

АКАДЕМИЯ НАУК ТУРКМЕНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ ИНСТИТУТ ПУСТЫНЬ
РЕПЕТЕКСКАЯ ПЕСЧАНО-ПУСТЫННАЯ СТАНЦИЯ

В. Г. Каплин

КОМПЛЕКСЫ ЧЛЕНИСТОНОГИХ ЖИВОТНЫХ,
ОБИТАЮЩИХ В ТКАНЯХ РАСТЕНИЙ
ПЕСЧАНЫХ ПУСТЫНЬ
(на примере Каракумов)

Ответственный редактор
А. Г. Воронов



Ашхабад. Илым, 1981

ББК 28.691.8

К 20

Рецензенты Н.Т.Нечаева, Л.В.Комарова

К20 Каплин В.Г.

Комплексы членистоногих животных, обитающих в тканях растений песчаных пустынь (на примере Каракумов). /Отв.ред. А.Г.Воронов./ - А.: Ылым, 1981. - 376 с., с ил. - 3р.

В монографии на основании десятилетних стационарных исследований выявлены и проанализированы комплексы членистоногих животных, обитающих в древесине, зеленых побегах деревьев и кустарников, в стеблях и корнях многолетних и однолетних трав, в цветках, плодах и семенах растений, в галлах насекомых.

Книга рассчитана на ботаников, зоологов, экологов и географов.

К 21008 - 092 ВЗ-81
M561 (30)-81

2005000000 ББК 28.691.8

© Издательство "Ылым", 1981 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В работе обобщены результаты круглогодичных стационарных исследований автора за 1972–1981 гг. в ландшафте крупногрядовых песков на территории Репетекского заповедника, а также материалы экспедиций в крупнобугристые котловинные пески с чергосаксаульниками и солончаками (колодец Браджи в 90 км к ЗСЗ от Репетека) и в район бугристо-барханных песков с третичными останцами (40 км к СВ от Репетека). Исследованы основные формы рельефа песков, растительные ассоциации и жизненные формы растений Восточных Каракумов; тщательно проанализированы литературные источники по членистоногим животным, обитающим в тканях растений песчаных пустынь СССР, Монголии и отчасти Северной Африки и Ближнего Востока.

В сборе материала принимали участие рабочие и лаборанты Репетекского заповедника Г. Артыкова, К. Баймуханов, Н. Ю. Драгунова, Т. Кадырова, Р. Д. Черненко и другие, а в его определении помощь оказали ведущие специалисты – систематики беспозвоночных животных нашей страны, за что выражаю им искреннюю признательность. Мокрицы определены Е. В. Боруцким, листоблошки – М. М. Логиновой, личинки хрущей – С. И. Медведевым, шелконы – Е. Л. Гурьевска, златки, какушонники и точильщики – М. Г. Волковичем и А. В. Алексеевым, пыльцееды – Г. С. Медведевым, блестянки – А. Г. Кирейчуком, усачи – А. Л. Лобановым и О. Л. Крыжановским, зерновки – М. Е. Тер-Минасян, долгоносики – М. Е. Тер-Минасян, Б. А. Норотьевым и Х. А. Насреддиновым, короеды – Г. О. Кривошуккой, чешуекрылые и их гусеницы – М. И. Фальковичем и В. И. Пискуновым, муравьи – Ю. С. Тарбинским, мухи-серебрянки – В. Н. Танасийчуком. Автор принимал участие в определении щетинохвосток, термитов, личинок шелконов, древеседов, личинок хрущей, двукрылых.

Приношу сердечную благодарность А.Г.Воронову, В.Л.Вознесенскому, А.Ф.Емельянову, И.М.Керкнеру, Г.С.Медведеву, М.Е.Тер-Минасян, М.И.Фальковичу, сотрудникам Репетекского заповедника и лаборатории систематики насекомых Зоологического института АН СССР за ряд важных советов и замечаний, высказанных при проведении исследований и подготовке работы.

Президенту АН Туркменской ССР, чл.-кор.АН СССР А.Г.Бабаеву, директору Института пустынь АН ТССР А.О.Овезалиеву и директору Репетекского заповедника С.В.Вейсову автор обязан постоянной поддержкой в проведении исследований.

В В Е Д Е Н И Е

В связи с проблемой рационального использования пустынь и других природных зон в нашей стране все большее значение приобретают комплексные биогеоценологические исследования (Гиляров, 1981). Наряду с изучением таких важных компонентов пустынных биогеоценозов, как литогенная основа, вода, атмосфера, почва и растительность, большое значение придается и изучению животного мира. Накоплен богатый материал по численности, составу и экологическим связям позвоночных животных пустынь. Однако беспозвоночные еще слабо изучены. Между тем отдельные виды беспозвоночных в годы массового численности могут потреблять до 30 % биомассы растений, уничтожать до 60-70 % плодов и семян, оказывать существенное влияние на структуру и продуктивность фитоценозов (Каплин, 1975; 1979 а). Наряду с изучением закономерностей распространения, экологии и роли в биогеоценозах отдельных видов и групп беспозвоночных животных необходимо исследовать также состав и структуру их сообществ в различных экологических условиях, что является одной из основных задач синэкологии животных, принципы и методы которой до настоящего времени слабо разработаны (К. Арнольди, Л. Арнольди, 1963). Пустынные экосистемы, имеющие, как правило, более простую структуру по сравнению, например, со степными или лесными, весьма удобны для решения задач синэкологии. Население беспозвоночных животных пустынных биогеоценозов по сферам жизни можно разделить на животных, обитающих на растениях, в тканях растений, на поверхности почвы, в почве и подстилке, а также в норах млекопитающих. В настоящее время довольно полно охарактеризованы лишь комплексы почвенных беспозвоночных животных песчаных пустынь (Сагирова, 1977, Каплин, 1978 а).

Цель настоящей работы - сравнительный экологический анализ комплексов членистоногих животных, обитающих в тканях растений песчаных пустынь Турана, в свете основных достижений фитоценологии, биогеографии, палеогеографии пустынь, теории эволюции жизненных форм покрытосеменных растений и различных групп животных для выяснения исторических особенностей освоения членистоногими тканей растений, экологических приспособлений животных к обитанию в тканях пустынных растений, закономерностей эволюции их трофических связей, циклов онтогенеза и сезонных ритмов развития, а также влияния животных на ценопопуляции растений.

Мы исходили из общепризнанных концепций о ведущей роли в эволюции современных обитателей растительных тканей покрытосеменных растений с большим разнообразием жизненных форм и отчасти голосеменных, современные и вымершие формы которых представлены исключительно деревьями и кустарниками; о первичности древесного типа у цветковых и вторичности трав и об их эволюции в направлении: деревья и кустарники - полудревесные растения - многолетние травы - однолетники; первичности двудольных и вторичности однодольных (Тахтаджян, 1964, 1970). На наш взгляд, именно эволюция жизненных форм растений - определяющий фактор в эволюции развивающихся в их тканях членистоногих. К сожалению, из сред жизни в настоящее время сравнительно полно исследована лишь почва (Гиляров, 1949). Экологический анализ условий существования животных в тканях растений, их приспособлений к внутрирастительному образу жизни открывает большие перспективы в изучении адаптивной эволюции многих групп насекомых с полным превращением.

При проведении исследований поставлены следующие задачи:

- сопряженное изучение циклов индивидуального развития и распространения членистоногих и кормовых растений различных жизненных форм, а также трофических связей, состава и распределения животных в органах растений;

- разработка отсутствующих в настоящее время методик учета численности и биомассы и количественный анализ комплексов обитателей растительных тканей;

- сопоставление выводов по комплексам членистоногих, обитающих в тканях растений разных жизненных форм, с данными по палеогеографии пустынь Турана, теории эволюции жизненных форм цветковых растений и отдельных групп животных.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИИ ЧЛЕНИСТОНОГИХ, ОБИТАЮЩИХ В ТКАНЯХ РАСТЕНИЙ ПЕСЧАНЫХ ПУСТЫНЬ

Беспозвоночные животные, обитающие в тканях растений песчаных пустынь, изучены слабо. Большинство сведений отрывочны, содержатся в работах общего характера и посвящены систематике, распространению и экологии отдельных видов или групп членистоногих. В немногочисленных работах по комплексам обитателей тканей растений имеются данные преимущественно по их качественному составу.

В пустынях Средней Азии и Казахстана мокриц, трофически связанных с древесиной, исследовали Е.В.Боруцкий (1948), В.Г.Каплин (1978 а). Краткие сведения по щетинохвосткам, обнаруженным под корой деревьев и в разлагающейся древесине, приводит В.Г.Каплин (1977). Данные по термитам обобщены Д.П.Жужиковым (1979). Распространение, систематику и экологию галлообразующих листоблошек изучали М.М.Логина (1960, 1964, 1970, 1978 а, б), М.М.Логина-Дудыкина и В.Я.Лафетьев (1956), С.К.Куленова (1963), М.Г.Приписнова (1970), Ж.М.Ирчинова (1971), червецов - И.Д.Митяев (1958). В этих работах интересны сведения по жизненным циклам листоблошек, строению их галлов и распределению по кормовым растениям.

Несколько видов личинок пластинчатоусых жуков, обитающих в разлагающейся древесине пустынных кустарников, описаны С.И.Медведевым (1952), С.И.Медведевым и О.Р.Сабировой (1973). Фауну и экологию капошонников изучали в Прибалхашье - И.Д.Митяев (1955), в Кызылкумах - Ю.В.Синадский (1959 б, 1968), в Каракумах - Г.С.Каленов, Б.М.Мамаев и А.Ягдыев (1980). Основные сведения по морфологии и экологии личинок щелкузов, обитающих в древесине, приведены в монографиях В.Г.Долина (1978) и Е.Л.Гурьевой (1979). Личинки широко распространены в пустынях Средней Азии древесоеда *Asiocnemis moravitzai* недавно описаны Б.М.Мамаевым (1976 а).

По сравнению с другими обитателями тканей растений лучше исследованы златки и усачи. Фауну и экологию златок в Каракумах изучал В.В.Яхонтов и А.Г.Давлетшина (1954 б), Т.Б.Токгаев (1959), А.Ягдыев и П.Бегов (1976), Н.П.Кривошеина (1975 а, б), В.Г.Каплин (1978 б, 1981 в), златок и усачей Средней Азии - И.К.Махновский (1955), Д.В.Синадский (1968), Каракумов - Т.Б.Токгаев и др. (1967), А.Ягдыев (1975, 1973), В.Г.Каплин (1979 б), Г.С.Каленов, Б.М.Мамаев и А.Ягдыев (1980), Кызылкумов - Ю.В.Синадский (1959 а, б), пустынь Казахстана - П.И.Марковский (1955 д), И.Д.Митяев (1958), В.Ч.Парфентьев (1958), И.А.Юстин (1973) и др. Морфология и экология личинок 9 видов златок родов *Acanthoderella* и *Xantheremia* описаны М.Г.Волковичем (1979 б). Морфологии личинок усачей посвящена работа Б.М.Мамаева и М.Л.Данилевского (1975). Общие сведения по фауне, распространению и экологии усачей содержатся в монографиях Н.Н.Плавильщикова (1936, 1940, 1958), О.Л.Крыжановского (1965), статье А.П.Семенова-Тян-Шанского (1935), златок - в книгах А.А.Рихтера (1949, 1952).

О слабой изученности блестянок пустынь Средней Азии и Казахстана свидетельствует тот факт, что один из обычных видов, развивающийся в цветках корнеотпрысковых многолетних трав семейства *Boerhaviaceae*, лишь в последние годы описан как новый и отнесен к новому роду (Кирейчук, 1977). Интересные данные по экологии своеобразных обитателей влажной разлагающейся древесины - *Neomorphra zepevovi* (Oedemeridae) и *Valichanovia kostini* (Curculionidae) - приводят Г.С.Каленов, Б.М.Мамаев и А.Ягдыев (1980). Крайне скудны данные по экологии пыльцеводов песчаной пустыни (Оглоблин, Знойко, 1950; Сабирова, Дубровина, 1973). Материалы по фауне и экологии имаго и личинок зерновок, развивающихся в семенах растений, собраны Ф.К.Лукьяновичем и М.Е.Тер-Минасян (1957), долгоносиков трибы *Lixini* - М.Е.Тер-Минасян (1967). Экологию личинок долгоносиков в Каракумах изучали Т.Б.Токгаев и М.Г.Нелесова (1964), Н.П.Кривошеина (1975 а, б), в Кызылкумах - А.Г.Давлетшина (1970, 1973), А.Г.Давлетшина и М.А.Радзивиловская (1965), пустынь Казахстана - В.Камбулин (1967), К.О.Елюбаев (1972). Систематике и распространению долгоносиков Средней Азии и Казахстана посвящена монография М.С.Байтенова (1974).

Данные по экологии чешуекрылых, развивающихся в древесине или в стеблях трав, имеются лишь для отдельных видов. Древоточ-

цев исследовали И.К.Махновский (1955), П.И.Мариковский (1955 д), В.Я.Парфентьев (1958), Ю.В.Синадский (1968), М.А.Даричева и А.В.Свиридов (1972), прочих чешуекрылых - П.И.Мариковский (1952), И.Д.Митяев (1958), М.И.Фалькович (1969, 1973, 1979).

Среди двукрылых, развивающихся в тканях растений, лучше изучены галлицы. Большинство галлиц песчаных пустынь Средней Азии и Казахстана описаны П.И.Мариковским (1953 а, б; 1955 б, в, г; 1956, 1957, 1961), П.И.Мариковским и М.Н.Сеитовой (1975), Б.М.Мамаевым (1972, 1975), Э.Меном (Möhn, 1969, 1971), О.Б.Бекназаровой и Х.П.Мамаевой (1981). Экологию галлиц в Прибалхашье исследовали П.И.Мариковский (1955 а), И.Д.Митяев (1961), в Кызылкумах - Ю.В.Синадский (1950), в Северо-Восточных Каракумах - В.В.Яхонтов и А.Г.Давлетшина (1954 а), в Юго-Восточных Каракумах - Б.М.Мамаев (1975), О.Б.Бекназарова (1979) и др. Морфология и анатомия галлов рассматриваются в статьях Э.И.Слепьяна (1958, 1961 б). Сведения по личинкам двукрылых прочих семейств содержатся в статьях А.А.Штакельберга (1948), А.Г.Давлетшиной и М.А.Радзивиловской (1965), Н.П.Кривошеиной (1974, 1976), Б.М.Мамаева (1976 б).

