Эта фауна формировалась на протяжении длительного времени как единое целое в условиях благоприятного преимущественно субтропического климата и в едином географическом пространстве речной системы средиземноморского стока.

Основу средиземноморского фаунистического комплекса составляет автохтонное ядро родов и видов. Приток аллохтонных видов происходил главным образом с востока с сопредельных территорий Палеосубтропической области, а в холодные фазы климата дополнительно с северо-востока из Европейско-Сибирской подобласти Голарктической области. Влияние Эфиопской, Ориентальной и Неосубтропической областей прослеживается незначительно.

Формирование древнего и самобытного средиземноморского фаунистического комплекса исторически обусловлено взаимодействием трех основных факторов: благоприятным для стрекоз теплым субтропическим и южно-умеренным климатом; оптимальным режимом влагообеспеченности за счет близости Средиземного моря и речной сети его бассейна; высокодифференцированным горным рельефом, создающим богатый спектр локальных экологических условий.

Горный рельеф региона создавал дополнительное экологическое разнообразие, гарантирующее сохранение широкого спектра условий при любых климатических пертурбациях. Территории, примыкающие к Средиземноморью с севера, многократно подвергались ледниковым похолоданиям, с юга и востока – аридизации и опустыниванию, тогда как в самом Средиземноморье сочетание гор со смягчающим климат теплым морем защищало природные комплексы от неблагоприятных воздействий. Горный рельеф способствовал и формообразовательным процессам.

Отсюда, из Средиземноморья шла «подпитка» видами стрекоз окружающих территорий. Трудно представить во внесредиземноморской Европе наличие фаунистического центра для таких теплолюбивых насекомых, как стрекозы. По крайней мере все «европейские» виды встречаются и на Урале и, за исключением 2-3, в Западной Сибири и на Алтае. Подавляющее большинство видов, которым приписывается европейское происхождение, известны и с более восточных территорий, а многие из них имеют трансевразийские ареалы. Выклинивание многих трансевразийских ареалов к востоку, на наш взгляд, не может быть свидетельством их европейского происхождения, так как это может быть вторичным явлением, обусловленным прямым влиянием климата или иными причинами.

Таким образом, нет оснований говорить о европейском фаунистическом комплексе, лежащем вне Средиземноморья. Нам представляется, что почти вся европейско-западносибирская, а в значительной мере и североевразийская одонатофауна производны от средиземноморской. Естественно при этом, что по мере продвижения на восток североевразийская фауна все более насыщается восточно-азиатскими элементами. Средиземноморье предстает в качестве одного из важнейших центров разития фауны бореальной Евразии. Вместе с тем, одонатофауна Средиземноморья претерпела глубокие изменения в течение последних тысячелетий в результате преобразования ландшафтов человеком. Как мы пытались показать в главе, посвященной обзору экологических факторов в распространении стрекоз, многие виды этих насекомых экологически пластичны и различными путями адаптируются к изменениям климата. В частности, они способны активно находить подходящий микроклимат в пространстве своих ареалов, избирая различные по высоте или иным параметрам места обитания. В историческое время важнейшим фактором, влияющим на одонатофауну анализируемого региона, является антропогенная трансформация среды обитания, прежде всего водоемов. Преобладающая негативная сторона этих преобразований связана с уничтожением, изменением или загрязнением водоемов в процессе хозяйственной деятельности; позитивная сторона заключается в преднамеренном или случайном создании новых водоемов – каналов, прудов, затопленных карьеров и ям и т.п., которые иногда становятся подходящими станциями для развития стрекоз.

Стрекозы быстро колонизируют и созданные человеком подходящие для них водные биотопы, но они не могут противостоять радикальному антропогенному преобразованию ландшафтов, прежде всего такого их элемента, как водоемы. В отношении использования водоемов «интересы» стрекоз и человека чаще всего не совпадают, в результате чего насекомые оказываются лишенными необходимых стадий развития преимагинальных фаз. Факты успешной колонизации вновь создаваемых водоемов чуждыми для данной территории видами косвенно доказывают важную роль конкурентных взаимодействий в формировании локальных комплексов видов. Конкуренция за дефицитные личиночные местообитания приводит к становлению относительно замкнутого и устойчивого по составу населения, препятствующего проникновению в этот комплекс новых видов. На вновь созданных водоемах первоначально отсутствует конкурентный пресс аборигенных видов и мигранты получают возможность основать свои новые локальные популяции.

Многие виды средиземноморской одонатофауны имеют ограниченные по площади, фрагментированные ареалы, крайне низкую численность и могут исчезнуть без принятия специальных мер охраны. В фауне Средиземноморья таких видов насчитывается не менее 30 %, в фауне Кавказа – не менее 26 %. Для их сохранения необходим запрет отлова для любительских коллекций, предотвращение загрязнения водоемов, инвентаризация местных фаун стрекоз и создание в наиболее значимых местообитаниях охраняемых территорий, которые могут быть незначительными по размерам и хозяйственной ценности, но способны сыграть решающую роль в спасении редких видов как носителей уникального генофонда.

Средиземноморье представляет наглядный пример зависимости стрекоз от хозяйственной деятельности людей. Видовое богатство стрекоз в различных районах Средиземноморья независимо от благоприятности климата обратно коррелирует с давностью и интенсивностью заселения этих районов человеком. Следствие этого – нарастающее число редких и исчезающих видов, судьба которых теперь уже зависит только от способности и желания людей сохранить те кусочки ландшафтов, на которых вместе с другими элементами биоценозов могли бы выжить и стрекозы.

ЛИТЕРАТУРА

Акрамовский Н.Н. Стрекозы Нахичеванской республики // Нахичеванские тр. Ереван, гос. ун-та. -1939. -N 9. -С. 47-53.

Акрамовский Н.Н. Фауна стрекоз Советской Армении // Зоол. сб. АН Арм. ССР. -Ереван, 1948, -Вып. 5. -С. 117-188.

Акрамовский Н.Н. Личинка стрекозы *Onychogomphus flexuosus* (Schneider) (Ins. Odonata Gomphidae) // Изв. АН Арм. ССР. - 1958 а. - Т. II. - N5. -С.87-90.

Акрамовский Н.Н. Систематический обзор животных Кавказского п-решейка. 9. Стрекозы - Odonata // Животный мир СССР. Горные области Европейской части СССР. -М-Л: Изд-во АН СССР, 1958 б. - Т. 5. -С. 457- 463.

Акрамовский Н.Н. Дополнения к фауне стрекоз Восточного Закавказья//Изв. АН Арм. ССР. -1964. -Т. 17. -N 10. -С. 99-101.

Александровская Н.В., Ерамов Р.А., Игнатъев Г.М. и др. Физическая география частей света. ~М., 1963. -547 с.

Бартенев А.Н. К фауне Odonata Кубанской области // Русск. энтомол. обзор. -Спб., 1910. -Т. 10. -Вып. 1-2. -С. 27-38.

Бартенев А.Н. К фауне стрекоз Закавказья // Работы лаб. зоол. кабинета Варшав. ун-та. -1911 а. -Т. 1. -С. 1-20.

Бартенев А.Н. К составу фауны Кавказа // Проток. Общ-ва. Естесств-воиспыт. при Варшав. ун-те. -1911 б. -Т. 23. -N 1-2. -С. 211-239.

Бартенев А.Н. Материалы по стрекозам палеарктической Азии из коллекций Зоологического музея Им п. Академии наук. 1. // Ежегодн. Зоол. муз. АН. -С-Пб., 1911 в. -Т. 16. -N 4. -С. 409-448.

Бартенев А.Н. Палеарктические и восточно-азиатские виды и подвиды рода *Calopteryx* Leach (Odonata, Calopterygidae) // Работы лабор. Зоол. кабинета Варшав. ун-та. -1911 г. -С. 163-257.

Бартенев А.Н. Сборы стрекоз в Закавказье летом 1911 // Работы лаб. зоол. кабинета Варшав. ун-та. -1912 а. -Т. 2. -С. 132-161.

Бартенев А.Н. О коллекции стрекоз Кавказского музея // Изв. Кавказ, музея. -1912 б. -Т. 7. -Вып. 1. -С. 107-116.

Бартенев А.Н. К фауне стрекоз Крыма // Ежегодн. Зоол. музея АН. - 1912 в. -Т. 17.-С. 281-288.

Бартенев А.Н. Заметка о стрекозах Черногории // Русск. к. энтом. обзор. -Спб., 1912 г. -Т. 12. -Вып. 1. -С. 76-80.

Бартенев А.Н. О коллекции стрекоз из Южной Бухары // Русск. энтом. обзор. -Спб., 1913. -Т. 13. -С. 176-189.