В большинстве работ, посвященных комплексам беспозвоночных животных, обитающих в тканях растений, приводятся данные по их качественному составу, общему характеру связей насекомых с различными стадиями разложения древесины, жизненным циклам и численности отдельных видов, преимущественно жуков. Обитателей древесины и отчасти зеленых побегов саксаулов изучали П.И.Мариковский (1955 д), В.Я.Парфентьев (1958), А.Ягдыев (1975), Б.М.Мамаев (1976 б), В.Г.Каплин (1979 б), тамарисков - И.Д.Митяев (1958), песчаной акации - Ю.В.Синадский (1959 а), чогона - Н.П.Кривошеина, Б.М.Мамаев, А.Ягдыев (1975), кандымов - К.О.Елюбаев (1973), саксаулов, тамарисков, черкеза, хвойника, песчаной акации - Т.Б.Токгаев и др. (1967), Ю.В.Синадский (1959 б, 1968), Г.С.Каленов, Б.М.Мамаев, А.Ягдыев (1980), А.Г.Давлетшина, Г.А.Аванесова, А.К.Мансуров (1979). Данные по численности и биомассе ксилобионтов, изменению их состава в связи с возрастом кустарников и их вертикальному распределению имеются в работе В.Г.Каплина (1979 б). Значительный интерес представляет статья Н.П.Кривошеиной (1975 б), в которой обобщены материалы автора по исследованию обитателей стволов, стеблей и корней кустарников и трав Акибайского лесоучастка (Юго-Восточные Каракумы). Членистоногие-ин-

хейлины галлов саксауловых листоблошек детально исследованы Е.М.Данциг и Е.С. Сутоняевым (1969), В.Г.Каплиным (1981 а). Ряд общих закономерностей, свойственных ксилобионтам пустынной зоны, а также методические подходы к их изучению излагаются в монографии Б.М.Мамаева (1977). Пути приспособлений членистоногих к условиям в пустыне рассматриваются М.С.Гиллровым (1970).

Беспозвоночные животные, развивающиеся в тканях растений, в зарубежных пустынях исследованы слабее, чем в Средней Азии и Казахстане. Сведения по галлообразующим листоблошкам Монголии приведены в статьях М.М.Логиновой (1972, 1974), Туниса - Е.Бержевенном (Bergevin, 1927, 1931). Материалы по фауне златок Монголии обобщены А.В.Алексеевым (1975¹), двохвостков - Б.Намхайдоржем (1976). Насекомым-вредителям растений стран Средиземноморья посвящена сводка Уарда (Ward, 1913), северной части Аравийского полуострова - монография Ф.Боденхеймера (Bodenheimer, 1930). В них содержатся сведения по отдельным видам галлообразователей и других обитателей тканей растений. В работе П.Пьеринхофа (Pieringhoff, 1915) обобщены материалы по кормовым растениям около 200 видов жуков-фитофагов Алжира и Марокко. Наиболее полные данные по насекомым (ногохвосткам, щетинохвосткам, термитам, равнокрылым хоботным, жукам, чешуекрылым, двукрылым и др.) Северо-Западной Сахары приведены в монографии Ф.Пьера (Piere, 1958). Ряд видов галлиц Иордании, Ирака, Ирана, Афганистана описаны Э.Меном (Ménou, 1969, 1971), Монголии - Б.М.Мамаевым (1972). Особого внимания заслуживает монография И.Мате (Mateu, 1975), где приведены подробные данные по насекомым ксилофагам деревьев рода *Acacia* в условиях Северной Африки.

ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ И ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ ПЕСЧАНЫХ ПУСТЫНЬ

Песчаные пустыни Средней Азии и Казахстана находятся в пределах Ирано-Туранской подобласти самой крупной на земном шаре Сахаро-Гобийской пустынной биогеографической области (Лавренко, 1962; Бмельянов, 1974), протянувшейся с запада на восток более, чем на 10 тыс. км от Северной Африки до Центральной Азии. Большая часть Каракумов и Кызылкумов расположена в Кукотуранской, а Муон-

кумы, пустыни Балхаш-Алакольской впадины, Приаралья и Прикаспия - в Северотуранской провинциях.

Среди песчаных пустынь нашей страны - наиболее древние, по-видимому, Кызылкумы. В течение мелового периода, когда в Средней Азии и Казахстане получают распространение ландшафты сухих саванн, практически вся поверхность Турана и прилегающих равнин была покрыта водами моря. Лишь островные горы Центральных Кызылкумов (Кульджуктау, Ауминзатау, Тамдытау) в течение всего мелового периода и последующего времени оставались сушей. В мелу здесь формировалась красноземная кора выветривания, свидетельствующая об аридной климатической обстановке в это время (Федорович, 1975). Морская трансгрессия достигла максимума в палеогене, в ранне- и среднеолигоценное время. Климат к этому времени стал более засушливым, но настоящих пустынь пока не было (Синицын, 1962, 1965; Емельян в, 1972). Вероятно, песчаные берега палеогенового моря были одним из очагов, где начали формироваться псаммофильная флора и фауна песчаных пустынь. Со среднего олигоцена, когда началась эпоха альпийского горообразования, территория Казахстана и Средней Азии начала неравномерно подниматься, а море постепенно отступать в сторону Каспия. В неогене, во второй половине миоцена море отступило до меридиана, проходящего примерно через середину современного Арала и в дальнейшем не заходило восточнее этой линии (Федорович, 1975).

С начала миоцена на юге Средней Азии - широкое распространение получают полусубтропические полупустыни, сменившиеся в плиоцене полусубтропическими, а затем теплоумеренными пустынями с более прохладной зимой (Емельянов, 1972). По данным спорово-пыльцевого анализа, климат пустынь Турана в течение позднего плиоцена и четвертичного периода менялся в пределах сохранения условий произрастания саксаульников (Федорович, 1975). В предледниковое, верхне- и среднеледниковое время ведущую роль в осадконакоплении и рельефообразовании начинают играть деятельность ветра и рек Или, Чу, Амударьи, Сырдарьи, Мургаба и других, выносивших большое количество песчаного материала с окружающих гор, что благоприятно отражалось на режиме влажности почвогрунтов и способствовало преобладанию в растительности длительно вегетирующих кустарников и трав. Во второй половине четвертичного периода в связи с регрессивным развитием гидрографической сети, падением уровня грунтовых

вод и общим усыханием Средней Азии в травяном покрове пустынь Южного Турана широкое распространение получают эфемеры и эфемероиды (Коровин, 1961).

В геоморфологическом отношении современная Приморская низменность Юго-Западной Туркмении и Каракумы представляют перевеянную песчаную пустыню, сложенную миоцен-плиоценовыми и четвертичными аллювиальными отложениями палео- и пра-Амударьи, заложившейся в миоцене и вынесшей огромное количество песчаного материала с Памиро-Алая, поднявшегося в эпоху альпийского горообразования (средний олигоцен). Современный песчаный покров Кызылкумов имеет иной генезис. Он образовался за счет перевеивания песчаников и глин, меловых, палеогеновых и неогеновых толщ. Муонкумы сложены перевеянными морскими эоценовыми (средний палеоген) песками и аллювиальными миоцен-четвертичными песчаными толщами, представляющими продукты разрушения горных пород Тянь-Шаня рекой Чу (Федорович, 1975). Балхаш-Алакольская впадина заполнена перевеянными верхне- и среднечетвертичными озерно-аллювиальными песками с останцами более древних эоловых форм (Сваричевская, 1975).

Рельеф Низменных Каракумов слаборасчлененный (до 10-30 м), преимущественно грядово-бугристо-ячеистый, с широким развитием барханных массивов в их восточной части, а Заунгузских Каракумов - грядово-увалистый с эоловым расчленением до 60 м. На основных пространствах Кызылкумов и Муонкумов преобладают грядовые пески с глубиной эолового расчленения от 5-7 до 40-70 м (Федорович, 1975). Для пустынь Балхаш-Алакольской впадины характерны бархано-грядовые пески (Веденская, Сваричевская, 1975).

В климатическом отношении большая часть Каракумов и Кызылкумов расположена в подзоне южных, а Муонкумы, Таукумы, пески Сары-Ишикотрау - в подзоне северных пустынь. Климат южных пустынь формируется под влиянием Средиземноморья и характеризуется довольно мягкой и влажной зимой. Среднегодовая температура воздуха в южных пустынях 14-16°, в северных - 8-10°, среднемесячная температура июля - соответственно 28-32° и 24-26°, января - -4 - +2° и -8 -15°С. Различия в абсолютных температурах и сумме осадков менее значительны. Абсолютный максимум повсеместно равен +47-50°, минимум - -28-42°С. Годовая сумма осадков 70-220 мм. В южных пустынях осадки выпадают преимущественно в виде дождя в зимне-весенний период (декабрь-апрель) (рис.1). В северных пустынях они

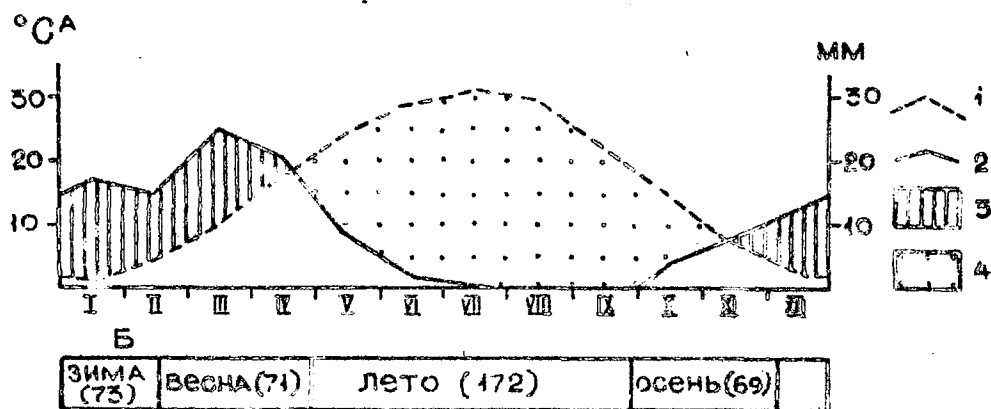


Рис. I.

Климатодиаграмма (А) и продолжительность климатических сезонов в днях (Б) в Восточных Каракумах (по многолетним данным метеостанции Репетек).

1 - кривая среднемесячных температур, 2 - кривая месячных сумм осадков, 3 - влажный и прохладный период, 4 - сухой и жаркий период.

распределяется более равномерно с небольшим максимумом весной (Справочник по климату СССР, 1967, 1969). И.Г.Оксенич и Н.Я.Мигнов (1973) на основании анализа среднесуточных температур выделяют для Каракумов климатические сезоны, хорошо согласующиеся с периодическими явлениями в жизни растений и животных. Период со среднесуточными температурами ниже $+5^{\circ}$, когда практически прекращается вегетация растительности, они относят к зиме, а выше $+20^{\circ}\text{C}$, при которых выгорают эфемеры и эфемероиды - к лету. Для весны и осени характерны среднесуточные температуры от $+5$ до $+20^{\circ}\text{C}$. В Восточных Каракумах в среднем начало зимы приходится на 5 декабря, весны - 16 февраля, лета - 28 апреля и осени - 27 сентября, а продолжительность сезонов соответственно 73, 71, 152 и 69 дней (рис. I Б). В самом продолжительном летнем сезоне целесообразно выделить наиболее жаркое время со среднесуточными температурами выше $+30^{\circ}\text{C}$ (конец июня - вторая половина августа).

Для песчаных пустынь Средней Азии и Казахстана характерно преобладание древесно-кустарниковой растительности, менее распространены травяные ассоциации. В барханных и барханно-бугристых

песках доминируют сообщества кандымовых (*Calligonum arborescens*, *C. sarut-medusae*), сизеновых (*Ammodendron conollyi*, *A. bifolium*) формаций. Созидификаторами в них выступают преимущественно эркек-и уркачиселин (*Stipagrostis karelinii*, *S. repensata*). Закрепленным бугристым и ячеистым пескам свойственны, с одной стороны, вторичные фитоценозы кандымовых (*Calligonum* spp.), черкезовой (*Salsola richteri*) астрагаловых (*Astragalus paucijugus*, *A. unifoliolatus*) вьюнковых (*Convolvulus korolkowii*, *C. divaricatus*) формаций, приуроченных к участкам, где по разным причинам исчезли крупные кустарники, прежде всего саксаул; с другой — коренные ассоциации белосаксауловой (*Haloxylon persicum*), черносаксауловой (*Haloxylon aphyllum*), тамарисковых (*Tamarix* spp.) формаций. Наиболее распространены в Каракумах и Кызылкумах илаковые белосаксаульники (*Haloxylon persicum* - *Carex physodes*). Черносаксаульники и сообщества *Tamarix* занимают незначительные пространства и приурочены к специфическим условиям обитания (Коровин, Пельт и др., 1963). В южных пустынях с влажной и сравнительно теплой зимой в растительном покрове закрепленных песков широко распространены эфемеры, участие которых резко снижается в фитоценозах северных пустынь.

По ведущему природному фактору фитоценозы песчаной пустыни Каракумы можно разделить на две группы. В черносаксауловых и тамарисковых ассоциациях наибольшую роль в формировании состава и структуры сообществ играют уровень залегания и степень минерализации грунтовых вод, используемых черным саксаулом, характер и степень засоления почвогрунтов. В Восточных Каракумах при глубине залегания грунтовых вод 4-9 м и их минерализации до 5-6 г/л формируются высокопродуктивные фитоценозы песчаной пустыни — илаковые (*Haloxylon aphyllum* - *Carex physodes*) и илаково-разнотравно-однолетнесолянковые черносаксаульники (*Haloxylon aphyllum* - *Carex physodes* - *Kochia odontoptera* + *Suaeda arcuata* + *Londesia exiantha* + *Microserphala lamellata*) с хорошо увлажненными, песчаными и легкосупесчаными, незасоленными, а также слабо- и средnezасоленными почвами (Гунин, Дедков, 1978). Увеличение обилия черного саксаула приводит к росту количества ежегодно опадаемых зеленых побегов, в результате разложения которых происходит засоление и уплотнение верхних горизонтов почвы. Вследствие этого на смену илаково-разнотравно-однолетнесолянковым черносаксаульникам постепенно приходят

сведовые (*Haloxylon aphyllum-Suaeda arcuata*), сведово-нитрариевые (*Haloxylon aphyllum-Nitraria schoberi-Suaeda arcuata*) со средне-, местами сильнозасоленными супесчаными почвами. При повышении уровня залегания грунтовых вод до 1-2 м и их минерализации до 20-30 г/л (неопубликованные данные С.В. Вейсова) черный саксаул практически исчезает, и на таких участках формируются солончаки с разреженным растительным покровом из нитрарии (*Nitraria sibirica*), тамарисков (*Tamarix* spp.), однолетних солянок.

В фитоценозах прочих формаций (эркекселиновой, кандымовых, черкезовой, белосаксауловой и др.) ведущий природный фактор - степень подвижности субстрата. В Восточных Каракумах по мере естественного зарастания барханных песков наблюдаются смены эркекселинников (*Stipagrostis kazelinii*) на крупнобарханных песках эркекселиновыми кандымниками (*Calligonum arborescens-Stipagrostis kazelinii*) на среднебарханных песках, затем уркахиселиновыми кандымниками (*Calligonum caput-medusae-Stipagrostis* sp) на бугристо-барханных и барханно-мелкобугристых песках и уркахиселиновыми белосаксаульниками (*Haloxylon persicum-Stipagrostis pennata*) на среднерасчлененных барханно-бугристых песках. Конечной стадией зарастания барханных массивов являются илаковые белосаксаульники (*Haloxylon persicum-Carex physodes*) на бугристых и ячеистых песках (Каплин, 1976 а). В барханных и барханно-бугристых песках примитивные рыхлопесчаные почвы формируются лишь под крупными кустарниками. Почвы илаковых белосаксаульников незасоленные, песчаные. Среди однолетних трав в барханных песках преобладают раннелетние, летние и летне-осенние травы и полностью отсутствуют эфемеры. В закрепленных песках широко распространены и однолетние травы с более поздними сроками вегетации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

При изучении животных, обитающих в тканях растений песчаной пустыни, основное внимание уделялось мелким и сравнительно крупным членистоногим (микро- и мезоартроподам), в особенности насекомым.

Изучение членистоногих, обитающих в тканях растений, прово-

дилось в основных урочищах песчаной пустыни от кандымников на барханных песках до бело- и черносаксаульников на закрепленных песках и солончаков. Vegetирующие особи деревьев, кустарников и большинства многолетних трав исследовали по возрастным состояниям (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976). Как показал опыт, сравнительно полное выявление связей беспозвоночных животных с ценопопуляциями растений возможно лишь на протяжении всех этапов их большого жизненного цикла—от прорастания до отмирания (Мамаева, 1976; Каплин, 1979 б, в). В исследованных ценопопуляциях выделяли имматурные (имеющие основные скелетные оси, но не закончившие формирование), молодые вегетативные (полностью сформированные, но не вступившие в стадию цветения и плодоношения), молодые, средневозрастные и старые генеративные, старые вегетативные (прекратившие плодоношение) особи. Ювенильные особи, практически не заселенные беспозвоночными и отличающиеся большими колебаниями численности по годам, при изучении ксило- и фитобионтов не учитывали. Для каждого возрастного состояния брали в популяциях деревьев и кустарников 4–15, многолетних трав 8–30 модельных особей. В одной ценопопуляции древесных растений за учет обследовали 20–33, многолетних трав – 40–60 особей. Растения предварительно откапывали до глубины около 1 м, на полог из грубой материи отделяли корни от надземной части, надземные органы расчленяли по горизонтам через 0,5–1 м. Глубже 1 м членистоногие в корнях встречались редко. В каждом из горизонтов отделяли живые ветви и корни от сухих, взвешивали на технических весах, расщепляли и тщательно просматривали, выбирая различимых невооруженным глазом членистоногих и помещая их в почвенные стаканчики. Для выявления микроартропод пробы разлагающейся древесины в полиэтиленовых мешочках доставлялись в лабораторию, где в течение суток экстрагировались в термомолекторах. В лабораторных условиях собранных членистоногих взвешивали на аналитических и торсионных весах и фиксировали в 70%-ном этиловом спирте по общепринятой методике (Фасулати, 1971). В дальнейшем по горизонтам и в целом образце определяли состав, среднюю численность и биомассу обитателей древесины, стеблей и корней растений каждого возрастного состояния. За период работ взяты и проанализированы около 300 модельных особей деревьев и кустарников и 1500 многолетних трав, где учтено соответственно 9,6 и 3,1 тыс. мезоартропод. Параллельно в обследуемых урочищах

закладывали пробные площади размером около 1 га и проводили таксацию ценопопуляций древесных растений и многолетних трав (за исключением *Saxex physodes*), что позволило выявить их численность и возрастные спектры. Исходя из количества растений каждого возрастного состояния на 1 га, средней численности и биомассы чл. многоногих в ветвях, стволах, стеблях и корнях в расчете на один куст, получены данные по абсолютной численности и биомассе колло- и фитобионтов на 1 га. Показатели абсолютной численности беспозвоночных животных имеют большое значение в решении многих вопросов синэкологии. Без них невозможно надежное сравнение, например, комплексов педобионтов и беспозвоночных, обитающих на растениях или в их тканях. Впервые количественный анализ населения беспозвоночных животных наземных биогеоценозов применен В.А. Догелем (1924) на примере лугов Петергофа. Однако данных только численности, как правило, недостаточно, необходимы также показатели биомассы животных. Это обусловлено прежде всего тем, что масса отдельных особей беспозвоночных, например, клещей или ногохвосток и личинок жуков различается в сотни, тысячи и даже десятки и сотни тысяч раз. Кроме того, без показателей биомассы невозможен анализ потоков энергии в биогеоценозах, закономерностей их динамического равновесия (Станчинский, 1931).

Большая часть насекомых, обитающих в ветвях, стволах и корнях древесных растений, характеризуется многолетними жизненными циклами. В связи с этим их учеты проводились один раз в год в последней декаде марта, начале апреля, за 1-2 месяца до окукливания личинок старшего возраста массовых видов. Учеты членистоногих в стеблях многолетних трав проводили не менее трех раз в год в течение всего периода развития доминирующих видов - от яйцекладки до окукливания личинок и вылета имаго.

У корневищного эфемероида илака (*Saxex physodes*) проводились отдельные обследования генеративных побегов, а также вегетативных побегов первого и второго года жизни. Учет численности побегов осуществлялся на площадках 50 X 50 см с последующим пересчетом числа побегов на общую площадь, занятую илаком в фитоценозе. За развитием и изменением обилия его фитобионтов наблюдали круглогодично не реже одного раза в месяц. Всего просмотрено и вскрыто около 3 тыс. побегов *Saxex physodes* и учтено 830 яиц, личинок и куколок преимущественно златки *Cylindromorphus rubescens*.

При исследовании животных, обитающих в стеблях и корнях однолетних растений песчаной пустыни, большое значение придавалось более полному охвату растений, относящихся к разным жизненным формам. Для выявления состава и численности фитобионтов стеблей и корней зимне-весенних, ранне- и средневесенних трав в одной ценопопуляции за один учет бралось до 100-150, а раннелетних, летних и летне-осенних - до 50-100 растений (Фасулати, 1971). При низком обилии трав приходилось обследовать меньшее количество растений. Численность однолетних растений устанавливалась в момент их максимального развития (цветение, начало плодоношения) на площадках 50 X 50 см с последующим пересчетом на 1 га, исходя из особенностей горизонтальной структуры фитоценозов (Каплин, 1976 б, 1980). Наблюдения за онтогенезом членистоногих велись не реже 1-3 раз в месяц с момента откладки яиц и отрождения личинок до окукливания и вылета имаго.

Иная методика применялась при учетах членистоногих, развивающихся в зеленых побегах деревьев и кустарников, среди которых преобладают галлообразователи. Количество галлов по видам подсчитывали на ветвях диаметром 1-2 см. В дневник, кроме числа галлов, записывали средний диаметр ветви, возрастное состояние куста, экспозицию и высоту, с которых ветвь была взята. Толщину ветви определяли с помощью циркуля-измерителя. В каждой ценопопуляции за один учет брали 20-50 ветвей. В камеральных условиях с помощью четырехзначных математических таблиц В.М.Брадиса по среднему диаметру ветвей устанавливали площадь их сечения. Затем для кустов каждого возрастного состояния находили сумму сечений обследованных ветвей и общее число галлов различных видов членистоногих. Это позволило определить для кустов разных возрастных состояний видовой состав и среднюю численность галлов членистоногих на модельной ветви с площадью сечения 1 см². Параллельно, проведя в исследуемых ценопопуляциях таксации всех ветвей диаметром 1-2 см, получили для кустов разных возрастных состояний и для популяций в целом сумму сечений ветвей в см²/га. На основании общей суммы сечений ветвей и количества галлов на модельных ветвях с площадью сечения 1 см² определяли их абсолютную численность на 1 га. В лабораторных условиях галлы взвешивали по видам для определения среднего веса, затем разбирали под биноклем и устаравливали средние показатели численности и биомассы хозяев в одном

галле. Так были получены данные по абсолютной численности и биомассе галлов и возбуждающих их членистоногих. Учеты галлов проводили не менее трех раз в течение периода вегетации деревьев и кустарников, а в необходимых случаях и после ее прекращения.

Анализ галлов саксауловых листовлошек рода *Caillardia* для выявления их инквилинов проводили не реже одного раза в месяц. В одной ценопопуляции за учет брали по 100 галлов каждого вида листовлошек, которые помещали в отдельные полиэтиленовые пакеты. Пакеты после сбора галлов плотно завязывали. Эта мера предосторожности вызвана тем, что часть инквилинов, в особенности трипсы и многие клещи, покидают галлы после сбора. В лабораторных условиях в пакеты на несколько минут помещали небольшие ватные тампоны, смоченные смесью эфира с этиловым спиртом. Затем галлы вскрывали под биноклем, ведя полный учет инквилинов и хозяев. Часть инквилинов взвешивали на аналитических весах для определения среднего веса. Показатели абсолютной численности инквилинов устанавливались, исходя из количества галлов на 1 га и среднего числа членистоногих в одном галле, а показатели их биомассы — на основании данных по абсолютной численности артропод и среднему весу. Всего разобраны под биноклем и проанализированы 3,2 тыс. галлов, где учтены 37,9 тыс. членистоногих.

В целом для определения среднего веса членистоногих, обитающих в тканях растений песчаной пустыни, взвешено 1,7 тыс. животных.

При анализе степени поврежденности плодов и семян пустынных растений, а также при выявлении их вредителей в одной ценопопуляции с кустов разных возрастных состояний брали 500–1000 (5–10 проб по 100) плодов маревых, 300 (3 пробы по 100) плодов и семян бобовых, *Ephedra strobilacea* кандымов, 100 соцветий сложноцветных (Каплин, 1979 а). Мелкие плоды и семена маревых, бобовых, *Ephedra strobilacea* вскрывали и просматривали под биноклем, а крупные плоды кандымов и соцветия сложноцветных — невооруженным глазом. Анализ плодов и семян проводили с момента их образования до опадения. Общие запасы семян маревых, кандымов, хвойника определяли по методике, описанной для учета абсолютной численности галлов. Всего проанализированы 49,9 тыс. плодов и семян. Для установления видовой принадлежности личинок насекомых, развивающихся в плодах и семенах, а также в стволах, ветвях и корнях деревьев

и кустарников, в стеблях и корнях трав, в галлах широко применялось воспитание их до стадии имаго в естественных и лабораторных условиях.

Ошибка в определении показателей абсолютной численности и биомассы беспозвоночных животных, обитающих в тканях растений песчаной пустыни, определялась на основании сравнения данных 3-4 учетов, проведенных в одни и те же сроки, в одних и тех же фитоценозах. Для преобладающих групп ксило- и фитобионтов она составила в среднем 20-40 %.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЛАНДШАФТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП ЧЛЕНИСТОНОГИХ, ОБИТАЮЩИХ В ТКАНЯХ РАСТЕНИЙ

В настоящее время в тканях растений Каракумов установлено развитие около 280 видов членистоногих, относящихся к 3 классам и 9 отрядам. В Восточных Каракумах автором собрано около 170 видов, исследованы трофические связи и циклы онтогенеза 120 форм членистоногих. При характеристике распространения животных мы пользовались, главным образом, зоогеографическим делением и номенклатурой ареалов, предложенными А.Ф. Емельяновым (1974). При выяснении пищевой специализации членистоногих к монофагам относились животные, связанные с отдельными видами, а узким олигофагам - родами растений. В состав олигофагов включались животные, питающиеся на растениях нескольких родов одного семейства, а полифагов - на растениях двух или более семейств (Емельянов, 1967).

При исследовании сезонных ритмов развития животных основное внимание уделяли выявлению обязательной диапаузы. К типичным обитателям растительных тканей относились членистоногие, питающиеся и прокладывающие в них ходы в личиночной или личиночной и имагинальной стадиях.

Закономерности ландшафтного распределения, сезонной динамики обилия и экологических особенностей рассматриваемых ниже обитателей тканей растений песчаной пустыни положены в основу выделения их комплексов.

Ракообразные

Мокрицы (Isopoda). В пустынях СССР обитают мокрицы большинства семейств, представленных в фауне Палеарктики. Наиболее разнообразны они в лессовых пустынях. Для песчаных пустынь характерны виды панпалеарктического рода *Prottracheoliscus*, включающего около 40 видов. Заселение пустынных местообитаний сравнительно влаголюбивыми мокрицами рода *Prottracheoliscus* происходило, по-видимому, за счет участков с менее аридными условиями. Об этом свидетельствует практическое отсутствие у них приспособлений к условиям сухого и жаркого климата, за исключением хорошо развитых трахей (Боруцкий, 1948).

В Каракумах в почве, норах грызунов и в потерявшей структуру древесине крупных кустарников обычны мокрицы *P. orientalis*, но найденные вне пустынь Турана. Особенно многочисленны они в корнях саксаула в старых черносаксаульниках, где почвы отличаются повышенной влажностью. Саксаул заселяют в средневозрастном генеративном состоянии, предпочитая старые и отмершие кусты. В Репетекском заповеднике средняя численность *P. orientalis* в корнях белого саксаула в илаковых белосаксаульниках - 0,3, а черного - в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках - 1,9 экз/куст. В одном корне бывает до 50 мокриц.

Паукообразные

Тромбидиформные клещи (Trombidiformes), развивающиеся в тканях растений, в песчаной пустыне представлены преимущественно видами сем. *Eriophyidae*, вызывающими деформацию зеленых побегов, коры, верхних слоев древесины. Галлы клещей сем. *Eriophyidae* - разнообразные бесформенные разрастания, формируемые в результате поражения клещами почек, тронувшихся в рост верхних члеников молодых зеленых побегов или участков коры. Клещи, повреждающие зеленые побеги, обычны на тамарисках, черном и белом саксаулах, кандымах, эремопартоне обвислом, предпочитают заселять деревья и кустарники на хорошо увлажненных почвах. Особенно многочисленны в небольших поселках, оазисах и вблизи них. Однако видовой принадлежности ни одного из клещей сем. *Eriophyidae* песчаной пус-

тны точно не установлена. В Восточных Каракумах максимальная численность галлов Eriophyuidae повсеместно наблюдается в мае. На зеленых побегах черного саксаула в илаково-разнотравно-однолет-несслянковых черносаксаульниках в это время она составляет 2,5-5,8 экз/модельную ветвь с площадью сечения 1 см² (75-190 тыс. экз/га), а на белом саксауле в илаковых белосаксаульниках - 0,2-0,5 (1,3-3,3). Саксауловые клещики сем. Eriophyuidae развиваются в собственных галлах с апреля по июнь более чем в одном поколении. В июне их галлы сморщиваются и усыхают, и клещики в массе переселяются в галлы листоблошек рода Caillardia, где питаются до осени и зимуют во взрослом состоянии. Обитатели живой коры обнаружены на ветвях Calligonum. В Репетекском заповеднике они чаще поражают ветви C. sarut-medusae и C. tubescens в барханно-бугристых и бугристых песках.