17. Бартенев А.Н. К вопросу о принципах зоогеографических делений // Варшав. университетские известия. -1914 б. -N 6. -С. 1-35.
- Бартенев А.Н. Стрекозы Кавказских Минеральных вод // Русск. энтом. обзор. -1915. -Т. 15. -N 4. -С. 604-612.
- Бартенев А.Н. Libellulidae // Фауна России и сопредельных стран: Насекомые ложносетчатокрылые. -Пг., 1915-1919. -Т.1. -Вып. 1-2.-576 с.
- Бартенев А.Н. К фауне стрекоз Северной Персии // Русск. энтом. обзор. -1916 а. -Т. 16. -N 1-2. -С. 38-45.
- Бартенев А.Н. Заметка о стрекозах окрестностей Сигнаха Тифлисской губернии //Русск. энтом. обзор. -1916 б. -Т. 16. -N 3-4. -С. 343-345.
- Бартенев А.Н. Стрекозы Нальчика Терской области // Изв. Кавказ, музея. -1918. -Т. 11. -Вып. 3-4. -С. 228-244.
- Бартенев А.Н. Заметки о стрекозах Закавказья // Изв. Кавказ, музея. - 1919. -Т. 12. -С. 196-199.
- Бартенев А.Н. Список стрекоз Ставропольской губернии // Русск. энтом. обзор.-1921.-Т. 17.-С. 144-151.
- Бартенев А.Н. К одонатофауне Кавказских гор // Бюлл. Гос. музея Грузии. -1925. -Т. 2. -С. 28-86.
- Бартенев А.Н. Заметки о стрекозах Кавказа // Работы Сев.-Кавказ. гидробиол. станции при Горском сельскохоз. ин-те. -1928. -Т. 2. -Вып. 2-3. -С. 124-125.
- Бартенев А.Н. О видовых группах *Aeschna juncea* и *Aeschna clepsydra* (Odonata, Aeschninae) в Палеарктике II Труды Сев.-Кавказ. ассоциации н.-и. ин-тов. -Ростов н/Дону, 1929 а. -N 54. -С. 64-79.
- Бартенев А.Н. Odonata окрестностей города Тифлиса и других мест Грузии // Бюлл. Гос. музея Грузии. -1929 б. -Т. 5. -С. 65-86.
- Бартенев А.Н. По поводу коллекции стрекоз из Восточной Сибири и Туркестана и о роде *Ophiogomphus* Sel. в Палеарктике // Русск. энтом. обзор. -1930 а. -Т. 2,4. -С. 115-127.
- Бартенев А.Н. Материалы к познанию Западного Кавказа в одонато-логическом отношении // Труды Сев.-Кавказ. ассоциации н.-и. ин-тов. - Ростов н/Дону, 1930 б. -N 72. -С. 1-138.
- Бартенев А.Н. О палеарктических видах подрода *Cordulegaster* Leach (Odonata) // Работы Сев.-Кавказ. гидробиол. станции при Горском сельскохоз. ин-те. -1930 в. -Т. 3. -Вып. 1-3. -С. 1-32.
- Бартенев А.Н. О весенней и осенней одонатофауне Грузии и других мест Закавказья // Бюлл. Гос. музея Грузии. -1930 г. -Т. 6. -С. 85-96.
- Бартенев А.Н. Заметка о сборах стрекоз Северо-Кавказской гидробиологической станции в 1928 г. в Кабарде и Балкарии // Работы Сев.-

Кавказ. гидробиол. станции при Горском сельскохоз. ин-те. -1930 д. - Т. 3. - Вып. 1-3. -С. 85-86.

Бартенев А.Н. Стрекозы Западного Кавказа // Труды IV Всес. съезда зоологов, анатомов, гистологов. Киев. 6-12 мая 1930 г. -Киев-Харьков, 1931.-С. 47-48.

Бартенев А.Н. Заметка о представителях подсемейства *Lestinae* и *Argioninae* (Odonata) Кавказа и Туркестана // Бюлл. Гос. музея Грузии. – 1933г. -Т. 8. -С. 42-44.

Бартенев А.Н. О некоторых положениях истории и сложения палеарктической фауны // Зоол. журн. -1933 б. -Т. 12. -Вып. 1. -С. 101-129.

Бартенев А.Н. О некоторых положениях истории и сложения палеарктической фауны // Зоол. журн. -1933 в. -Т. 12. -Вып. 3. -С. 121-149.

Бартенев А.Н. К теории ареалов и границ в зоогеографии // Ученые записки Казах, гос. ун-та. Биология. -1939 б. -Т. 1. -С. 45-65.

Бартенев А.Н. К теории зоогеографических делений // Ученые записки Казах. гос. ун-та. Биология. -1939 а. -Т. 1. -С. 9-27.

Бей-Биенко Г.Я. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // Журн. Общ. биол. — 1966. — Т. 27. - № 1. - С. 5- 52.

Бельшев Б.Ф. К изучению стрекоз Верхнего Приобья // Тр. Томского гос. ун-та. -Томск, 1955. -Т. 131. -С. 387-398.

Бельшев Б.Ф. Материалы к познанию дальневосточной фауны Odonata // Тр. Д-В фил. АН СССР, сер. зоол. -Владивосток, 1956. -Т. 3(6). - С. 181-199.

Бельшев Б.Ф. Основные принципы географического распространения стрекоз в Палеарктике // Труды Томск, ун-та. -Томск, 1956. -Т. 142. -С. 185-194.

Бельшев Б.Ф. Граница палеарктической Азии на основании распространения Odonata // Ann. Zool. -Warszawa, 1961. -Т. 19. -N 12. -С. 437- 453.

Бельшев Б.Ф. Голарктическая фауна стрекоз (Odonata, Insecta), ее структура, пределы распространения и вероятные пути формирования // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. -Новосибирск, 1965. -N 12. -Вып. 3. -С. 76-83.

Бельшев Б.Ф. О формировании ареала и о постоянстве морфологических особенностей у *Pantala Flavescens* Fabr. (Odonata, Insecta) // Зоол. журн. -1968 а. -Т. 47. -Вып. 6. -С. 945-947.

Бельшев Б.Ф. К познанию одонатологической фауны Сибири. IV. География стрекоз Сибири // *Fragmenta faunistica* - Warszawa, 1968 б. - Т. 14. -N 13. -S. 407-536.

Бельшев Б.Ф. Некоторые закономерности в современном географическом распространении реликтовых подотрядов и семейств стрекоз (Odonata, Insecta) по мировой суше // Изв. Сиб. отд. АН СССР, сер. биол. - Новосибирск, 1969. -N 15. -Вып. 3. -С, 32-39.

Бельшев Б.Ф. Стрекозы Сибири. Т. 1. -Новосибирск: Наука, 1973. - 620с.

Бельшев Б.Ф. Стрекозы Сибири. Т. 2. -Новосибирск: Наука, 1974. - 351с.

Бельшев Б.Ф., Ремм Х., Панкратьев А.Г. К познанию одонатологической фауны Уссурийского края // Живая природа Дальнего Востока. - Таллин, 1971. -С. 162-170.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. *Agriion hylas* Trybom (Insecta, Odonata), его подвиды и близкие к нему виды в Сибири // Морфология и биология новых и малоизвестных видов фауны Сибири (Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып. 8). -Новосибирск: Наука, 1974. -С. 21-29.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. О японо-гималайских ареалах стрекоз Юго-Восточной Азии // Зоол. журн. - 19756. - Т. 54. - Вып. 3. - С. 471- 472.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. Определитель стрекоз по крыльям (роды Бореального фаунистического царства и сопредельных земель, виды фауны СССР). -Новосибирск: Наука, 1977 а. -398 с.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. Зоогеографические и морфологические группировки видов стрекоз рода *Sympetrum* Newman (1833) и история их расселения // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. - Новосибирск, 1977 б. -Вып. 1. -С. 49-54.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. К истории бореального вида стрекоз *Nehalimia speciosa* Charp., 1840 и о центре происхождения рода *Nehalimia* Selys, 1850 (Odonata, Coenagrionidae) / Энтотомол. обзор. - 1977 в. - Т. 56. -N 4. -С. 776-780.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. О распространении рода *Orthetrum* Newm. (Odonata, Libellulidae) // Вестн. зоол. - Киев, 1979. -N 3. -С. 81-84.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. О поздних фаунистических связях эфиопской и австралийской областей на примере стрекоз (Odonata) // Энтотомол. обзор. -1980. -Т. 59. -N 1. -С. 89-91.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. Распространение по мировой суше и центры развития семейства Cordulegastridae Calv. (Insecta, Odonata.) / Проблемы зоогеографии и истории фауны. Тр. Биол. ин-та. -Новосибирск, 1980 в. -Вып. 40. -С. 76-80.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. География стрекоз (Odonata) Бореального фаунистического царства. - Новосибирск: Наука, 1981. -279 с.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. Ареал *Enallagma cyathigerum* Clarr. (Insecta, Odonata) и проблема беринийских фаунистических связей // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. -Новосибирск, 1982. -Вып. 3. -С. 84-86.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. География стрекоз (Odonata) Меридионального фаунистического царства. - Новосибирск: Наука, 1983 а. -153 с.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю. Зоогеографическая структура фауны стрекоз Средиземноморской подобласти Субголарктики // Вестн. зоол. - Киев, 1983 б. -N 5. -С. 9-15.