На стволах и ветвях отдельных кустов черного и редко белого саксаула много численны сидящие большими скоплениями галлы клещей сем. Psylloptiridae. Галлы представляют небольшие конические шишечки, состоящие из мясистых чешуй, формируются они в результате поражения клещами молодых почек порослевых побегов. В Восточных Каракумах зеленые галлы встречаются с апреля до октября. Зимуют взрослые клещи в практически сухих галлах. Массовый выход из зимовки и заражение новых почек наблюдались в конце марта - начале апреля.

Насекомые

Щетинохвостки (Thysanura). В барханных и закрепленных песках пустынь Средней Азии и Казахстана в подстилке, под отставшей корой, в полуистлевших стволах деревьев и кустарников обычны щетинохвостки средиземноморско-сахаро-туранского вида Stenolepisma mauritanicum. В Репетекском заповеднике S. mauritanicum обнаружен под корой песчаной акации, в сухих стволах саксаулов, кандымов, где питается детритом и развивающейся на нем низшей растительностью, чаще встречаясь во влажное и прохладное время года (Каплин, 1977). Зимуют щетинохвостки в состоянии оцепенения, живут до 4-5 лет, размножаясь один раз в году.

Термиты (Isoptera). Из 7 видов термитов, выявленных на

территории СССР, в песчаных пустынях обитает *Anacanthotermes ahngerianus* и *Amitermes rhizophagus* (Жужиков, 1979). В Восточных Каракумах *A. ahngerianus* чаще встречается в черносахсаульниках с близким залеганием грунтовых вод и глинистых горизонтов, реже на солончаках. В районе колодца Ераджи (90 км к ЗСЗ от Репетена) в сведово-нитратриевом черносахсаульнике с влажными, средне- и сильновзасоленными супесчаными почвами с прослоями глины численность термитников *A. ahngerianus* - около 100-130 на I га, а на солончаках с редкими кустами тамарисков и черного сахсаула - 3-5 на I га. *A. ahngerianus* устраивает гнезда в почве, питался на ее поверхности отмершей древесиной и другими растительными остатками. Для сбора пищи термиты строят глиняные фуражировочные галереи. Большинство видов рода *Amitermes* распространены в Австралии и Эфиопии (Жужиков, 1979). *A. rhizophagus* - типичный ксилобионт, известный только из Туркмении, где он распространен от барханных до бугристых песков, ведя скрытый образ жизни. Трофически связан преимущественно с отмершей, пораженной микроскопическими грибами, слабо и сильно разложившейся древесиной корней и прикорневой части стволов и ветвей. Иногда употребляет в пищу и живые ткани растений. В Репетекском заповеднике термиты *Amitermes rhizophagus* обнаружены в корнях кандымов, хвойника шишконосного, черкеза, белого сахсаула, песчаной акации. В крупнобарханных песках дважды они попадались в подземных частях стеблей рыхлодерновинного злака *Stipagrostis karelinii*. Кормовые растения чаще заселяют с средневозрастного генеративного состояния, предпочитая старые и отмершие кусты. Оптимальные условия обитания для *A. rhizophagus* складываются в слабо - и полужакрепленных барханно-бугристых песках, где его встречаемость в корнях взрослых и отмирающих кустарников около 50-55 %. В верхнем метровом слое корней одного куста учитывалось до 3 тыс. термитов. Массовое появление крылатых особей наблюдалось в последней декаде марта. В барханных и бугристых песках *A. rhizophagus* встречается реже. В черносахсаульниках по понижениям не найден.

Листоблошки (Psyllinea). Галлообразующие листоблошки в песчаной пустыне тесно связаны с кустарниками-эдификаторами растительного покрова родов *Tamarix*, *Haloxylon*, *Calligonum*. Численность их галлов часто бывает выше, чем других галлообразователей.

По-видимому, все листоблошки рода *Rachypsyllodes*, трофически связанные с деревьями и кустарниками сахаро-гобийского рода *Calligonum*, развиваются в галлах на зеленых побегах. В настоящее время в роде известно около 12 видов, распространенных в пустынях от Северной Африки до Центральной Азии. В Каракумах они представлены 8 видами (табл. I).

Наиболее обширные ареалы, охватывающие песчаные пустыни Турана и Центральной Азии, имеют листоблошки *R. citreus* и *R. cognatus*, свойственные каньмам секции *Medusa*. Ареалы *R. argutus*, *R. errator* и *R. probus* незначительно выходит за пределы Южного Турана. *R. argutus* - монофаг каньма *S. eliorodum*, распространенного от Кушкумов до Каракумов. *R. errator* и *R. probus* заселяют каньмы сравнительно молодой подсекции *Medusa* одноименной секции. Вне Каракумов пока не найдены *R. patulus*, *R. aeshulus* и *R. reverendus*, а вне Кызылкумов - *R. rostratus*. *R. aeshulus* и *R. reverendus* - монофаги *S. setosum* - исходной формы каньмов секции *Calligonum*, имеющей сравнительно древние корни (неоген) (Мусаев, Сосков, 1977). Распространен *S. setosum* в Каракумах и Кызылкумах.

В онтогенезе листоблошек рода *Rachypsyllodes* много неясного. Сведения по ним обобщены М.М. Логиновой (1978 б). По одним данным, зимуют взрослые особи (Припиенова, 1970; Логинова, 1972), по другим, что более вероятно, - нимфы II-III возраста (Логинова, 1978 б). В году до трех поколений. В Репетеке во второй половине сентября - октябре 1968-1969 гг. М.М. Логинова (1978 б) находила нимф I-II возраста зимующего поколения у *R. aeshulus*, *R. argutus*, *R. cognatus*, *R. probus*. В марте 1978-1980 гг. на *Calligonum caput-medusae* нами в значительном количестве встречались черно-коричневые нимфы *R. probus* II-III возраста. Зимуют нимфы в разнообразных укрытиях на ветвях каньмов в состоянии диапаузы, которую изживают в последних числах марта - начале апреля, когда у каньмов уже хорошо заметны новые побеги длиной до 0,3-1,0 см. Зеленые членистые побеги на ветвях каньмов расположены пучками, выходящими как бы из одного узла. Это обусловлено тем, что пазушная почка ветвится на очень раннем этапе формирования, и часть заложившихся боковых почек трогается в рост почти одновременно, что приводит к образованию пучка (Нечаева, Басилевская, Антонова, 1973). Рост побегов каньмов наиболее активен в апреле-мае, при этом ростовые побеги интенсивно ветвятся (Стещенко, 1977 б). Перезимовавшие ним-

Кормовые растения г. образующих листоблошек
песчаных пустынь

Вид	Кормовые растения	Краткая характеристика! галлов на однолетних зеленых побегах	Место наблюдения	Источник
Aphalaridae				
Pachypsylloidini				
<i>Pachypsyllodes argutus</i>	<i>Calligonum eriopodum</i>	Зеленый боб в основани боковых побегов	Кызылкумы, Каракумы	Логинова, 1970, 1978 б
<i>P. patulus</i>	<i>Calligonum arborescens</i> , <i>C. caput-medusae</i>	Зеленый или розовато-желтый веретеновидный боб в основании боковых побегов	Каракумы	Логинова, 1970, 1978 б
<i>P. probus</i>	<i>Calligonum arborescens</i> , <i>C. caput-medusae</i> , <i>C. rubescens</i>	Веретеновидный малиновый боб в основании боковых побегов	Средняя Азия	Логинова, 1964, 1978 б; Приписнова, 1970
<i>P. aemulus</i>	<i>Calligonum setosum</i>	Зеленый округлый боб в основании побегов первого порядка	Каракумы	Логинова, 1970, 1978 б
<i>P. reverendus</i>	<i>Calligonum setosum</i>	Малиновый округлый боб в основании побегов первого порядка	Репетек	Логинова, 1970, 1978 б
<i>P. cornutus</i>	<i>Calligonum arborescens</i> , <i>C. caput-medusae</i> , <i>C. rubescens</i> , <i>C. mongolicum</i>	Зеленый округлый боб в основании побегов первого порядка	Монголия, Казахстан, Средняя Азия	Логинова, 1964, 1974, 1978 б; Приписнова, 1970

Вид	Кормовые растения	Краткая характеристика галлов на однолетних зеленых побегах	Место наблюдения	Источники
<i>P. errator</i>	<i>Calligonum arborescens</i> , <i>C. caput-medusae</i> , <i>C. rubescens</i>	Боковое вздутие на побеге	Муонкумы, Кызылкумы, Каракумы	Логинова, 1970, 1978 б
<i>P. citreus</i>	<i>Calligonum arborescens</i> , <i>C. caput-medusae</i> , <i>C. rubescens</i> , <i>C. setosum</i> , <i>C. mongolicum</i>	Боковое вздутие на побеге	Поволжье, Средняя Азия, Закавказье, Казахстан, Монголия	Логинова, 1964, 1978 б; Приписнова, 1970
²⁶ <i>Stigmaphalarini</i> <i>Colposcena aliena</i>	<i>Tamarix</i> sp.	Колос из длинных прилегающих чешуй	Юго-восток европейской части СССР, Кавказ, Казахстан, Средняя Азия, Северная Африка, Иран, Афганистан, Монголия	Логинова, 1960, 1972, 1978 б
<i>Crestina tamaricina</i>	<i>Tamarix</i> sp.	Колос из чешуй	Юго-восток европейской части СССР, Кавказ, Средняя Азия, Казахстан, Монголия	Логинова, 1960, 1972, 1978 б; Иванова, 1971
<i>Caillardiini</i> <i>Caillardia haloxyli</i>	<i>Hammada schmittianum</i>	?	Южный Тунис	Bergevin, 1931; Логинова, 1978 а
<i>C. anabasisidis</i>	<i>Anabasis aphylla</i> , <i>A. salsa</i> , <i>A. truncata</i> , <i>A. brevifolia</i>	Округлые чешуйчатые шишки	Юго-восток европейской части СССР, Закавказье, Казахстан, Монголия	Куленова, 1963; Логинова, 1960, 1972, 1978 а; Мамаева, 1976

<i>C. robusta</i>	<i>Haloxylon arhyllum</i> , <i>H. ammodendron</i> , <i>H. persicum</i>	Крупные конические шишки из плотно прижатых чешуй	Алашань, Гоби, Казахстан, Средняя Азия	Логинава-Дудькина, Парфентьев, 1956; Логинава, 1972, 1978а; наблюдения автора
<i>C. nana</i>	<i>Haloxylon arhyllum</i> , <i>H. ammodendron</i>	Мелкие чешуйчатые шишки	Гоби, Прибалхашье	Логинава-Дудькина, Парфентьев, 1956; Логинава, 1972, 1978а
<i>C. inedita</i>	<i>Haloxylon arhyllum</i>	Крупные конические шишки из плотно прижатых чешуй	Прибалхашье, Кызылкумы, Каракумы	Логинава, 1978а; наблюдения автора
<i>C. azurea</i>	<i>Haloxylon arhyllum</i>	Шишки из оттопыренных мясистых чешуй	Казахстан, Средняя Азия	Логинава-Дудькина, Парфентьев, 1956; Логинава, 1978а
<i>C. notata</i>	<i>Haloxylon persicum</i>	Небольшие шишки с жесткими оттопыренными чешуйками	Прибалхашье, Кызылкумы, Каракумы	Логинава-Дудькина, Парфентьев, 1956; Логинава, 1978а
<i>C. accola</i>	<i>Haloxylon persicum</i>	Небольшие шишки с оттопыренными чешуйками	Прибалхашье, Каракумы, Кызылкумы	Логинава, 1978а

фы *P. errator* и *P. citreus* присасываются к боковой части ассимиляционных побегов в междоузлиях, постепенно обрастая с двух сторон створками, параллельными продольной оси побега. Смыкание створок над нимфами приводит к образованию двустворчатого одно-стороннего вздутия или галла. После прекращения питания нимфы створки раскрываются, и вылетает взрослая листовлошка. Перезимовавшие нимфы *Pachysylloides aemulus*, *P. reverendus* и *P. cornutus* присасываются в узлах пучков едва начавших рост зеленых побегов. При этом они располагаются между вплотную прилежащими друг к другу основаниями двух соседних побегов. В процессе питания нимфы основания побегов расширяются и образуется закрытый двустворчатый галл - боб. Вышедшие из зимовки нимфы *Pachysylloides argutus*, *P. probus* и *P. ratulus* сосут в узлах ветвящихся зеленых побегов, что приводит к незначительному расширению оснований боковых и прилежащей части основных побегов и формированию закрытых (*P. argutus*) или полузакрытых (*P. probus*, *P. ratulus*) двустворчатых галлов в виде веретеновидных бобов (Логинава, 1970). Обитание в тканях растений наложило существенный отпечаток и на морфологию нимф рода *Pachysylloides*. Они отличаются более слабым развитием ног и усиков, обусловленным почти неподвижным образом жизни в галле. Так, у нимф *Pachysylloides* старшего возраста усики 3-5-члениковые, а у открытоживущих нимф близкого рода *Acaecus* - 7-8-члениковые (Логинава, 1978 б).

В Каракумах лёт имаго зим вавшего поколения у *Pachysylloides errator* начинается с начала мая, у прочих видов - с середины апреля и характеризуется довольно растянутыми сроками. Вскоре после вылета листовлошки приступают к откладке яиц. Самки прикрепляют яйца к поверхности еще зеленых галлов, под чешуйками почек, в пазухах вегетативных и генеративных побегов и т.д. Откладка яиц в ткани побегов, посредством их надреза яйцекладом (Логинава, 1978б), не наблюдалась. Отродившиеся вскоре нимфы первого поколения сосут чаще в старых зеленых галлах зимовавшего поколения, поддерживая тем самым их жизнеспособность. Реже образуют и новые галлы, что отмечалось у *P. citreus*, *P. errator*, *P. argutus*, *P. probus* и *P. ratulus*. Лёт взрослых первого поколения в значительной мере накладывается на лёт имаго зимовавшего поколения и продолжается у *P. aemulus*, *P. citreus*, *P. ratulus*, *P. argutus* и *P. reverendus* до начала июля, а у *P. cornutus*, *P. probus* и *P. errator* до середины июня. В Каракумах наличие летнего или второго поколения ус-

тановлено у *P. errator*, *P. citreus*, *P. argutus*, *P. cornutus* (Логина, 1978 б). Развитие нимф летом протекает также преимущественно в старых галлах, где они скапливаются в больших количествах. В августе – сентябре удавалось найти лишь единичные новые галлы *P. errator* и *P. citreus* с одиночными нимфами. Лёт имаго второго поколения завершается в сентябре и совпадает с окончанием вегетации кандымов. В Репетекке при отряхивании ветвей *Calligonum arborescens* в отдельные, особенно влажные годы, в сентябре довольно часто встречались самки, реже самцы *P. errator*, *P. citreus*, *P. cornutus*, *P. probus*. Нимфы зимующего или третьего поколения отрождаются во второй половине сентября – начале октября (Логина, 1978 б). М.Г. Приписнова (1970) указывает также на наличие трех поколений у *P. citreus* в Южном Таджикистане.