Бельшев Б.Ф., Харитонов А.Ю., Борисов С.Н. и др. Фауна и экология стрекоз. - Новосибирск: Наука, 1989. -207 с.

Бешовски В.Л. Личинки стрекоз из бассейнов со стоячими водами в Болгарии // Изв. Зоол. ин-та с музей Бълг. АН. -1968. -Т. 26. -С. 5-27.

Бешовски В.Л. Экологический обзор личинок Odonata рек Болгарии // Изв. Зоол. ин-та с музей Бълг. АН. -1967. -Т. 24. -С. 5-20.

Бианки В.Л. Стрекозы. Odonata // Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран / Якобсон Г.Г., Бианки В.Л. -Спб., 1905. -952 с.

Борисов С.Н. Новый вид стрекозы рода *Sympetrum* Newman (Odonata, -Libellulidae) из Таджикистана // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. н. -1983. - N2(91). -С. 68-70.

Борисов С.Н. Об экологии двух близких видов стрекоз в Таджикистане // Экология. -1987 а. -N 1. -С. 85-87.

Борисов С.Н. Фауна и экология стрекоз Таджикистана. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. -Новосибирск. 1987 б. -23 с.

Борисов С.Н., Харитонов А.Ю. Фауна стрекоз (Insecta, Odonata) Таджикистана // Изв. АН Тадж. ССР. Сер. биол. -1986. -N 1(102). -С. 46-49.

Горностаев Г.И. Проблемы охраны исчезающих насекомых // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Энтомология. - 1986. - Т. 6. - С. 116-204.

Городков К.Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. I // Энтومол. обзор. - 1985. - Т. 64. - Вып. 2.-С. 295-310.

Городков К.Б. Трехмерная климатическая модель потенциального ареала и некоторые ее свойства. II // Энтومол. обзор. - 1986. - Т. 65. - Вып. 1.-С. 81-95.

Еськов К.Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез. - М.: Наука, 1984. - С. 24-92.

Залесский Ю.М. О жилковании крыльев стрекоз и поденок и их филогенетическом развитии // Изв. АН СССР. Отд. матем. и естеств. наук. - 1932.-N 5.-С. 713-733.

Кетенчиев Х.А. Стрекозы Средиземноморья: Состав, распределение и генезис фауны: дисс... док. биол. наук. – Нальчик, 2002а. – 340 с.

Кетенчиев Х.А. Влияние топических факторов на географическое распространение стрекоз // Материалы науч.-практ. конф. "Проблемы биологии и экологического воспитания в традиционной культуре горских народов". Каб. - Балк., гос. ун-т. Нальчик, 2002б. - с. 48-51.

Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г. К экологии и биологии личинок стрекоз предгорной зоны Кабардино-Балкарии // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий / Тез. докл. XI межресп. науч.-практ. конф. - Краснодар, 1998а. - С. 152-153.

Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г. Личинки стрекоз как; модельный объект организации экологического мониторинга водных и околоводных экосистем Центрального Кавказа // Экология и охрана окружающей среды / Тез. докл. IV Межд. и VII Всерос. науч.-практ. конф. - Рязань, 1998б. - С. 151-153.

Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г. Влияние экологических факторов среды на население личинок стрекоз в водоемах Центрального Кавказа // Тез. докл. XIII межресп. науч.-практ. конф. - Краснодар, 2000. — с. 145-147.

Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г. Влияние экологических факторов на распространение стрекоз *Anax imperator* Leach (Odonata) // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных территорий Материалы VII всероссийского научного симпозиума (с международным участием) по амфибиотическим и водным насекомым. Владикавказ, 2019. – С. 62-66.

Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г., Амхаева Л.Ш. Влияние гидрологического режима водоемов Чеченской республики и кормовой базы

личинок стрекоз на их высотно-поясное распределение // Известия горского аграрного университета. Т. 50. №3, 2013. – С. 298-301.

Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г., Гемуева З.Х. Анализ одонатофауны зоогеографического выдела «Армянское нагорье» Азиатского Средиземноморья // Известия Самарского научного центра Российской академии наук, т. 19, No 5(2), 2017в. - С. 264-268

Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г., Амхаева Л.Ш., Гемуева З.Х. Эколого-фаунистический и зоогеографический анализ стрекоз (Odonata) степной зоны Северного макросклона Центрального Кавказа // Известия Самарского научного центра Российской академии наук, т. 29, No 5(3), 2018. - С. 433-441.

Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г., Гемуева З.Х., Алакулова А.А. Личинки стрекоз степной зоны Кабардино-Балкарии // Юг России: экология, развитие. Т. 12. № 4, 2017б. - С. 205-210.

Кетенчиев Х.А., Козьминов С.Г., Гемуева З.Х., Хужаев К.Э., Балкарова З.З., Шихобахов Ч.Х. Приспособительные механизмы распространения стрекоз (Odonata) северного макросклона Центрального Кавказа // Известия «Горский государственный аграрный университет». - №54(1). – Владикавказ, 2017а. – С. 121-127.

Кетенчиев Х.А., Попова О.Н. Стрекозы (Odonata) степной зоны КБР // Вестник КБГУ, сер. хим.-биол. науки, - Нальчик, 1996, - Вып. 1.- е. 117- 120.

Кетенчиев Х.А., Харитонов А.Ю. Определитель стрекоз Кавказа. - Нальчик, 1998. -120 с.

Кетенчиев Х.А., Харитонов А.Ю., Козьминов С.Г. Кавказ как один из средиземноморских центров видового разнообразия стрекоз (Odonata) // Известия Дагестанского государственного педагогического университета серия «Естественные и точные науки».- Т. 10, № 2. Махачкала, 2016. – С. 46-51.

Козьминов С.Г. Личинки стрекоз (Insecta, Odonata) Кабардино-Балкарии: автореф. дис... канд. биол. наук. - Новосибирск, 1999. – 18 с.

Козьминов С.Г. Исследование линейного роста личинок стрекоз // Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных территорий / Мат. IV Межд. конф. – Элиста, 2006. – С. 78-81.

Козьминов С.Г. Распространение и особенности экологии личинок стрекоз (Odonata) на Центральном Кавказе // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных территорий Материалы VII всероссийского научного симпозиума (с международным участием) по амфибиотическим и водным насекомым. Владикавказ, 2019. - С. 67-72.

Козьминов С.Г. Распространение и некоторые эколого-биологические особенности личинок стрекоз рода *Coenagrion Kirby* в Кабардино-Балкарии // Вестник АН Чеченской республики. – №2 (27). Грозный, 2015. – С. 111-115.

Козьминов С.Г., Кетенчиев Х.А. Преимагинальная фаза стрекоз в экологическом мониторинге водных экосистем / Мат. XVIII межреспубл. конф. Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. – Краснодар, 2005. – С. 105.

Козьминов С.Г., Кетенчиев Х.А. Распространение и некоторые биологические особенности личинок стрекоз *Anax imperator Leach* в условиях Кабардино-Балкарии // Биологическое разнообразие Кавказа и юга России / Мат. XVI Межд. конф. Назрань, 2014. - С. 176-179.

Козьминов С.Г., Кетенчиев Х.А. Преимагинальное развитие стрекоз *Anax Imperator Leach, 1815 (Odonata)* // Известия «Горский государственный аграрный университет». - №53(3). – Владикавказ, 2016. – С. 164-170.

Козьминов С.Г., Кетенчиев Х.А., Залиханов К.Х. Особенности высотного распределения стрекоз и их личинок / Мат. XVIII межреспубл. конф. Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. – Краснодар, 2005. – С. 108.

Козьминов С.Г., Кетенчиев Х.А., Мирзоева З.М. Экологические факторы распространения личинок стрекоз (*Odonata*) Центрального Кавказа // Грозненский естественнонаучный бюллетень. Т. 3. № 6 (14), 2018. - С. 63-68.

Козьминов С.Г., Попова О.Н. Материалы к биологии стрекозы *Anax imperator* на Северном Кавказе // Сб. науч. труд. мол. ученых. — Нальчик, 1998,-С. 70-72.

Колосов Ю.М. Материалы к исследованию стрекоз озера Селигера и его окрестностей // Тр. Бород. Биол. стан. -1917. -Т. 4. -Вып. 1. Крылова В.Н. Стрекозы Киргизии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Фрунзе, 1969. -18 с.

Маликова Е.М. Стрекозы (*Odonata, Insecta*) Дальнего Востока России: Дис. ... канд. биол. наук. -Новосибирск, 1995. -233 с.

Мартынов А.В. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых. Ч. 1 И Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. -М., 1938. -Т. 7. -Вып. 4. -149 с.

Одум Ю. Экология: в 2-х т. - М.: Мир, 1986. - Т.2. - 376 с.

Павловский Е.Н., Лепнева С.Г. Очерки из жизни пресноводных животных. - М.: Советская наука, 1948. - 459 с.

Павлюк Р.С., Харитонов А.Ю. Номенклатура стрекоз (Insecta, Odonata) СССР // Полезные и вредные насекомые Сибири. -Новосибирск, 1982. -С. 12-42.

Пианка Э. Эволюционная экология. - М.: Мир, 1981. - 400 с.

Попова А.Н. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata). -М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953.-235 с.

Попова А.Н. Стрекозы (Odonata) Таджикистана // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. -1951. -Т. 9. -С. 861-894.

Попова О.Н. Изменчивость стрекоз рода *Sympetrum* Newman, 1883 (на примере вида *S. pedemontaniun* AIL, 1766) // Биологическое разнообразие животных Сибири. -Томск, 1998. -С. 85. <

Попова О.Н. Стрекозы рода *Sympetrum*. Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999. - 261 с.

Притыкина Л.Н. Отряд Libellulida. Стрекозы // Историческое развитие класса насекомых. -М.: Наука, 1980. -С. 128-134.

Притыкина Л.Н. Палеонтология и эволюция стрекоз // Фауна и экология стрекоз. -Новосибирск: Наука, 1989. -С. 33-59.

Реймере Н.Ф. Экология. - М., 1994. - с. 367.

Родендорф Б.Б. Надотряд Odonatoidea // Основы палеонтологии. Трахейные и хелицеровые. -М.: Наука, 1962. -С. 73-85.

Родендорф Б.Б. Инфракласс Libellulones. Стрекозообразные // Историческое развитие класса насекомых. - М.: Наука, 1980. -256 с.

Спурис З.Д. Стрекозы Латвийской ССР. Изд-во АН Латв. ССР. - Рига, 1956. -96 с.

Спурис З.Д. Отряд Odonoptera (Odonata) - Стрекозы // Определитель насекомых европейской части СССР. -М., Л.: Наука, 1964. -Т. 1. - С. 137-161.

Спурис З.Д. Видовой состав фауны стрекоз СССР // Латвийский энтомолог. - Рига, 1988. -Т. 31. -С. 5-24.

Стаин В.Ю., Кетенчиев Х.А. Высотное распределение и экологические особенности стрекоз на Центральном Кавказе // Экология и охрана окружающей среды / Тез. докл. на III междунар. и VI Всерос. конф. - Владимир, 1996. - с. 258-260.

Сухачева (Смирнова) Г.А. Стрекозы западно-сибирской лесостепи и их трофические связи: Дис. ... канд. биол. наук. -Новосибирск, 1989. -204 с.

Сухачева Г.А., Харитонов А.Ю., Перевозчикова Т.Ю. Количественная оценка питания стрекоз // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. -1988. -N 20. -Вып. 3. -С. 3-7.

Харитонов А.Ю. Стрекозы Урала и Зауралья (фауна, экология, зоогеография): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. -Новосибирск, 1975 а. -25 с.

Харитонов А.Ю. Североевразийские виды рода *Enaflagma* Charp. (Odonata, Insecta) // Таксономия и экология животных Сибири (Новые и малоизвестные виды фауны Сибири). -Новосибирск: Наука, 1975 б. - Вып. 9. -С. 11-20.

Харитонов А.Ю. Основные направления эволюции репродуктивного поведения у равнокрылых стрекоз и его таксономическое значение // Групповое поведение животных. (Докл. участ. 2 Всесоюз. конф. по поведению животных). - М.: Наука, 1976. -С. 409-412.

Харитонов А.Ю. Новый вид стрекозы рода *Ischnura* Charp. (Odonata, Coenagrionidae) из Южного Казахстана // Новые виды насекомых. Тр. Все- союз. энтомол. об-ва. -J1.: Наука, 1979. -Т. 61. -С. 5-7.

Харитонов А.Ю. Стрекозы рода *Ischnura* Charp. (Insecta, Odonata) фауны СССР // Таксономия животных Сибири (Новые и малоизвестные виды фауны Сибири). - Новосибирск: Наука, 1988. -Вып. 20. -С. 32-46.

Харитонов А.Ю. Бореальная одонатофауна и экологические факторы географического распространения стрекоз: Дис. ... докт. биол. наук. - Новосибирск, 1990. - 531 с.

Харитонов А.Ю. Стрекозы Урала // Успехи энтомологии на Урале. - Екатеринбург, 1997. -С. 39-42.

Харитонов А.Ю., Бельшев Б.Ф. Особенности географического распространения рода *Enallagma* Charp., 1840 (Insecta, Odonata) // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Тр. Биол. ин-та. -Новосибирск, 1980. - Вып. 40. -С. 80-84.

Харитонов А.Ю., Борисов С.Н. Евразийские виды стрекоз рода *Gomphogomphus* (Odonata, Gomphidae) // Редкие гельминты, клещи и насекомые. (Новые и малоизвестные виды фауны Сибири. Вып. 21). - Новосибирск, 1990. -С. 43-51.

Чернов Ю.И. Географическая зональность и животный мир суши // Зоол. журн. - 1968.- Т. 47. - № 7. - С. 973-989.

Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. - М.: Мысль, 1975.-222 с.

Шенгелия Е.С. Стрекозы (Odonata) Грузии // Тр. ин-та Зоологии АН ГССР. - 1953. - Т. 11. - С. 147-165.

Шенгелия Е.С. Стрекозы (Odonata) в фауне высокогорья Большого Кавказа в Грузии // Фауна высокогорья Большого Кавказа в пределах Грузии. - Тбилиси, 1964. - С. 15-19.

Шенгелия Е.С. Стрекозы - Odonata // Фауна беспозвоночных Триалетского хребта. - Тбилиси, 1966.

Шорыгин А. К познанию рода *Sympyga* Charpentier, 1840 // Русск. энтомол. обозр. -1926. -Т. 20. -N 1-2. -С. 57-63.

Aguesse P. Les Odonates de l'Europe occidentale do nord de l'Afrique et des iles atlantiques // Faune de l'Europe et du bassin Meditteraneen. - Paris, 1968. -V. 4. -258 p.

Aquilar J., Dommanget J., Prechae R. Guide des Libellules d'Europe et d'Afrique duNord //Neuchatel. -Paris, 1985. -341 p.

Akramowski N.N., Schengelia E.S. Neue Angaben uber *Cordulegas-termyntae* Bartenef, 1930 (Odonata, Cordulegasteridae) // Dtsch. entomol. Z. (N.F.). -1967. -Bd. 14. -N 3/4, -S. 313-321.

Ander K. *Aeschna subarctica* (E.M.Walker) subsp. *interlineata* subsp. nov. (Odon.) // Opusc. ent. -1944. -N 9. -P. 164.

Andres A. The Dragonflies of Egypt // Mem. Soc. r. ent. Egypte. - 1928. -N 3. -P. 7-43.

Asahina S. Odonata of Sachalin // Trans. Kansai Entom. Soc, -Osaka, 1949a. V. 14. -N 2. -P. 23-32.

Asahina S. New dragonflies from Japan // Insecta Matsumurana. - 1949b. -V. 17.-P. 28-34.

Asahina S. The larval stage of the three species of the *Stylurus*-group of the Japanese Gomphus (Gomphidae) // Tombo. -1960. -V. 3. -P. 18-22.

Asahina S. Odonata taken by Japanese Expeditions to Karakorum, Afghanistan, Iran and Pakistan // Publ. Kyoto univ. -Kyoto, 1963. -P. 45-50.

Asahina S. The Afghan Odonata taken by Dr. Josii in 1960 // Publ. Kyoto univ. -Kyoto, 1966. -P. 159-163.

Asahina S. The Odonata of Iraq // Japan Journ. Zool. -Tokyo, 1973. -V. 17. -N1.-P. 17-36.

Asahina S. Notes on Chinese Odonata, XL On two North Chinese Gomphids, with special reference to Palearctic *Ophiogomphus* species // Tombo. -Tokyo, 1979. -V. 22. -N 1-4. -P. 2-12.

Asahina S. A revisional study of Japanese and East Asiatic "*Gomphus*" species with the description of *Asiagomphus* gen. nov. // Gekkan-Mushi. - 1985. - N 169. -P. 6-17.

Askew A.R. The dragonflies of Europe. England. Harley Books. - 1988. - 291p.

Balestrazzi E., Galletti P.A., Pavesi M. Sella presenza in Italia di *Cordulegaster boltoni immaculifrons* Selys, 1850 e considerazioni sulle specie italiane congener! (Odonata, Cordulegasteridae) I I G. ital. Eutomologia. - 1983. -N-S.153-168.

Bartenef A.N. Contributions to the knowledge of the species of the genus *Sympycna* Charpentier, 1840 and of their subdivisions // Ежегод. Зоол. муз. Импер. Акад. наук. -Спб., 1912. -Т. 17. -N 1. -С. 144-164.

Bartenef A.N. Neue Arten und Varietaten der Odonaten des West-Kaukasus // Zool. Anz. -1929. -Bd. 85. -S. 54-68.

Belle J. An attempt at the subfamily classification of the Gomphidae, based on some new interpretations of wing venation (Anisoptera) // Odonatologica. - 1979. -V. 8, -N 1. -P. 43-46.