Учеты численности галлов, проведенные в апреле–мае 1977–1978 гг. в Репетекском заповеднике, показали, что на *Calligonum arborescens* преобладают *P. fatulus* и *P. cornutus*; на *C. caput-medusae* – *P. errator* и *P. citreus*; на *C. tubescens* – *P. cornutus* и *P. probus*. На *Calligonum setosum* в барханно–бугристых песках численность галлов *P. reverendus* несколько выше, чем *P. aemulus*, а в бугристых песках и особенно в долинообразных понижениях – ниже (табл. 24, 25). Сходный состав доминирующих видов получен при учетах и взрослых листоблошек (табл. 2).

Наибольшее обилие имаго и галлов *Pachyrhynchoides* наблюдалось в апреле–мае (конец развития зимовавшего поколения). В это время минимальна она у *Calligonum arborescens* и *C. eriopodum* (14–18 экз./модельную ветвь), а максимальна – у *C. caput-medusae* (87–100 экз./модельную ветвь). У *C. tubescens* она составляла около 28, а у *C. setosum* снижалась от 50 экз./модельную ветвь с площадью сечения 1 см² в барханно–бугристых песках и до 14 – в долинообразных понижениях.

Таким образом, среди кандымовых листоблошек рода *Pachyrhynchoides*, вызывающих образование на зеленых побегах крайне примитивных двустворчатых галлов, в Каракумах преобладают эндемики Южного Турана (75 %). В целом для них характерны поливольтинные жизненные циклы с зимней диапаузой нимф младших и средних возрастов. Интенсивное галлообразование наблюдается лишь в весенний период под влиянием нимф зимовавшего поколения и совпадает со временем наиболее активного роста зеленых побегов, когда они легко подда-

Видовой состав и соотношение количества галлообразующих
в основных урочищах Репетекского заповедника

Вид	Calligonum arborescens	Calligonum caput-medusae		
	эркекселино- вые кандым- ники	уркачисели- новые кан- дымники	уркачисели- новые бело- саксаульни- ки	илаковые бе- лосаксауль- ники
<i>Pachypsyllodes argutus</i>	-	-	-	-
<i>P. aemulus</i>	-	-	-	-
<i>P. reverendus</i>	-	-	-	-
<i>P. corollatus</i>	$\frac{141}{61,3}$	$\frac{12}{16,0}$	$\frac{39}{25,0}$	$\frac{14}{24,1}$
<i>P. probus</i>	$\frac{26}{11,3}$	$\frac{3}{4,0}$	$\frac{9}{5,8}$	$\frac{11}{19,0}$
<i>P. patulus</i>	$\frac{2}{0,9}$	$\frac{16}{21,3}$	$\frac{1}{0,6}$	
<i>P. errator</i>	$\frac{27}{11,7}$	$\frac{43}{57,3}$	$\frac{106}{68,0}$	$\frac{33}{56,9}$
<i>P. citreus</i>	$\frac{34}{14,8}$	$\frac{1}{1,4}$	$\frac{1}{0,6}$	-
И т о г о	$\frac{230}{100}$	$\frac{75}{100}$	$\frac{156}{100}$	$\frac{58}{100}$

ются деформации. Летом большая часть нимф первого и второго поколений питается в старых, медленно усыхающих галлах, и их численность резко падает.

С древесными и полудревесными маревыми родов *Haloxylon*, *Ambasis*, *Нашада* и других связаны галлообразующие листоблошки сахаро-гобиинского рода *Caillardia*, включающего 10 видов. Из них *C. haloxyli* и *C. marocana* - северосахарские, *C. dilatata* - са-

Таблица 2

листоблошек, учтенных на кандымах в 1972-1979 гг.

(числитель - число особей, знаменатель - %)

<i>Calligonum rubescens</i>	<i>Calligonum setosum</i>		<i>Calligonum eriopodum</i>
илаковые бело-, черносаксауль- ники	уркачиселиновые белосаксаульни- ки	илаковые бело-, черносаксауль- ники	илаковые бело-, черносаксауль- ники
-	-	-	$\frac{104}{100}$
-	$\frac{7}{70,0}$	$\frac{21}{58,3}$	-
-	$\frac{3}{30,0}$	$\frac{1}{2,8}$	-
$\frac{30}{56,6}$	-	-	-
$\frac{21}{39,6}$	-	-	-
-	-	-	-
$\frac{1}{1,9}$	-	-	-
$\frac{1}{1,9}$	-	$\frac{14}{38,9}$	-
$\frac{53}{100}$	$\frac{10}{100}$	$\frac{36}{100}$	$\frac{104}{100}$

харо-синдский, *C. azurea*, *C. inedita*, *C. notata* и *C. ascola* - туранские, *C. robusta* - турано-гобийский, *C. anabasisidis* - северо-турано-гобийский и *C. papa* - прибалхашско-гобийский виды. *C. haloxuli* развивается на кустарнике *Halimolobos schmittianum*; *C. anabasisidis* - на полукустарниках и полукустарничках рода *Anabasis*; *C. robusta* - на черном, белом и зайсанском, *C. papa* - на черном и зайсанском, *C. azurea* и *C. inedita* - на черном, а *C. notata* и

S. assola - на белом саксаулах. Кормовые растения *S. maroccana* и *S. dilatata* неизвестны (Логинава, 1978 а).

Род *Caillardia* имеет, по-видимому, более древние корни по сравнению с родом *Rachysyllodes*. Наиболее примитивные черты морфологии свойственны видам, населяющим Северную Африку и Юго-Восточный Иран. Самым сложным строением отличаются саксауловые листоблошки (Логинава, 1978 а).

Самки *Caillardia* чаще откладывают яйца на почки, реже на побеги, прикрепляя их с помощью небольшого стебелька. Отродившиеся нимфы сосут между зачаточными листочками почек или конусов нарастания тронувшихся в рост ассимиляционных, реже ростовых и генеративных побегов. Это приводит к пролификации почек или верхней части побегов, сильному разрастанию рудиментов листьев (Слепян, 1958, 1960) и формированию галлов в виде чешуйчатых шишечек. Нимфы листоблошек питаются под прижатыми или оттопыренными чешуйками галлов. Из 10 видов рода галлы описаны у саксауловых листоблошек и *Caillardia anabasis* (Логинава-Дудкина, Парфентьев, 1956; Куленова, 1963; Логинава, 1978 а) (см. табл. I). Различия галлов *S. notata* и *S. assola*, представляющие небольшие шишечки с оттопыренными жесткими чешуйками, пока не установлены. Галлы *S. azurea* имеют сходное строение но их чешуйки более мясистые. Чешуйки галлов *S. robusta* и *S. inedita* плотно прижаты. По нашим наблюдениям в Репетекке, у *S. inedita* они с наружным беловатым опушением, отсутствующим у *S. robusta*. В Каракумах на черном саксауле галлы *S. inedita* практически повсеместно встречаются чаще, чем *S. robusta*.

Жизненные циклы довольно подробно исследованы у *Caillardia robusta*, *S. notata* и *S. azurea* в Прибалхашье (Логинава-Дудкина, Парфентьев, 1956). Многолетнее изучение экологии саксауловых листоблошек в Репетекском заповеднике показало, что в Каракумах в их онтогенезе имеются существенные отличия по сравнению с Прибалхашьем.

Все саксауловые листоблошки в Каракумах развиваются в трех поколениях в году. Причем для *Caillardia azurea* характерна неустойчивость онтогенеза.

Самки *Caillardia azurea* откладывают яйца зимующего поколения в конце августа - начале сентября в почки ассимиляционных и генеративных побегов будущего года. В 1974-1980 гг. ежегодно и повсеместно из части яиц, отложенных, по-видимому, в конце августа, в не-

чале сентября отрождались нимфы, и в результате их жизнедеятельности пораженные почки трогались в рост и формировались мелкие сидячие галлы. Другая часть яиц зимовала в состоянии диапаузы. В 1975 г. первые зачаточные галлы обнаружены 4 сентября. В октябре рост нимф, достигших II-III возраста, и галлов практически прекращается. С наступлением заморозков часть галлов чернеет и усыхает, а прочие остаются зелеными до весны, несмотря на полное отсутствие признаков вегетации у кормового растения. Зимой нимфы *S. azigea*, расположенные под чешуйками галлов, продолжают питание, не увеличиваясь в размерах и не линяя также, как и многие зимующие личинки цикадок. Они становятся почти неподвижными лишь при температуре воздуха ниже $+1-1,5^{\circ}\text{C}$. Сохранение галлов зелеными в течение зимы объясняется, по-видимому, интенсивным сосанием нимф, способствующим усилению сокодвижения к галлам. В это время в одном галле *S. azigea* встречается до 5-II, в среднем 1,5-2 нимфы, тогда как в мае-июне в одном галле бывает 1-2, в среднем 1-1,3 нимфы. Кроме того, нимфы *S. azigea*, возможно, выделяют вещества, препятствующие вымерзанию и усыханию галлов. Из зимовавших в состоянии диапаузы яиц *S. azigea* нимфы отрождаются в конце февраля - начале марта, что совпадает с началом вегетации черного саксаула, и сравнительно быстро развиваются. Воздействуя на почки в начальный период их развития, весенние нимфы также, как и осенние, способствуют образованию сидячих галлов. В начале марта осенние и весенние галлы отличаются по размерам, а к последней декаде марта эта разница быстро сглаживается. 10-12 марта 1975 г. в Репетекском заповеднике численность сравнительно крупных галлов *S. azigea* с зимовавшими нимфами составляла в илаковом черносаксаульнике 51,5 %, в илаково-разнотравно-однолетнесолянковом черносаксаульнике - 45,2 %, а мелких галлов с нимфами, отродившимися весной, соответственно 48,5 и 54,8 %. Лёт имаго первого поколения в 1975 г. начался 5 апреля и продолжался до конца апреля - начала мая. Взрослые из осенних галлов вылетают на несколько дней раньше, чем из весенних. Галлы после вылета листоблошек быстро усыхают и опадают. Развитие нимф второго поколения происходило с последней декады апреля до начала июня, а лёт имаго наблюдался с конца мая до середины июня (рис. 10). Самки первого и второго поколений *S. azigea* откладывают яйца в почки боковых ассимиляционных побегов, реже на верхушки молодых побегов. В связи с этим в мае-

августе встречаются преимущественно сидячие галлы *S. azurea*, а иногда и расположенные на верхушках побегов, нижняя часть которых нормально развита. Летняя диапауза у *S. azurea* не выражена. Нимфы третьего поколения в 1975 г. отрождались с 25 июня до 5 июля, а их развитие протекало до середины августа. Интересно отметить, что в самое жаркое время года - в июле-начале августа, - когда наблюдается приостановка роста и частичное опадение побегов саксаула (Сулова, 1935; Вознесенская, Степенко, 1974), численность нимф третьего поколения в одном галле возрастала до 5 и составляла в среднем 1,6-1,9, как это отмечалось зимой. Взрослые третьего поколения летели с конца июля до середины сентября.

Прочие виды саксауловых листоблошек зимуют, как правило, в стадии яйца. Лишь в неполностью высохших галлах *Caillardia notata* зимой изредка удавалось найти отдельных нимф II-III возраста. Массовое отрождение нимф и появление мелких галлов первого поколения у *S. notata* и *S. ascola* наблюдается во второй, а *S. robusta* и *S. inedita* - в третьей декаде марта. К этому времени большая часть почек ассимиляционных и генеративных побегов черного и белесого саксаулов трогается в рост, под влиянием нимф видоизменяется лишь верхняя часть побегов, и галлы оказываются расположенными на их концах. Лёт имаго первого поколения у *S. notata* и *S. ascola* начинается с конца апреля - начала мая, а у *S. robusta* и *S. inedita* - во второй декаде мая и продолжается соответственно до конца мая и начала июня (рис. 10). Также, как и у *S. azurea*, галлы *S. ascola*, *S. robusta*, *S. inedita* и *S. notata* после вылета имаго быстро усыхают и опадают. Самки первого поколения откладывают яйца в тронувшиеся в рост почки боковых ассимиляционных побегов и на верхушки молодых побегов. Нимфы второго поколения *S. notata* и *S. ascola* в 1975 г. отрождались с 18-20 мая, а *S. robusta* и *S. inedita* - с 25-27 мая и их развитие продолжалось соответственно до второй и третьей декады июля. Первые крылатые особи *S. notata* обнаружены с 5-7 июля, а *S. robusta* и *S. inedita* - 10-12 июля и встречались до первой половины августа. Мелкие галлы третьего поколения *S. notata* и *S. ascola* появились с 3-5, а *S. robusta* и *S. inedita* - с 10 августа и развивались до второй половины сентября. Лёт имаго этого поколения происходил в сентябре-начале октября. Необходимо отметить, что второе и третье поколения рассматриваемых видов листоблошек в значительной мере налега-

от друг на друга, что обусловлено растянутыми сроками отрождения нимф.

Число нимф в галлах всех поколений у *C. notata* и *C. ascola* составляет I-2, редко 3-4, в среднем I-I,3, а *C. robusta* и *C. inedita* - соответственно I-2, 3, I-I,2.

Численность сформированных галлов, в которых нимфы благополучно закончили развитие, в первом и втором поколениях рассматриваемых видов листоблошек меняется незначительно. Чаше она бывает несколько выше во втором поколении, но в отдельные годы (1975 г.) наблюдалась и обратная картина. В третьем поколении обилие галлов снижается в 5-20 раз по сравнению с первым и вторым. Так, в 1975 г. численность галлов *C. notata* в белосаксаульниках Репетекского заповедника составляла в первом поколении 4,6-4,9, во втором - 3,6-4,8 и в третьем - 0,7-0,8 экз/модельную ветвь с площадью сечения 1 см², а в 1978 г. - соответственно 3,6; 5,6 и 0,6.

В илаковых и илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках Репетекского заповедника общая численность галлов *C. inedita* и *C. robusta* достигает 7-20 экз/модельную ветвь, а *C. azurea* - 4-8,5. В илаковых и уркачиселиновых белосаксаульниках суммарное количество галлов *C. notata* и *C. ascola* не превышало 5-8 экз/модельную ветвь, а *C. robusta* - 3-5.