Belle J. Some new and interesting South American species of Phyllogomphoides in the Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan (Insecta: Odonata: Gomphidae) // Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. -Ann Arbor, 1982 a. -V. 701. -P. 1-14.

Belle J. A review of the genus *Archaeogomphus* Williamson (Odonata, Gomphidae) // Tijdschr. Ent -19826. -V. 125. -N 3. -P. 37-56.

Belyshev B.F., Haritonov A. Yu. The distribution of the cosmopolitan genus *Anax* Leach and its probable origin (Anisoptera: Aeschnidae) // Odonatologica. - 1978. -V. 7. -N 2. -P. 115-121.

Belyshev B.F., Haritonov A. Yu. On the reasons for a sharp curve in the western boundary of ranges of some eastern dragonfly species in the north of Western Siberia // Odonatologica. - 1980. - V. 9. - № 4. - P. 317-319.

Benedek P. Odonata Ergebnisse der zoologischen Forschungen von Dr.Z.Kaszab in der Mongolei // Reichenbachia Mus. Tierk. -Dresden, 1968. -Bd.-N 17. -S. 183-188.

Bentivoglio T. Distribuzione geografica dei Libellulidi in Italia // Atti Soc. Nat. Matem. Modena. -1908. -N 40. -P. 22-47.

Beutler H. Odonaten aus dem Kaukasus und Transkaukasien (Georgische SSR, UdSSR) // Notul. Odonatol. -1989. -V. 2. -N 9. -P. 137-139.

Bos F., Wasscher M. Veldgids Libellen. -Utrecht, 1997. -256 s.

Boudot J.-P., Jacquemin G., Dumont H.J. Revision of the subspecies of *Onychogomphus forcipatus* (Linnaeus, 1758) in Europe and Asia. Minor, and the tree distribution of *Onychogomphus forcipatus unguiculatus* (Vander Linden, 1823) (Odonata, Gomphidae) // Bull. Annl. Soc. r. Beige Ent. -1990. -N 126. -P. 95-111.

Bridges Ch. Catalogue of the Family-group, Genus-group and Species - group names of the Odonata of the World (Second edition). -Urbana, 1993. - 805p.

Bucciarelli I. Interessanti reperti in Basiicata (IV Contribute alia conoscenza degli Odonati) // Boll. Soc. ent. ita!. -1972. -N 104. -S. 86-87.

Bucciarelli I. Dati preiiminari sul popolamento Odonatologico di Calabria, Sicilia e Sardegna (VIII Contribute alia Conoscenza degli Odonati) // Aonali Mns. civ. Stor. nat. Giacomo Dona. -1977. -N 81. -S.3174-386.

Carle F.L. The wing vein homologies and. phylogeny of the Odonata: a continuing debate // S.I.O. Rapid Communications. -Utrecht, 1982. -N 4. - 66p.

Carle F.L, "Hie classification, phylogeny and biogeography of the Gomphidae (Anisoptera). I. Classification // OdonatoJogica. -1986. -V. 15. -N 3. -P. 275-326.

Carle F.L., Cook C. A new Neogomphus from South America, with extended comments on the phylogeny and biogeography of the Octogompliini trib. nov (Anisoptera: Gomphidae) // Odonatologica. -1984. -V. 13. - N 1. -P. 55- 70.

Carft S., Centina P., Terzani F. Contribute alia conoscenza della odonatofauna dell'Afghanistan //Redia. -1982. -V. 65. -P. 207-214.

Cirdei F., Bulimar F. Fauna Republicii Populare Rom an e. Insecta. Odonata. -Bucuresti, 1965. -V. 7. -f. 5. -274 p.

Chao H.-f. Reclassification of Chinese gomphid dragonflies, with the establishment of a new subfamily and the descriptions of a new genus and species (Anisoptera: Gomphidae)// Odonatologica. -1984. -V. 13. -N 1. -P. 71-80.

Charpentier T. Libellulinae Europaeae Descriptae et Depictae. Lipsiae, Voss. -1840. -180 p.

Conci C. L'agrion mercuriale Castellani Roberts in Halia (Odonata: Agrionidae) //Boll. Soc. ent. ital. -1949. -N 79. -S. 62-64.

Conci C., Nielsen C. Fauna d'Italia.I.Odonata.-Bologna, 1956.-295 p.

Corbet Ph. A biology of the dragonflies. -L., 1962. -247 p.

Corbet Ph., Lohgfield G., Moore N. Dragonflies. -L., 1960. -260 p.

Cowley J. The types of some genera of Odonata // Entomologist. -1934. - V. 67. -P. 249-253.

Cowley J. A list of the Odonata of the islands of the western Mediterranean area//Proc. R. ent. Soc. Lond. -1940. -N 9. -P. 172-178.

Davies D.A.L., Tobm P. The dragonflies of the world: A systematic list of the extant species of Odonata. V. 1 (Zygoptera, Anisozygoptera). - Utrecht, 1984.-127 p.

Davies D.A.L., Tobin P. The dragonflies of the world: A systematic list of the extant species of Odonata. V. 2 (Anisoptera). -Utrecht, 1985. -151 p.

Dumont H.J. Contribution a la connaissance des Odonates du Maroc // Bull. Soc. Sci. Naturelles et Physiques du Maroc. -1972. -V. 52. -P. 150-179.

Dumont H.J., Hmnekint B.O.N. Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis // Odonatologica. - 1973. - V. 2. - № 1. - P. 1-20.

Dumont H.J. The genus *Pseudagrion* Selys in Israel and Egypt with a Key to the regional species (Insecta: Odonata) // Israel Journ. Zool. -1974 a. -V. 22. - P. 169-195.

Dumont H.J. *Agriocnemis sania* Nielsen, 1959 (Odonata: Zygoptera) from Israel and Sinai, with a redescription of the species and distributional and ecological notes // Israel Journ. Zool. -1974b. -V. 23. -P. 125-134.

Dumont H.J. A note on some dragonflies from Afganistan // Odonatologica. -1975 a. -V. 4. -N 4. -P. 243-248.

Dumont H.J. Endemic dragonflies of late Pleistocene age of the Hula Lake area (Northern Israel), with notes on the Calopterygidae of the rivers Jordan (Israel, Jordan) and Litani (the Lebanon), and description of *Urothemis edwardsi hulae* subsp. Nov. (Libellulidae) // Odonatologica. -1975b. -V. 4. -N 1. -P. 1-9.

Dumont H.J. *Aeschna charpentieri* Kolenati, 1846, a c}non>ni of *Cordulegaster insignis* Schneider, 1845, and on the correct status of *Cordulegaster charpentieri* Auctorum (Anisoptera: Cordulegasteridae) // Odonatologica. -1976 a. -V. 5. -N 4. -P. 313-321.

Dumont H.J. Odonata from South Morocco, Rio De Oro and Mauretania, with biogeographical notes // Odonatologica. -1976b. -V. 5. -N 2. -P. 107-117.

Dumont H.J. A review of the dragonfly fauna of Turkey and adjacent mediterranean islands (Insecta Odonata) // Bull. Ann. Soc. r. beige Entom. - 1977a. -V. 113.-P. 119-171.

Dumont H.J. An analisis of the Odonata of Tunisa // Bull. Ann. Soc. r. beige Entom. -1977B. -V. 113. -P. 63-94.

Dumont H.J. *Orthetrum abbotti* Calvert, 1892, a new Ethiopian representative in the Palaearctic fauna (Anisoptera: Libellulidae) // Odonatologica. -1977c. -V. 6. -N 3. -P. 199-203.

Dumont H.J. Odonata from Mali, West Africa // Rev. Zool. Afr. -1977 d. - V. 91. -N 3. -P. 573-586.

Dumont H.J. On confusion about the identity of *Pseudagrion acaciae* Foerster, 1906, with the description of *P.niloticum* spec, no v., and on the

identity of *P. hamoni* Fraser, 1955 (Zygoptera: Coenagrionidae) // *Odonatologica*. -1978. - V.7.-N2.-P. 123-133.

Dumont H.J. Addition a la faune des Odonates de Mauritanie // *Bull. Ann. Soc. r. beige Ent.* -1978a. -V. 114. -P. 29-34.

Dumont H.J. Odonata from Niger with special reference to the Air Mountains // *Rev. Zool. Afr.* -1978B. -V. 92. -N 2. -P. 303-316.

Dumont H.J. The Dragonfly fauna of Egypt and the role of the Nile in its origin and Composition // *Water Supply & Manag.* -1980. -V. 4. -P. 29-34.

Dumont H.J. Odonata of the Levant // *Fauna Palaestina. Insecta V.* - Jerusalem, 1991.-304 p.

Dumont H.J., Borisov S.N. Three, not two species in the genus *Sympetma* (Odonata: Lestidae) // *Bull. Annls Soc, r. beige Ent.* -1993. -N 129. -P. 31-40.

Dumont H.J., Borisov S.N., Seidenbusch. Redescription and Geographic Range of *Sympetrum haritonovi* Borisov, 1983 (Odonata, Libellulidae) with notes on its habitat and ecology // *Bull. Annls Soc. r. Beige Ent.* -1995. -N 131. -P. 65- 74.

Dumont H.J., Haritonov A. Yu., Borisov S.N. Larval morphology and range of three West Asiatic species of the genus *Onychogomphus* Selys, 1854 (Insecta: Odonata)//*Hydrobiologia*. -1992. -N 245. -P. 169-177.

Dumont H.J., Hmnekint B.O.N. Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis // *Odonatologica*. - 1973. - V. 2. - № 1. - P, 1-20.

Forster F. Odonata, in Kneucker, F., *Zoologische Ergebnisse zweies in den Jahren 1902 und 1904 Durch die Sinai Halbinsel internommener botanischer Studiereisen, nebst zoologischen Beobachtungen aus Aegypten, Palastina und Syrien* // *Verh. naturvv. Ver. Karlsruhe*. -1909. -N 21. -S. 1-90.

Fraser F.C. A revision of the Fissilabioidea (Cordulegasteridae, Petalidae and Petaluridae) (Order Odonata). Part 1. Cordulegasteridae // *Mem. Indian Mus.* -1929. -V. 9. -P. 69-167.

Fraser F.C. The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Odonata. Pt. 1. -L., 1933. -423 p.

Fraser F.C. The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Odonata. Pt. 2. -L., 1934. -398 p.

Fraser F.C. The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Odonata. Pt. 3. -L., 1936. -452 p.

Fraser F.C. A reclassification of the order Odonata. -Sydney, 1957. -133 p.

- Fraser F.C. A Handbook of the dragonflies of Australasia // Roy. Zool. Soc. N. S. Wales. -Sydney, 1960. -61 p.
- Galletti P.A., Pavesi M. Ulteriori considerazioni sui Cordulegaster italiani (Odonata, Cordulegasteridae)//G. ital. entom. -1985. -V. 2. -N 10. -P. 307-326.
- Gardeau de Kerville H. Les insectes odonates de la Normandie. Première Liste // Bull. Soc. amis. Sci. nat. Rouen. -1905. -P. 165-174.
- Gardner A.E. A study of the genitalia of the two species *Sympetrum nigrescens* Lucas and *S.nigrifemur* (Selys) with notes on their distribution (Odonata: Libellulidae) // Ent. Gaz. -1955. -N 6. -P. 86-108.
- Calvert P., Longfield C., Cowley J., Schmidt Er. *Agrion* versus *Calopteryx* //Ent. News. -1949. -N 60. -P. 145-151.
- Geijskes D.C., van Tol J. De libellen van Nederland (Odonata). -Leiden, 1983.-368 p.
- Gerstacker C.E.A. Die von Herrn Dr.F.Stuhlmann in Ostairika gesammelten Termiten, Odonaten, und Neuropteren // Jb. hamb. wiss. Anst. - 1891.-N 9. -S. 183-191
- Hagen H.A. Odonaten-Fauna des Russischen Reichs // Stett. Entom. Zeitg. -1854.-P. 363-381.
- Hagen H.A. A synopsis of British Dragonflies // Entom. Annual. - 1857. - P. 39-60.
- Hagen H.A. Die Odonaten-und Neuropteren-Fauna Syriens und Klein-Asiens // Wien. Entom. Monatssclir. -1863. -Bd. 7. -S. 193-199.
- Hagen H.A. A synopsis of the Odonata genus *Leucorrhnia* // Trans.Amer. Entom. Soc. -1890. - V. 17. -P.229-236.
- Haritonov A.Yu., Malikova E.I. Odonata of the Russian Far East: a summary // Odonatologica. -1998. -V. 27. -N 3. -P. 375-381.
- Haritonov A.Yu., Popova O.N. Some problems of taxonomy and zoogeography of the dragonflies of genus *Sympetrum* // Abstr. papers XIV International Symposium of Odonatology (Maribor, Slovenia, July 12-23, 1997). -Maribor, 1997. -P. 15.
- Hevmer A. Verhaltensstudien an Prachtlibellen // Z. Tierpsychol. (Beiheft). -Berlin, 1973. -N 11.-100 s.
- Jacquemin G. Nouvelles donnees sur la repartition des odonates dans le Nord du Maroe. // Bull. Inst, scient. Rabat. - 1984,- N 8. - P. 135-138.
- Jacquemin G. Une population de *Boyeria irene* (Fonsc.) dans le Rif, Maroc (Anisoptera: Aeshnidae) // Notul. odonatol. - 1985. - V. 2, N 6. - P. 102-103.

Jacquemin G. A relic population of *Pseudagrion* s. *sublacteum* (Karsch, 1893) in Morocco (Zygoptera: Coenagrionidae) // Notul. odonatol. - 1987a, - V. N10. - P. 159-161.

Jacquemin G. Les odonates de la Merja de Sidi Bou Giiaba (Mehdiya, Maroc) // Bull. Inst. scient. Rabat. - 1987b. - N 11. - P. 175-183.

Jacquemin G. *Ischnura fontainei* Morton and *Gomphus lucasi* Selys in Morocco, and further data on the genus *Ischnura* (Zygoptera: Coenagrionidae; Anisoptera: Gomphidae) // Notul. odonatol. - 1991. - V. 3, N 8. - P. 120-123.

Jacquemin G. Odonata of the Rif, Northern Morocco // Odonatologica. - 1994. - V. 23. - N3. - P. 217-237.

Jacquemin G., Boudot J.P. Comportement de ponte chez *Hemianax ephippiger* (Burm.) (Anisoptera: Aeslmidiae) // Notul. odonatol. - 1986. ~ V.2, N 7. - P. 112-113.

Jacquemin G., Boudot J.P. A propos de *Coenagrion mercuriale* (Charpentier, 1840) au Maroc (Zygoptera: Coenagrionidae) // Notul. odonatol. - 1990, - V. N 6. - P. 91-94.

Jacquemin G., Boudot J.P. The dragonflies (Odonata) of Morocco // Abstr. papers XIV International Symposium of Odonatology (Maribor, Slovenia, July 12-23, 1997). - Maribor, 1997. - P. 17.

Jodicke R. Subspecific division of *Sympetrum sinaiticum* Dumont, 1977, and the identity of *S. vulgatum decoloraimn* (Selys, 1884) (Anisoptera: Libellulidae) // Odonatologica. - 1994 a. - V. 23, № 3. - P. 239-253.

Jodicke R. Dragonfly fauna of the province of Tarragona Spain // Notul. odonatoi. - 1994 б. - V. 4. - № 4. - P. 67-68.

Jodicke R. Die Verbreitung von *Sympetrum sinaiticum tarraeonense* Jodicke (Odonata, Anisoptera: Libellulidae) // Opusc. zool. fhimin. - 1997. - 155. - P. 1-7.

Kiauta B. Scientific results of the Yugoslav 1969 Himalaya expedition. Odonata // Biol. vestn. - 1972. - V. 20. - P. 109-119. б

Kirby W.F. A revision of the subfamily Libellulinae with description on new Genera and Species // Trans. Zool. Soc. London. - 1889. - V. 12. - P. 249-348

Kirby W.F. A synonymic Catalogue of Neuroptera Odonata, or Dragonflies. With an appendix of fossil species. - L., 1890. - 202 p.

Kolenati F.A. Meletemata Entomologica V. Imp. Acad. Sci. - Petropoli, 1846. - 170 p.

Kotarac M. *Somatochlora meridionalis* Neilsen, 1935, a new species for the odonate fauna of France // Exuviae. - 1995. - N 2/1. - P. 15-16.

Kotarac M. Atlas of the Dragonflies (Odonata) of Slovenia with the Red Data List // Atlas faunae et florae Sloveniae. 1. Center za Kartografijo favne in flore Miklavz na Dravskem polju. -1997. -205 p.

Kuwayama S. Insect fauna, of the Southeren Kurile Islands. -Sappo-ro, 1967.

Linnaeus C. Systema Naturae. 1 10th edition. - Stockholm, 1758. - 824 p.

Linnaeus C. Fauna Suecica. Editio altera. - Stockholm, 1761. - 578 p.

Lieftmck M.A. Handlist of Malaysian Odonata // Treubia. -Bogor, 1954. - V. 22. -202 p.

Lieftmck M.A. Aantekeningen over Coenagrion hylas (Trybom) in Midden-Europa (Odonata, Coenagrionidae) // Tijdschr. v. Entom. -1964. - V. 107. -N3.-P. 159-166.

Lieftmck M.A. A survey of the dragonfly fauna of Morocco (Odonata) // Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. -1966. -V. 42. -P. 1-63.

Lohmann H. Revision der Cordulegastridae. 1. Entwurf einer netien Klassifizierung der Familie (Odonata: Anisoptera) // Opuscula zool. flumin. - 1992. -N96. -S. 1-18.

Loveridge A. St. Helena's Last Dragonfly? // St. Helena. Wirebird. - 1963. - № 3. - P. 777-778.

Lucas W.J. British dragonflies. -L., 1900. -356 p.