Таким образом, в Каракумах фауна галлообразующих листоблошек рода *Caillardia* включает I турано-гобийский и 4 туранских наиболее специализированных саксауловых вида, развивающихся в трех поколениях в году.

Для *C. azurea* характерна неустойчивость онтогенеза, зимовка яиц и нимф одновременно. У прочих видов зимуют яйца. Летняя диапауза у всех видов, по-видимому, не выражена. Саксауловые листоблошки трофически связаны почти исключительно с зелеными побегами. В первом поколении они развиваются на ассимиляционных и генеративных, а во втором и третьем - на вегетативных побегах. Нимфы листоблошек всех поколений деформируют зимующие и не имеющие периода покоя почки и верхушки молодых побегов, способствуя пролификации почек и конусов нарастания побегов и формированию одиночных чешуйчатых конических галлов. Питание нимф нового поколения в развитых и быстро усыхающих галлах предыдущего поколения не отмечено. Под влиянием нимф ветвления почек, как это имеет место у многих галлиц, не происходит. Нимфы свободно располагаются под чешуйка-

ми галлов и особых камер не образуют. По морфогенезу галлов несколько обособленное положение занимает *S. azurea*. Во всех трех поколениях нимфы этого вида воздействуют чаще на нетронувшиеся в рост почки главных (первое поколение) или боковых (второе и третье поколения) зеленых побегов. Это приводит к видоизменению всего побега и образованию сидячих галлов. Нимфы прочих видов в первом поколении чаще сосут тронувшиеся в рост почки, а во втором и третьем — апикальные концы растущих побегов, в результате чего видоизменяется только верхняя часть побегов. Высокая численность галлов саксауловых листоблошек в первом поколении обусловлена началом вегетации. Во втором и третьем поколениях обилие галлов у *S. azurea* связано с интенсивностью закладки и развития почек боковых побегов, а у прочих видов — с ритмикой верхушечного роста зеленых побегов. У саксаулов наиболее интенсивный рост побегов наблюдается в мае—июне (Суслова, 1935; Стещенко, 1977 б), что обеспечивает благоприятные условия для развития нимф *S. robusta*, *S. inedita*, *S. notata* и *S. ascola* второго поколения и высокое обилие их галлов. Период онтогенеза нимф и формирование галлов третьего поколения совпадает со вторым слабо выраженным максимумом роста побегов саксаула (август—сентябрь). Рост вегетативных побегов на протяжении мая—сентября сопровождается их ветвлением (Ротов, 1964; Стещенко, 1977 б), что обеспечивает устойчивую кормовую базу для нимф *S. azurea* второго и третьего поколений. Особенно сильно побеги ветвятся после влажной зимы или весны. В такие годы в летний период резко возрастает и обилие галлов *S. azurea*. В 1978 г., когда в Репетеке в феврале—апреле выпало около 110 мм осадков, численность галлов *S. azurea* в третьем поколении (июль) возросла в илаковом черносаксаульнике до 8,5 экз./модельную ветвь, тогда как в обычные годы она не превышала 0,2—0,5 экз./модельную ветвь.

В подзоне северных пустынь (Прибалхашье) *S. azurea*, *S. robusta* и *S. notata* развиваются в двух поколениях в году и зимуют в стадии яйца (Логинова-Дудыкина, Парфентьев, 1956). Отрождение нимф и лёт имаго первого поколения здесь происходит на 30—40 дней позже, чем в южных пустынях. Развитие нимф последнего поколения у *S. azurea* заканчивается практически одновременно (середина августа), а *S. robusta* и *S. notata* — на 20—30 дней раньше. В Прибалхашье численность галлов и имаго саксауловых листоблошек в первом поколении заметно выше, чем во втором.

С тamarисками трофически связаны более 10 видов листоблошек южнопалеарктического рода *Colpocsenia*, однако способность к галлообразованию достоверно установлена лишь у сахаро-гобийского вида *S. aliena* (Логинава, 1960, 1972, 1978 б). Данные по биологии, по-видимому, *S. aliena* в Прибалхашье, указанного под названием *Aphalara* sp., приводятся в работе И.Д. Митяева (1958). По его материалам, зимовавшие в состоянии диапаузы нимфы листоблошек, весной заражают почки ассимиляционных и реж генеративных побегов. Это приводит к формированию колосовидных галлов, состоящих из множества листовидных, плотно прилегающих длинных чешуй, под которыми располагаются нимфы. Сходные колосовидные галлы образуются под влиянием нимф турано-гобийской листоблошки *Crastina tamaricina* (Логинава, 1960, 1972, 1978 б).

Подведем краткие итоги изложенного:

1. Фауна галлообразующих листоблошек Каракумов, как и других песчаных пустынь, сравнительно бедна. Она включает всего 15 видов, относящихся к 4 родам. Это объясняется прежде всего биологическими особенностями листоблошек в целом, которым более присущ открытый образ жизни. Они относятся к слабым галлообразователям и чаще вызывают довольно простые деформации растительных тканей по сравнению, например, с галлицами.

2. Становление фауны галлообразующих листоблошек песчаной пустыни протекало за счет автохтонных процессов, по мере освоения ими доминирующих видов деревьев и кустарников сем. маревых, гречишных, тamarисковых с крупными, интенсивно растущими зелеными побегами, на которых они образуют примитивные двустворчатые галлы (*Calligonum*), а также с менее мощными членистыми побегами, где нимфы псиллид поражают почки и конусы нарастания, формируя чешуйчатые конические галлы (*Naloxylon*, *Anabasis*, *Tamarix*). Не освоены галлообразующими листоблошками кустарники с укороченными вегетативными побегами или брахибластами в связи с особенностями строения побегов и практической невозможностью формирования на них чешуйчатых галлов, аналогичных галлам псиллид на саксауле. Не обнаружены галлы листоблошек и на травах.

На долю эндемиков Южного Турана в фауне листоблошек Каракумов приходится 40 %, а Турана в целом - 2/3 видов, относящихся к пустынным сахаро-гобийским родам. Значительно участие в фауне и турано-гобийских форм (27 %). Наиболее узкие ареалы свойственны представителям сравнительно молодых родов.

3. Тесные экологические связи листоблошек с кормовыми растениями, выражающиеся в малоподвижном образе жизни нимф в галлах и питании их в течение длительного периода развития соками зеленых побегов – основная причина узкой пищевой специализации псиллид. Около 47 % фауны листоблошек – монофаги, остальные – узкие олигофаги.

4. В песчаной пустыне рост и развитие зеленых побегов деревьев и кустарников в течение почти всего периода вегетации обуславливают у большинства видов, связанных с ними галлообразующих листоблошек, поливольтинные циклы онтогенеза с зимней диапаузой нимф младших и средних возрастов и яиц. В пустынях Турана, у галлообразующих листоблошек, по-видимому, наиболее близки к исходным непрерывным циклы с зимней диапаузой незакончивших питание нимф. Эмбриональная диапауза у них чаще связана с более суровыми экологическими условиями зимнего периода. Об этом свидетельствует, например, факт зимней приостановки развития *Caillardia azurea* в северных пустынях – на стадии яйца, а в южных – яйца и нимфы.

Кокциды (Coccinea). Интересный случай галлообразования у червецов *Acanthococcus orbicularis* на тамарисках в Прибалхашье описан И.Д.Митняевым (1958). Личинки *A. orbicularis*, поселяясь в междоузлиях зеленых побегов, постепенно обрастают с боков мясистыми створками, которые, смыкаясь, образуют небольшой двустворчатый галл. В конце лета – начале осени, с окончанием роста червеца, створки галла раскрываются, и самка покидает его. Таким образом, галлы червецов по особенностям формирования весьма сходны с галлами листоблошек *Rachysylloides citreus* и *P. errator* на кандымах.

Жесткокрылые, или Жуки (Coleoptera). Среди беспозвоночных, обитающих в тканях растений, одно из первых мест по количеству видов, обилию и роли в биогеоценозах занимают личинки жуков, относящиеся к 17 семействам и ~40 видам (с учетом неопределенных форм). Наибольшего разнообразия и численности достигают личинки долгоносиков и златок.

Пластинчатосусые (Scarabaeidae). Хрущи в корнях пустынных кустарников представлены личинками *Oxyctes*, *Pentodon*, по-видимому, *Eutyctes* (Медведев, Сабирова, 1973; Костин, 1973; Ягднеев, 1975; Мамаев, 1976 С; Каплин, 1979 б). В Каракумах личинки ирано-туранского вида *Pentodon minutus* повреждают корни

черного и белого саксаулов (Ягдыев, 1975). В Репетекском заповеднике они заселяют саксаул, начиная с молодого генеративного состояния, чаще встречаясь в закрепленных песках на корнях средневозрастных и старых кустов. Отдельные личинки встречались и на корнях сухих кустов в первые годы после усыхания. Средняя численность личинок *P. minutus* на корнях черного саксаула - I, а на корнях белого саксаула - 0,6 экз/куст. На одном корне отмечено до II личинок. Питаются они влажной разлагающейся и, по-видимому, живой древесиной. Личинки *P. minutus* не связаны с определенными видами растений, а реагируют на условия обитания в целом. В закрепленных песках Восточных Каракумов они обнаружены также на корнях кандымов, хвойника шишконосного. Развитие личинок многолетнее, жуки отрождаются осенью. Активны в апреле - начале июля (Медведев, 1960). В Прибалхашье отмершей древесиной корней саксаула питаются личинки *Oryctes punctipennis* (Костин, 1973), а в Каракумах подземными частями усыхающих стеблей паразитического многолетника *Cistanche flava* - личинки юнотуранского псаммофила *Oryctes ata* (Мамаев, 1977).

Точильщики (Anobiidae). Для пустынь СССР характерны всего 7 видов точильщиков, связанных преимущественно с сухими травянистыми растениями, однако экология большинства из них остается невыясненной (Логвиновский, 1977 а, б). В Восточных Каракумах в сухих генеративных стеблях *Dorema sabulosum* развиваются личинки турано-гобийского вида *Lasioderma costulatum*. Цикл онтогенеза *L. costulatum* одногодичный. Жуки активны в апреле - начале мая, в период бутонизации и цветения кормовых растений (рис. 12). Личинки откладывают в мае во влажные прикорневых листьев подсыхающих стеблей, реже в сухие прошлогодние стебли. Личинки младшего возраста питаются основаниями черешков прикорневых листьев, а затем внедряются в стебель. В 1980 г. с затяжной весной в Восточных Каракумах первые куколки *L. costulatum* обнаружены под корой стеблей в середине марта. 29 марта были собраны 46 куколок и I неокрепший жук, 9 апреля отдельные жуки уже покинули стебли, а к 17 апреля почти все жуки вылетели. Зимой 1980 г. средняя численность незакончивших питание диапаузирующих личинок, по-видимому, предпоследнего возраста в илаковом белосаксаульнике с умеренным режимом выпаса составляла I экз/стебель, а в заповедном уркачиселиновом белосаксаульнике с пятнами илака - 5-10 экз/стебель. В одном

стебле встречалось до 15-30 личинок, большая часть которых была сосредоточена в прикорневой части, в горизонте 0-25 см. Ширина головной капсулы личинок *L. costulatum*, собранных в январе, составляла I-I, I мм, а в марте перед окукливанием она была I,2-I,3 мм.

Капошонники (*Bostrychidae*). Из 30 обитающих в СССР видов тропических жуков сем. *Bostrychidae* в песчаных пустынях обнаружены 6 (табл.3). Для нормального развития им необходимо значительное содержание углеводов в корме. В связи с этим капошонники заселяют сухие стволы и ветви древесных растений в первые годы после отмирания (Мамаев, 1977). Цикл онтогенеза всех пустынных видов однолетний. Зимуют диапаузирующие личинки.

Т а б л и ц а 3

Кормовые растения личинок капошонников
(*Bostrychidae*) песчаных пустынь

Вид	Кормовые растения	Место наблюдения	Источник
<i>Xylogenes dilatatus</i>	Усохшие ветви и стволы <i>Tamarix</i>	Прибалхашье Кызылкумы Балханы, долина Сумбара	Митяев, 1955, 1958 Синадский, 1968 Ягдмев, 1978
<i>Phonapate deserti</i>	Усохшие ветви <i>Calligonum</i>	Каракумы	Каленов, Мамаев, Ягдмев, 1980; наблюдения автора
<i>Phonapate cum-ghan</i>	Усохшие ветви <i>Calligonum tubescens</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>Eneadesmus sinadskyi</i>	Усохшие ветви <i>Calligonum</i>	Кызылкумы Каракумы	Синадский, 1959 Каленов, Мамаев, Ягдмев, 1980; наблюдения автора
<i>E. punctulatus</i>	Усохшие ветви <i>Calligonum</i>	Кызылкумы	Синадский, 1968
<i>E. vicinus</i>	Усохшие ветви <i>Calligonum</i>	Кызылкумы	Синадский, 1968

В сухих стволах и ветвях *Tamarix* живут личинки *Xylogenes dilatatus* (Митяев, 1955, 1958; Синадский, 1968; Ягдмев, 1978). В

Прибалхашье окукливание происходит во второй половине апреля, а лёт жуков - в первых числах мая (Митяев, 1955, 1958). В Туркмении куколки появляются несколько раньше, в начале апреля (Ягдыев, 1978).

Личинки остальных 5 видов капюшонников трофически связаны с усохшими ветвями кустарников рода *Calligonum*. Из них в Каракумах и Кызылкумах многочислен *Enneadesmus sinadskyi*. В Восточных Каракумах личинки, куколки и жуки *E. sinadskyi* обнаружены нами в ветвях *Calligonum arborescens*, *C. carput-medusae* и *C. rubescens*. Чаще встречались они в селиновых кандымниках на барханных и барханно-бугристых песках. В 1978 г. окукливание личинок наблюдалось в последней декаде марта - начале апреля, а отрождение жуков - с 8-10 апреля. Из ветвей *Calligonum carput-medusae* выведены имаго *Phonarate deserti*, а *C. rubescens* - *Phonarate cum-shan*. Куколки *P. cum-shan* попадались с 10 апреля, а жуки 5-25 мая. Лёт жуков *P. deserti* происходил в начале июня. Личинки *Phonarate* чаще встречались в тонких ветвях. В Каракумах у *Enneadesmus* .. *Phonarate* зимуют личинки, по-видимому, предпоследнего возраста, приступающие к питанию в феврале. Зимующие личинки *P. deserti* держатся в пустых ходах длиной 2,0-5,5 см. Ширина головной капсулы личинок *E. sinadskyi*, собранных в конце января, - 0,7-0,8 мм, а в конце марта - начале апреля перед окукливанием - 0,9-1,0 мм. Часть личинок *Phonarate* не успевает закончить развитие в течение года, и цикл их онтогенеза затягивается до двух лет.