Maibach A. Revision systématique du genre Calopterys Leach (Odonata, Zygoptera) pour l'Europe occidentale. I. Analyses biochimiques // Mitt, schweiz. ent. Ges. -1985. -N 58. -P. 477-492.

Maibach A. Revision systématique du genre Calopterys Leach (Odonata, Zygoptera) pour l'Europe occidentale. II. Analyses morphologiques et synthèse // Mitt, schweiz. ent. Ges. -1986. -N 59. -P. 389-406.

Martin R. Notes sur trois Odonates de Syrie // Bull. Soc. ent. Fr. - 1909 - N 12. - P.212-214.

Martin R. Contribution à l'étude des Neuroptères de l'Afrique. II. Les Odonates du département de Constantine // Ann,Is Soc. ent. Fr. -1910. -N 79. -P. 95-104.

Martin R. Les Odonates // Ann. Hist. Nat. Deleg. Perse. - 1912. - N 2 (1).- P. 5-9.

Martin R. Notes sur trois Odonates de Syrie (Neuroptères). - In: Voyage zoologique d'Henri Gadeau de Kerville en Syrie (Avril-Juin 1908), Baillere, Paris.- 1926.-P. 275-278.

Mierzejewski W. Aeschna osiliensis nov. sp. // Bull. Acad. Sci. Cracovie B. -1913. -S. 79-87.

Mikkola K. *Hemianax ephippiger* (Burm.) (Odonata) carried to Iceland from the Eastern Mediterranean by an aircurrent // *Opusc. ent.* -1968, -N 33. -P. 111-113.

Montgomery B.E. Nomenclatural confusion in the Odonata: the *Agrion-Calopteryx* problems // *Ann. ent. Soc. Am.* -1954. -N 47. -P. 471-483.

Morera A.B. *Las Odonatos de Espana.* -Madrid, 1950. -101 p.

Morton K.J. Note on a collection of Odonata from Van, Turkey in Asia // *Entom. Mon. Mag.* -1914. -V. 50. -P. 56-59.

Morton K.J. Notes on Odonata from the Environs of Constantinople // *Entomologist.* -1915. -V. 48. -P. 129-134.

Morton K.J. Odonata from Mesopotamia // *Entom. Mon. Mag.* -1919. -V. 55. -P. 143-151, 183-196.

Morton K.J. Odonata collected in North-Western Persia and Mesopotamia by Captain P.A. Buxton // *Entom. Mon. Mag.* -1920 a. -V. 56. -P. 82-87.

Morton K.J. Odonata collected in Mesopotamia by the late Major R. Brewitt-Taylor // *Ann. Mag. nat. Hist.* -1920 b. -V. 9. -N 5. -P. 293-303.

Morton K.J. Neuroptera, Mecoptera and Odonata from Mesopotamia and Persia // *Entom. Mon. Mag.* -1921. -V. 57. -P. 213-225.

Morton K.J. Further notes on the Odonata of Constantinople and adjacent parts of Asia Minor // *Entomologist.* -1922. -V. 55. -P. 80-82.

Morton K.J. The dragonflies of Palestine, based primarily on collection made by Dr. P.A. Buxton, with notes on the species of adjacent regions // *Trans. entom. Soc. London.* -1924. -N 1-2. -P. 25-44.

Morton K.J. Odonata from the Sinai peninsula Suez and Palestine, including a new species of *Mesogomphus* // *Entom. Mon. Mag.* -1929. -V. 65. -P. 60-63.

Needham J.G. Preliminary studies of North American Gomphidae // *Can. Ent.* -1897. -V. 29. -P. 164-168, 181-186.

Needham J.G. Studies on the North American species of the genus *Gomphus* // *Trans. Amer. Entom. Soc.* -1948. -V. 73. -P. 307-339.

Needham J.G., Betten C. Aquatic Insects in the Adironda Ks. Odonata // *N.Y. State Mus. Bull.* -1901. -V. 47. -P. 429-540.

Needham J.G., Westfall M.J. A manual of the dragonflies of North America (Anisoptera), including the Greater Antilles and the Provinces of the Mexican Border. -Berkeley and Los Angeles, 1955. -615 p.

Newman E. *The Entomologica Magazine.* -London, Westley, 1833. -532 p.

Nielsen C. Note odonatoioigiche // *Boll. Soc. ent. ital.* -1935. -N 67. -S. 59.

Nielsen C, Odonati di Sardegna // Memorie Soc. ent. ital. -1941. -N 19. -S. 235-258.

Norling U. *Hemianax ephippiger* (Burm.) found in Iceland (Odonata) // Opusc. ent. -1967. -N 32. -P. 99-100.

Okumura T. Odonata from the Kurile Islands. I. // Kontyn. -Tokyo, 1941. - V. 15. -N 3. -P. 93-102.

Kotarac M. *Somatochlora meridionalis* Neilsen, 1935, a new species for the odonate fauna of France // Exuviae. -1995. -N 2/1. -P. 15-16. b- ~ Kotarac M. Atlas of the Dragonflies (Odonata) of Slovenia with the Red Data List // Atlas faunae et florae Sloveniae. 1. Center za Kartografijo favne in flore Miklavz na Dravskem polju. -1997. -205 p.

Pinhey E. A discriptive catalogue of the Odonata of the African continent. I-II. -Lisboa, 1962. -321 p.

Pinhey E. A revision of the African *Agriocnemis* Selys and *Mortonagrion* Fraser (Odonata: Coenagrionidae) // Occ. Pap. Natn. Mus. Monum. Rhod., B, N 5. -P.171-278.

Quentin D.St. Der Rassenkreis *Cordulegaster boltoni* (Donovan) (Odonata) // Ent. Naclir Bl. -Wien, 1952. -N 4. -S. 73-75.

Quentin D.St. Zwei bemerkenswerte *Cordulegaster*-Foimen (Odonata) aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien // Ann. Naturh. Mus. Wien. -1957. -N 61. -S. 295-296.

Quentin D.St. Odonata. Catalogus Faunae Austriae. -1959. -N 12. -S. 1-E. Quentin D.St. Eine neue *Enallagma* aus der Mandschurei (Odonata, Zygoptera) // Ann. Naturhistor. Mus. -Wien, 1962. -Bd. 65. -S. 241-243.

Quentin D.St. Die infraspezifischen Formen *Syrpecta paedisca* Brauer (Ord. Odonata) // Ann. Naturhist. Mus. -Wien, 1963. -Bd. 66. -S. 381-387.

Quentin D.St. Odonaten aus Anatolien und dem Irak // Entom. Mitt zool. Mus. Hamburg. -1964 a. -N 3. -S. 49-51.

Quentin D.St. Die Odonaten der Sammelreise R.Petrovitz und F.Ressl aus Kleinasien // Beifr. Entom. -1964 b. -Bd. 14. -S. 421-426.

Quentin D.St. Zur Odonatenfauna Anatoliens und angrenzenden Gebiete // Annln naturh. Mus. Wien -1965. -N 68. -P. 531-552.

Quentin D.St. Ergebnisse zoologischer Sammelreisen in der Türkei: Odonata // Ann. nat. hist. mus. Wien. -1968. -Bd. 72. -S. 493-495.

Rambur J.P. Histoire naturelle des Insectes. Neuropteres. - Paris, 1842. - 534p.

Ris F. Abessinische Libellen, gesammelt von Dr.Eduard Rtippe // Ber. senckeub. naturf. Ges. -1909 a. -Br. 40. -S. 21-27.

Ris F. Collection zoologiques du Baron Edm. de Selys Longchamps. Fasc. IX. Libellulinen. -Brussels, 1909 b. -120 p.