В Кызылкумах в сухих ветвях *Calligonum* развиваются также *Enneadesmus punctulatus* и *E. vicinus* (Синадский, 1968).

Щелкуны (Elateridae). Фауна щелкунов песчаной пустыни отличается бедностью и преобладанием высокоспециализированных форм (Гурьева, 1969, 1979). Из них в отмершей древесине корней крупных кустарников выявлены личинки широко распространенных родов *Melanotus* и *Cardiophorus* (Долин, 1978), чаще встречавшиеся в закрепленных и полужакрепленных песках. Личинки рода *Melanotus* живут в увлажненной разлагающейся, а *Cardiophorus* в потерявшей структуру древесине. По характеру питания они хищники и некресапрофаги. В Восточных Каракумах в корнях саксаулов преобладают личинки туранского эндемика *Melanotus acuminatus*, которые они заселяют с молодого генеративного состояния, достигая максимальной численности на старых кустах. На одном кусте отмечено до 5 личинок. В Репетекском заповеднике оптимальные условия обитания для

личинок *M. acuminatus* складываются в корнях черного саксаула в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках с влажными песчаными и супесчаными почвами, где средняя численность их I экз/куст. В корнях белого саксаула в илаковых белосаксаульниках с сильно иссушающимися в летний период почвами средняя численность личинок *M. acuminatus* не превышала 0,2 экз/куст. Изредка в черносаксаульниках попадались жуки и личинки *Melanotus avitus*. Личинки *Cardiophorus* заселяют корни старых и сухих кустарников, а также их пни. В Восточных Каракумах в корнях саксаула в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках среди них доминируют личинки *Cardiophorus variipennis* со средней численностью не более 0,1-0,7 экз/куст. Личинки родов *Melanotus* и *Cardiophorus* развиваются не менее 3 лет. Жуки *M. acuminatus* отрождаются осенью и зимуют в почве (Каплин, 1979 б). Они встречались с конца сентября до конца апреля. Жуки *C. variipennis* учитывались с ноября до середины мая.

Д р е в о е д ы (*Eucnemidae*). В закрепленных песках Каракумов в разлагающейся древесине корней кустарников обычны личинки древеседов. В настоящее время выявлен один вид *Asiocnemis shoravitzi*, тесно связанный со слабоувлажненной древесиной корней, разрушаемых трутовиками *Corticium haloxyl* и *Poria desertorum* (Мамаев, 1976 а, 1976 б). Заселяют кустарники с молодого и средневозрастного генеративного состояний, предпочитая старые кусты. Обнаружены и в корнях сухих кустарников в первые годы после усыхания. В илаковых белосаксаульниках Репетекского заповедника средняя численность личинок древеседов в корнях белого саксаула - 1,3, кандыма краснеющего - 1,6, хвойника шишконосного - 6,0 экз/куст, а в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках в корнях черного саксаула - 1,9 экз/куст. В одном кусте встречается до 15-70 личинок. Цикл их онтогенеза многолетний. На последнем году развития зимуют, по-видимому, личинки предпоследнего возраста, незначительно отличающиеся по размерам от взрослых. После зимовки массовая линька личинок отмечена во второй половине марта. В 1978 г. в лабораторных условиях окукливание личинок происходило во второй половине апреля, а лёт имаго наблюдался в мае.

З л а т к и (*Curculionidae*). Подавляющее большинство златок песчаной пустыни развивается в тканях растений. Личинки лишь отдельных форм (*Julodis variolaris*) способны жить в почве. Не-

смотря на значительное фаунистическое разнообразие, экология златок пустынь Средней Азии и Казахстана исследована недостаточно. В настоящее время кормовые растения личинок известны лишь для 43 видов, относящихся к 10 родам (табл.4). Из них 55 % ксилофаги, остальные обитают в корнях и стеблях трав.

В Восточных Каракумах выявлены около 46 видов златок, в Репетекском заповеднике нами собрано 31. Встречаются они повсеместно. В барханных и барханно-бугристых песках преобладают виды, развивающиеся в древесине и тканях многолетних трав, а в закрепленных песках - в древесине, корнях и стеблях однолетников (табл.5).

Фауна златок Каракумов складывается за счет видов, относящихся к почти всесветным (*Chrysobothris*, *Anthaxia*) или широко распространенным родам с максимумом разнообразия в Южной Палеарктике (*Sphenoptera*, *Agrilus*). Участие в фауне принимают та же представители эфиопско-палеарктического рода *Xantheremia*, средиземноморских родов *Asmaeoderella*, *Carpodis*, тропического - *Lampritis* и степного палеарктического - *Cylindromorphus*. К эндемичным относится лишь один род *Clema* (Крыжановский, 1955; Костин, 1973; Волкович, 1977, 1978, 1979 а, в). Наибольшее число видов относится к родам *Sphenoptera* (42 %), *Asmaeoderella* (28 %), *Chrysobothris*, *Xantheremia* (по 7 %). Эндемики Южного Турана составляют в фауне златок Каракумов 37,5 %, Турана в целом - 72,5 %. На долю ирано-южнотуранских видов приходится 12,5 %, ирано-туранских в целом - 20 % и турано-гобийских - 7,5 %.

С сухой древесиной акации *Ammodendron conollyi* трофически связаны личинки эндемиков Турана *Asmaeoderella repetekensis*, *Chrysobothris deserticola* и Южного Турана *C. jakovlevi*, *Xantheremia* sp. Чаще заселяют они стволы и ветви в первые годы после усыхания, развиваясь в коре, под корой и в более глубоких слоях древесины. В коре и под корой чаще встречались личинки средних и младших возрастов. Цикл онтогенеза *A. repetekensis* двухлетний. На первом и втором году зимуют в состоянии диапаузы незакончившие питание личинки. После зимовки к питанию приступают в феврале-марте. Эстивация у них не обнаружена. В 1980 г. окукливание личинок проходило с середины апреля до середины мая. В 1975 г. и в 1980 г. в лабораторных условиях жуки выводились с 4 по 20 июня в период плодоношения кормового растения (рис.9 Б). Личинки встречаются на ослабленных деревцах песчаной акации с иматурного и молодого ве-

Кормовые растения личинок златок (Vuprestidae) песчаных пустынь

Вид	Кормовые растения личинок	Место наблюдения	Источник
<i>Xantheremia koenigi</i>	Сухие побеги <i>Alhagi persarum</i>	Акибай, Марыйской области Ипай-Кала	Кривошеина, 1975 а Волкович, 1979 а
<i>X. subscalaris</i>	Сухие побеги <i>A. persarum</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1975 а; Волкович, 1979 а
<i>Xantheremia</i> sp.	Сухая кора и древесина ветвей и стволов <i>Almodendron conollyi</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>Asmaeoderella re- petekensis</i>	Сухая кора и древесина стволов и ветвей <i>A. conollyi</i>	Центральные и Восточные Каракумы	Волкович, 1979 а; наблюдения автора
<i>A. solskyi</i>	Сухие ветви <i>Astragalus paucijugus</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>A. personata</i>	Усыхающие ветви <i>Aellenia subarhylla</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, Мамаев, Ягдыев, 1975
<i>A. xerxes</i>	Стволики и ветви кустарникового <i>Convolvulus</i> sp.	Мангышлак, впадина Карагие	Волкович, 1979 а
<i>A. plavilscikovi</i>	Стволы и ветви <i>Reaumuria</i>	Мангышлак, окр. Красноводска	Волкович, 1979 а
<i>A. nivetecta</i>	Живые, реже отмирающие корни <i>Heliotropium grande</i>	Репетек	Волкович, 1976, 1979 а; наблюдения автора
<i>A. caspica sutu- rifera</i>	Живые и сухие подземные части стеблей и корневища <i>Jurinea derderioides</i>	Репетек	Ягдыев, Бегов, 1976; наблюдения автора

<i>Asmasoderella canescens</i>	Сухие стебли монокарпиков <i>Ferula, Dorema</i>	Бадхыз Репетек	Волкович, 1979 а Наблюдения автора
<i>A. dilatatisquamis</i>	Сухие стебли <i>Dorema sabulosum</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>A. dubia</i>	Сухие стебли <i>Atriplex moneta</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1975 а
	Сухие стебли и корни <i>Isatis violascens, Strigosella grandiflora, Suaeda arcuata</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>A. insueta</i>	Сухие стебли и корни <i>Isatis violascens</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>A. candens</i>	Живые и сухие стебли и корни <i>Chrozophora gracilis</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>Anthaxia lucidiceps</i>	Сухие стебли <i>Ferula litwinowiana, Dorema sabulosum</i>	Репетек	Ягдыев, Бегов, 1976; наблюдения автора
<i>Sphenoptera mesopotamica</i>	Нижние части стволов и корни <i>Tamarix</i>	Казахстан, Средняя Азия	Махновский, 1955; Синадский, 1968; Ягдыев, 1978
<i>S. potanini</i>	Нижние части стволов и корни <i>Haloxylon</i>	Казахстан, Средняя Азия	Яхонтов, Давлетшина, 1954 б; Токтаев, 1959; Ягдыев, 1975
<i>S. amplicollis</i>	Корни <i>Aellenia subarhylla</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, Мамаев, Ягдыев, 1975
<i>S. punctatissima</i>	Живая древесина стволов и ветвей <i>Haloxylon arhyllum, H. persicum</i>	Каракумы	Ягдыев, 1975; Кривошеина, 1975 а; Наплин, 1979 б

Вид	Кормовые растения личинок	Место наблюдения	Источник
<i>Sphenoptera hauseri</i>	Живая древесина стволов и ветвей <i>Haloxylon persicum</i>	Каракумы	Токгаев, 1959; Каплин, 1979 б
<i>S. ovata</i>	Живая древесина корней и нижней части стволов <i>Haloxylon persicum</i>	Южный Таджикистан	Алексеев, 1978
<i>S. ahngeri</i>	Живая древесина стволов и ветвей <i>Salsola richteri</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>S. schneideri</i>	Живые стволы и ветви <i>Calligonum arborescens</i> , <i>C. caput-medusae</i> , <i>C. rubescens</i> , <i>C. setosum</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>Sphenoptera</i> sp.	Живые ветви <i>Halospermum strobilaceum</i>	90 км к ЗСЗ от Репетек	Наблюдения автора
<i>S. caspica</i>	Живая древесина корней и нижней части стволов <i>Eremosparton flaccidum</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>S. repetekensis</i>	Живые корни <i>Acanthophyllum korolkowii</i> , <i>A. elatius</i>	Репетек	Ягдыев, Бегов, 1976; наблюдения автора
<i>S. egregia</i>	Корни <i>Acanthophyllum stenostegium</i>	Каракумы	Токгаев, 1959
<i>S. halybae</i>	Корни <i>Astragalus flexus</i>	Каракумы	Токгаев и др., 1967
<i>S. serripes</i>	Корни <i>Astragalus maximo-wiczii</i>	Каракумы	Токгаев, 1959

<i>S. scovitzii</i>	Корни <i>Climacoptera turcomanica</i> , <i>Salsola leptoclada</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1975 а
<i>S. beckeri</i>	Корни <i>Climacoptera turcomanica</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1975 а
	Живые корни <i>Horaninovia ulicina</i> , <i>Salsola leptoclada</i>	Репетек	Ягдыев, Бегов, 1976; наблюдения автора
<i>S. bifulgida</i>	Корни <i>Salsola leptoclada</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1975 а
<i>S. pseudoignita</i>	Корни <i>Salsola leptoclada</i> , <i>Suaeda arcuata</i> , <i>S. acuminata</i> , <i>Climacoptera turcomanica</i>	Там же	Тот же
<i>S. viridiaurea</i>	Стебли и корни <i>Climacoptera turcomanica</i> , <i>Salsola leptoclada</i> , <i>Kochia iranica</i>	-*-	-*-
<i>Lampetis argentea</i> а	Живая древесина корней и нижних частей стволов <i>Haloxylon aphyllum</i>	Каракумы	Токгаев, 1959; Ягдыев, Бегов, 1976; Каплин, 1979 б
<i>Carnodis excisa</i>	Живые корни <i>Calligonum</i>	Средняя Азия	Яхонтов, Давлетшина, 1954 б; Махновский, 1955; Токгаев, 1959; Ягдыев, Бегов, 1976; наблюдения автора
<i>Chrysobothris globicollis</i>	Живая древесина нижних частей стволов и корней <i>Ephedra strobilacea</i>	Каракумы	Токгаев, 1959; Каленов, Мамаев, Ягдыев, 1980; наблюдения автора

Вид	Кормовые растения личинок	Место наблюдения	Источник
<i>Chrysobothris deserticola</i>	Сухая древесина ветвей и стволов <i>Ammodendron bifolium</i> , <i>A. conollyi</i>	Кзылкумы	Синадский, 1968
		Каракумы	Токгаев и др., 1967; наблюдения автора
		Сарытаукумы	Сейтова, 1974
<i>C. jakovlevi</i>	Сухая древесина ветвей и стволов <i>Ammodendron conollyi</i>	Каракумы	Токгаев и др., 1967; наблюдения автора
<i>Agrius validiusculus</i>	Живая древесина ветвей <i>Salsola richteri</i>	Центральные Каракумы	Каленов, Мамаев, Ягднеев, 1980
		Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1976
<i>A. albogularis richteri</i>	Ветви <i>Artemisia dimorpha</i>	Репетек	Каплин, 1978 б
<i>Clema deserti</i>	Живые побеги <i>Stipagrostis karelinii</i> , <i>S. pennata</i>	Репетек	Каплин, 1981 в
<i>Cylindromorphus pubescens</i>	Живые и отмершие листья и вегетативные побеги <i>Carax physodes</i>	Репетек	Каплин, 1981 в

Таблица 5

Видовой состав и обилие элаток (Euprestidae)
в основных урочищах Восточных Каракумов

Вид	Растения, на которых собраны жуки и личинки	Эркекес-линовые канцыники	Уркачи-селиновые канцыники	Уркачи-селиновые белосаксаульники	Илаковые белосаксаульники	Илаково-разнотравно-однолетнесолянковые черносаксаульники
1	2	3	4	5	6	7
<i>Xantheremia</i> sp.	<i>Ammodendron conollyi</i>	+	++	++	+	-
<i>Asmaeoderella repetekensis</i>	<i>A. conollyi</i>	+++	+++	+++	+	-
<i>A. solskyi</i>	<i>Astragalus paucijugus</i>	+	++	++	+	-
<i>A. personata</i>	<i>Aellenia subaphylla</i> , <i>Haloxylon persicum</i>	-	-	+	-	-
<i>A. nivetecta</i>	<i>Heliotropium grande</i>	++	+	-	-	-
<i>A. caspica suturifera</i>	<i>Jurinea denderioides</i>	-	++	+	-	-
<i>A. dilatatisquamis</i>	<i>Dorema sabulosum</i>	-	-	+++	+	-
<i>A. canescens</i>	<i>Dorema sabulosum</i>	-	-	+	+	-
<i>A. dubia</i>	<i>Isatis violascens</i> , <i>Strigosella grandiflora</i> , <i>Suaeda arcuata</i>	-	-	+	+++	+++
<i>A. insueta</i>	<i>Isatis violascens</i>	-	-	+	+	+