- Ris F. Libellulinen monographisch betrachtet. Libellulinen 5 // Collns zool. Edm de Selys Longchamps. -1911. -N 13. -S. 529-700.
- Ris F. Expedition to the central-western Sahara by Ernst Hartert. XIV. Odonata // Novit. zool. -1913. -V. 20. -P. 468-469.
- Ris F. Aeshna coerulea in der Schweiz // Mitt, schweiz. ent. Ges. -1916. - N 12. -S. 348-353.
- Ris F. Enallagma deserti Selys, eine Vergessene Libelle // Entom. Mitt. -1928. - N 17. -P. 277-282.
- Ris F., Schmidt Er. Die Pseudagion Arten des Kontinentalen Afrika // Abh. senckenb. naturforsch. Ges. -1936. -N 433. -S. 1-68.
- Robert P.-A. Die Libellen (Odonaten). -Bern, 1959. -404 s. Root R.B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher // Ecol. Monogr. - 1967. - № 37. - P. 317-350.
- Sage B.L. Notes on the Odonata of Iraq // Entomologist. -1960. -V. 93. -P. 117-125.
- Selys-Longchamps E. Odonates nouveaux de Pekin // C. r. Soc. ent. Belg. - 1886.-N30. -S. 28-34.
- Selys-Longchamps E. Revision du Synopsis des Agrionides. 1-re partie (Legions Pseudostigma, Podagrion, Platycnemis et Protonevra) // Mem. Couronnes Acad. Belgique. -1886. -V. 38. -P. 1-233.
- Selys-Longchamps E. Nouvelles Libellulides d'Europe // Rev. zool. Soc. Cuvierienne. -1841. -P.243-246.
- Selys-Longchamps E. Synopsis des Calopterygines // Bull. Acad. Belgique. -1853-54. -V. 20-21.-73 p.
- Selys-Longchamps E. Synopsis des Gomphines // Bull. Acad. Belgique. - 1854.-V. 21. -P. 23-114.
- Selys-Longchamps E., Hagen H.A. Monographic des Calopterygines // Mem. Soc. r. Sci. Liege. -1854. -V. 9. -291 p.
- Selys-Longchamps E., Hagen H.A. Monographic des Gomphides // Mem. Soc. Sci. Liege. -1857. -V. 11. -460 p.
- Selys-Longchamps E. Nouvelles revision des Odonates de FAlgerie // Ann. Soc. ent. Belg. -1871. -V. 14. -P. 9-20.
- Selys-Longchamps E. Odonates de la region de la Nouvelle-Guinee. I. Considerations sur la faune de la Nouvelle Guinee, des Moluques et de la Celebes // Mitt. K. zool. Mus. Dresden. -1878. -N 3. -P. 289-322.
- Selys-Longchamps E. Synopsis des Aeschnides. Premiere partie: Classification // Bull. Acad. Belgique. -1883. -V. 35. -P. 712-748.
- Selys-Longchamps E. Revision des Diplax palearctiques // Aims Soc. ent. Belg. -1884. -N 28. -S. 29-45.
- Selys-Longchamps E. Odonates nouveaux de Pekin // C. r. Soc. ent. Belg. - 1886.-N30. -S. 28-34.

Selys-Longchamps E. Revision du Synopsis des Agrionides. 1-re partie (Legions Pseudostigma, Podagrion, Platycnemis et Protonevra) // Mem. Couronnes Acad. Belgique. -1886. -V. 38. -P. 1-233.

Selys-Longchamps E. Odonates de FAsia mineure et revision de ceux des autres parties de la faune dite europeenne // Ami. Soc. Entom. Belgique. - Bruxelles, 1887. -Bd. 31. -P. 1-85.

Selys-Longchamps E., Hagen H.A. Revue des Odonates ou Libellules d'Europe // Mem. Soc. Sci. Liege. -1850. -V. 6. -408 p.

Selys-Longchamps E., Hagen H.A. Monographic des Calopterygines // Mem. Soc. r. Sci. Liege. -1854. -V. 9. -291 p.

Selys-Longchamps E., Hagen H.A. Monographic des Gomphides // Mem. Soc. Sci. Liege. -1857. -V. 11. -460 p.

Schmidt Er. Odonata aus Sirien und Palastina // Sitz. Ber. Akad. Wiss. - 1938. -N 147. -S. 135-150.

Schmidt Er. Zwei neue Libellen aus dem nahen Osten // Mitt. munch. entom. Ges. -1953. -N43. -S. 1-9.

Schmidt Er. Die Libellen Irans // Sitz. Ber. Akad. Wiss. -Wien, 1954 a. -N 163. -S. 223-260.

Schmidt Er. Auf der Spur von Kellemsch // Ent. Z. -1954 B. -N 64. -S. 49.

Schmidt Er. Was ist Somatochlora sibirica Trybom? // Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschland. -1957. -N 16. -S. 92-100.

Schmidt Er. Ergebnisse der Deutschen Afganistan-Expedition 1956 der Landessammlungen für Naturkunde Karlsruhe sowie der Expeditionen J.Klapperich, Bonn 1952-53 und Dr. K.Lindberg, Lund (Schweden) 1957-60 // Beitr. naturk. Forsch. SW-Deutschl. -Karlsruhe, 1961. -Bd. 19. -N 3. -S. 399- 435.

Schmidt Er. Über den Wanderweg der Boyeria aus Kreta (Odonata, Aeschnidae) // Nachr. Bl. bayer. Ent. -1965. -N 14. -S. 43-46.

Schneider W. On a dragonfly collection from Syria // Odonatologica, 1981. -V. 10.-P. 131-145.

Schneider W. Crocothemis sanguinolenta arabica n. subsp. (Odonata: Anisoptera: Libellulidae), ein afrikanisches Relikt der südlichen Levante // Ent. Z.-1982 a.-N92.-S. 25-31.

Schneider W. Man-induced changes in the dragonfly fauna of the Jordan Valley // Advances in odonatology. Vol. 1. Proceedings of the Eighth International Symposium of Odonatology, Chur, 1981. Societas Internationalis Odonatologica. -Amsterdam, 1982 B. -P. 243-249.

Schneider W. Die Gattung Crocothemis Brauer 1868 im Nahen Osten (Insecta: Odonata: Libellulidae) // Senckenberg. biol. -1985 a. -Br. 66. -N 1-3. -S. 79-88.

Schneider W. The types of *Orthetrum anceps* (Schneider 1845) and the taxonomic status of *Orthetrum ramburii* (Selys 1848) // *Senckenberg. biol.* - 1985 B. -N 66(1/3). -P. 97-104.

Stark W. Faunistische Nachrichten aus Steiermark (XV1/8): Bemerkenswerte Libellenfunde (Insecta, Odonata) // *Mitt. naturw. Ver. Steierm.* -1971. -N 100. -S. 450-453.

Tillyard R.J. *The Biology of dragonflies.* -Cambridge, 1917. -396 p.

Tillyard R.J., Fraser F.C. A reclassification of the order Odonata based on some new interpretations of the venation of the dragonfly wing // *Austral. Zool.* - 1938-1940. -V. 9. -P. 125-169, 195-221, 339-396.

Theischinger G. *Cordulegaster chaipentieri* (Kolenati, 1846) in Oberösterreich? (Odonata, Cordulegasteridae) // *Naturk. Jahrb. Stadt Linz.* 1976. - Linz, 1976. -S II13-122.

Theischinger G. *Cordulegaster heros* sp. nov. und *Cordulegaster heros pelionensis* ssp. nov., zwei neue Taxa des *Cordulegaster boltoni* (Donovan) - Komplexes aus Europa (Anisoptera: Cordulegasteridae) // *Odonatologica.* -1979a. -V. 8.-N1.-P. 23-38.

Theischinger G. *Cordulegaster boltoni trinacriae* Waterston, 1976 new to the fauna of the mainland of Italy (Anisoptera: Cordulegasteridae) // *Notul. odonatol.* -1979B. -V. 1. -N 3. -P. 48-49.

Tsuda S. A distributional list of world Odonata. Preliminary edition. - Osaka, 1986. -247 p.

Tsuda S. A distributional list of world Odonata. -Osaka, 1991. -362 p.

Walker E.M. A key to the North American species of *Aeslina* found north of Mexico // *Can. Ent.* -1908. -V. 40. -P. 377-391.

Walker E.M. On the generic status of *Tetragoneuria* and *Epicordulia* (Odonata: Corduliidae) // *Can. Ent.* -1966. -N 98. -P. 897-902.

Walker E.M., Corbet Ph.S. *The Odonata of Canada and Alaska.* -Toronto- Buffalo, 1975. -V. 3. -307 p.

Waterston A.R. *Insects of Saudi Arabia, Odonata* // *Fauna of Saudi Arabia.* -1980. -V. 2. -P. 57-70.

Watson J.A.L. *The Dragonflies (Odonata) of South-Western Australia* // *Western Australian Naturalists Club. Handbook N 7.* -Perth, 1962. -72 p.

Watson J.A.L., O'Farrell A.F. The affinities of the Australian Gomphidae (Odonata) // *Austral. J. Zool.* -1985. -V. 33. -N 4. -P. 499-508.

Williams C.B. Notes on insect migration in Egypt and the near East // *Trans. R. ent. Soc. Lond.* -1925. -453 p.

Williams C.B. Further records of insect migration // *Trans. R. ent. Soc. Lond.* -1926. -N 74. -P. 193-202.

Научное издание

**Кетенчиев Хасан Алиевич,
Харитонов Анатолий Юрьевич,
Козьминов Сергей Геннадьевич,
Автаева Тамара Андыевна,
Кушалиева Шапаат Адамовна**

**Стрекозы Средиземноморской
фаунистической подобласти
Палеосубтропической области БФЦ**

Подготовка оригинал-макета *Магомедова Л.Р.*
Дизайн обложки *Эскаева Г.А.*

Подписано в печать 27.01.2020 г. Формат 60x84¹/₁₆.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная. Печать ризографная.
Усл. п. л. 7,7. Уч.- изд. л. 7,3. Тираж 500 экз. Заказ №20-01-411.



Отпечатано в типографии АЛЕФ
367002, РД, г. Махачкала, ул. С.Стальского 50, 3 этаж
Тел.: +7 (8722) 935-690, 599-690, +7 (988) 2000-164
www.alefgraf.ru, e-mail: alefgraf@mail.ru