	1	2	3	4	5	6	7
<i>A. candens</i>	<i>Chrozophora gracilis</i>	-	-	-	++	++	
<i>Anthaxia lucidiceps</i>	<i>Ferula, Dorema</i>	++	++	+++	++	-	
<i>Sphenoptera potanini</i>	<i>Haloxylon aphyllum, H. persicum</i>	-	-	-	+	+	
<i>S. punctatissima</i>	<i>Haloxylon aphyllum, H. persicum</i>	-	-	++	+++	+++	
<i>S. hauseri</i>	<i>Haloxylon persicum</i>	-	-	++	++	-	
<i>S. shngeri</i>	<i>Salsola richteri</i>	+++	+++	+++	+	-	
<i>S. amplicollis</i>	<i>Aellenia subaphylla</i>	-	-	+	-	-	
<i>S. schneideri</i>	<i>Calligonum arborescens, C. caput-medusae, C. rubescens, C. setosum</i>	+++	+++	+++	++	+	
<i>S. caspica</i>	<i>Eremosparton flaccidum</i>	+	+	-	-	-	
<i>S. curta</i>	<i>Astragalus paucijugus</i>	+	+	+	-	-	
<i>S. repetekensis</i>	<i>Acanthophyllum korolkowii, A. elatius</i>	++	++	++	-	-	
<i>S. beckeri</i>	<i>Calligonum setosum, Salsola leptoclada, Horaninovia ulicins</i>	-	-	-	++	+++	
<i>S. bifulgida</i>	<i>Calligonum</i>	+	+	-	-	-	
<i>Lampetis argentata</i>	<i>Haloxylon aphyllum, Calligonum</i>	-	-	-	++	++	

Capnodis excisa	Calligonum arborescens, C. caput-medusae, C. rubescens, C. setosum	++	++	++	++	+
Chrysobothris globicollis	Ephedra strobilacea	-	+	++	++	-
C. deserticola	Ammodendron conollyi	++	++	+	-	-
C. jakovlevi	A. conollyi	+	+	+	-	-
¹⁵ Agrilus validiusculus	Salsola richteri, S. paretzkiana	+	+	+	-	-
Clema deserti	Stipagrostis karelinii, S. pennata	+++	+++	++	-	-
Cylindromorphus pubescens	Carex physodes	-	-	-	+++	-

П р и м е ч а н и е . +++ многочисленные, ++ обычные, + редкие виды.

гетативного состояний, достигая максимального обилия на взрослых сухих растениях (рис.3). В барханных и барханно-бугристых песках общая численность личинок достигает 1 тис.экз/га.

Экология влатки *Chrysothrix deserticola* впервые изучена Д.В.Синадским (1959 а) в Кызылкумах. Ее личинки обнаружены им в древесине *Ammodendron bifolium*. В Каракумах, Кызылкумах и Сарытаукумах лет жуков и откладка яиц - в июне (Синадский, 1959 а; Токгаев и др., 1967; Сеитова, 1974). *S.jakovlevi* в Центральных Каракумах встречалась на *Ammodendron conollyi* совместно с *S.deserticola* в июне (Токгаев и др., 1967). Весной 1979 г. в Репетекке в уркахиселиновом каньонике средняя численность личинок *S.deserticola* составляла 0,6 экз/дерево (86 экз/га), а *S.jakovlevi* - 0,3 (42). На сухих деревцах встречалось до 4-6 личинок этих видов. Цикл развития, по-видимому, двухлетний. Куколки *S.deserticola* обнаружены в апреле - начале мая, *S.jakovlevi* - в первой декаде мая, а куки на растениях-соответственно с середины мая до второй половины июня и в июне, в период плодоношения акации. Погибшие жуки *Xantheresia* sp. изредка встречались в сухих стволах и ветвях *A.conollyi*. Мелкие личинки, по-видимому, этого вида, местами весьма обычны в сухих тонких ветвях акации в закрепленных и полужакрепленных песках.

В живой древесине корней и нижней части стволов *Bremosartop flaccidum* изредка встречаются личинки кзылтуранского вида *Sphenoptera caspica*. Видовая принадлежность установлена на основании находок в древесине погибших имаго. Единичные жуки встречались на вегетирующих после плодоношения кормовых растениях в середине июля.

В живой древесине корней и нижней части стволов черного саксаула обитают личинки ирано-кзылтуранского вида *Lamptetis argentata*, черного и белого - турано-гобийского *Sphenoptera potanini* (Яхонтов, Даулетшина, 1954 б; Парфентьев, 1958; Токгаев, 1959; Шуровенков, 1967; Алексеев, 1975; Ягдмев, 1975; Ягдмев, Бегов, 1976; Каплин, 1979 б). Цикл онтогенеза *S.potanini*, по-видимому, трех-, а *L.argentata* - четырехлетний. *S.potanini* по всему ареалу немногочисленна. Лёт жуков в Каракумах - в июне-июле, в Кызылкумах, Прибалхашье и Монголии - в конце июня-августе, в перевыве между цветением и плодоношением саксаулов. На связь личинок *S.potanini* с белым саксаулом указывает А.Ягдмев (1975). В Репетекке

в корнях белого саксаула нами также собрано несколько крупных личинок, по-видимому, этого вида. *L. argentata* обычен в саксаульниках Средней Азии, в Прибалхашье не найден. Личинки последнего года окукливаются осенью, а отродившиеся вскоре имаго зимуют в куколочных камерах в состоянии диапаузы, наряду с незакончившими питание личинками средних возрастов. На надземных органах кормовых растений жуки появляются с середины апреля. Кроме саксаула, питаются зелеными побегами кандымов (Ягдэв, Бегон, 1976). Весной 1977 г. в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках Репетекского заповедника численность личинок *L. argentata* в корнях подроста, молодых, средневозрастных и старых генеративных растений черного саксаула составляла 0,6-1,0, а в корнях отмирающих кустов - 5,1 экз/куст. В одном корне встречалось до 10 личинок.

С живой древесиной надземных органов черного и белого саксаулов трофически связаны личинки туранской элатки *Sphenoptera punctatissima* (Ягдэв, 1975; Кривошеина, 1975 а; Каплин, 1979 б). Цикл развития двухлетний. Зимуют незакончившие питание личинки. На втором году жизни осенью они начинают формировать куколочную камеру и впадают в ней в диапаузу. В конце февраля-марте личинки приступают к питанию, заканчивают формирование камеры и окукливаются. Эстивация у личинок *S. punctatissima* не выражена. На кормовых растениях жуки встречались в апреле - начале августа. В Репетекском заповеднике максимум активности жуков наблюдался в конце мая - июне (рис.9). Наиболее ранние сроки лёта имаго отмечены в Каракумах, поздние - в Прибалхашье. В Репетеке *S. punctatissima* заселяет саксаулы с 3-4-летнего возраста, предпочитая средневозрастные и старые растения. Весной 1977 г. в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках численность личинок в древесине подроста до 4 лет составляла 0,2, старше 4 лет - 0,8, молодых генеративных кустов - 1,3, средневозрастных - 22,6, старых генеративных - 36,7 и отмирающих - 9,0 экз/куст, а их общее количество достигало 5,9 тыс. экз/га. На одном растении встречалось до 65 личинок. Наибольшее число личинок учитывалось в ветвях диаметром 4-5 см у средневозрастных саксаулов на высоте 3-4 м, у старых - 4-6 м (Каплин, 1979 б). В толстых стволах и ветвях они попадались редко.

В живой древесине надземных органов белого саксаула обитают

личинки ирано-туранского вида *Sphenoptera lauseri* (Токгаев, 1959; Каплин, 1979 б). В Репетекке погибшие жуки этого вида неоднократно встречались нами в стволах белого саксаула. Лёт имаго в мае-июле (Токгаев, 1959).

В Репетекском заповеднике из древесины надземных органов кустарника *Salsola richteri* нами впервые выведены имаго южнотуранского эндемика *Sphenoptera ahngerii*. Личинки питаются живыми тканями стволов и ветвей, обычны, местами многочисленны. Цикл онтогенеза двухлетний. В естественных и лабораторных условиях лёт жуков наблюдался в июне во время цветения кормового растения. В конце мая - начале июня 1976 г. в барханно-бугристых песках на *Salsola richteri* встречались также единичные жуки туранской златки *Agrilus validiusculus*. Личинки этого вида обитают в живой древесине *Salsola richteri* (Каленов, Мамаев, Ягдиев, 1980).

В конце июня 1976 г. на *Aellenia subarhylla* и *Calligonum carut-medusae* собрано несколько жуков туранского эндемика *Sphenoptera amplicollis*. В последней декаде мая 1977 г. в барханно-бугристых песках на белом саксауле и эллении в ночное время изредка попадались имаго турано-гобийского вида *Asmaeoderella personata*. Личинки *S. amplicollis* развиваются в корнях, а *A. personata* - в ветвях эллении (Кривошеина, Мамаев, Ягдиев, 1975).

С живыми корнями кандымов трофически связаны личинки ирано-южнотуранской златки *Carpodis excisa*. Цикл онтогенеза многолетний (Яхонтов, Давлетшина, 1954 б; Токгаев, 1959 и др.). В Репетекском заповеднике личинки *C. excisa* обнаружены в корнях *Calligonum arborescens*, *C. carut-medusae*, *C. rubescens* и *C. setosum*. Из живой древесины ветвей и скелетных осей кандымов этих же видов впервые выведены имаго южнотуранского вида *Sphenoptera schneideri*. Онтогенез двухлетний. Личинки чаще учитывались в нижней части скелетных осей в горизонте 0-1,5 м. Изредка попадались они и в корнях вблизи корневой шейки. *C. excisa* и *S. schneideri* в песчаной пустыне распространены повсеместно от барханных до бугристых песков и понижений, предпочитая подвижные и слабо закрепленные пески с *C. arborescens* и *C. carut-medusae*. В 1972-1979 гг. в барханных и барханно-бугристых песках в древесине *C. arborescens* и *C. carut-medusae* средняя численность личинок *C. excisa* 1,3 экз/куст, в то время, как в бугристых песках в древесине *C. rubescens* - 0,5, *C. setosum* - 0,2 экз/куст, а личинок *S. schneideri* соответственно 9,6-9,8, 1,2 и 0,2 экз/куст (табл.6). *C. excisa* и *S. schneideri*

Т а б л и ц а 6

Численность и вертикальное распределение личинок
Sphenoptera schneideri в древесине кандымов в
Репетекском заповеднике

Местообитание, вид кандыма, время уче- та	Главный корень, экз/куст	Надземные органы, экз/куст			Всего	
		0- 0,5 м	0,5- 1 м	1-2 м	экз/куст	экз/га
Барханные пески, <i>Calligonum arbores-</i> <i>sens</i> (апрель, 1972 г.)	0,1	6,5	2,1	1,1	9,8	415
Барханно-бугристые пески, <i>Calligonum</i> <i>sarut-medusae</i> (март, 1979 г.)	0,2	4,5	4,0	0,9	9,6	869
Мелкобугристые пес- ки: <i>Calligonum rube-</i> <i>sens</i> (март, 1978 г.)	0,1	0,8	0,2	0,1	1,2	73
<i>Calligonum setosum</i> (март, 1978 г.)	-	0,2	-	-	0,2	6

чаще поражают ослабленные кусты кандымов с 4-5-летнего возраста, достигая наибольшего обилия на старых растениях. Весной 1979 г. в уркачиселиновом кандымнике численность личинок *S. excisa* на виргинильных кустах *S. sarut-medusae* была менее 0,1 экз/куст, на молодых генеративных - 0,2, средневозрастных - 0,6 и старых генеративных - 4,5 экз/куст, а личинок *S. schneideri* - соответственно 0,1; 6,7; 9,8; 1,8 экз/куст. На одном кусте находили до 25 личинок *S. schneideri* и до 7 личинок *S. excisa*. Общее количество личинок *S. excisa* в барханных и барханно-бугристых песках с кандымниками составляло 100-120 экз/га, в бугристых песках с илаковыми белосаксаульниками - 35-40 экз/га, а *S. schneideri* соответственно 415-870 и 75-80 экз/га. У обоих видов зимуют в состоянии диапаузы не закончившие питание личинки, а у *S. excisa* также имаго. Эотивация у них не выражена. Имаго *S. excisa* отрождаются осенью и встречаются в течение всего года. Спариваются и откладывают яйца в мае, во время цветения и плодоношения кандымов. Зимующие жуки часто попадались в подстилке под кормовыми растениями. Лет жуков *S. schneideri* в естественных условиях наблюдался с 20 мая до середины ию-

ля, в период плодоношения и вегетации после плодоношения кормовых растений. В лабораторных условиях жуки выводились с 23 мая до 24 июля, окукливание с начала апреля, спаривание и откладка яиц в июне - первой половине июля (рис.9 Г).

В Каракумах с древесинной кустарника *Ephedra strobilacea* трофически связаны личинки южнотуранского вида *Chrysobothris globicollis*. Цикл онтогенеза двухлетний (Токгаев, 1959). На обитание личинок этого вида в толстых отмирающих корнях эфедры указывают также Г.С.Каленов, Б.М.Мамаев и А.Ягдыев (1900). В Репетеке имаго *C.globicollis* выводились нами из живых корней и прикорневых частей стволов и ветвей *E.strobilacea* Весной 1978 г. в илаковом белосаксаульнике на мелкобугристых песках средняя численность личинок в корнях 2,3, в нижних частях стволов и ветвей - 0,3 экз/куст, а общее количество достигало 240 экз/га. Кормовые растения заселяют с молодого генеративного состояния, преобладая на средневозрастных и особенно старых кустах, где отмечено соответственно 0,3, 1,4 и 6,3 личинки, куст. На одном кусте встречалось до 26 личинок, зимующих в состоянии диапаузы. Весной личинки первого и второго года приступают к питанию. Последние окукливаются в конце апреля - первой половине мая (рис.9 Е). Лёт жуков в июне во время плодоношения и вегетации после плодоношения *E.strobilacea*. Эстивация у личинок не установлена.

В живых корнях полукустарничков *Acanthophyllum elatius* и *A.kogolkowii* в барханных и барханно-бугристых песках обычны личинки эндемика Южного Турана *Sphenoptera repetekensis*. Экология этой златки изучена А.Ягдыевым и П.Беговым (1976). Цикл онтогенеза однолетний. Жуки отрождаются осенью и зимуют в куколочных камерах. На кормовых растениях отмечены во второй половине марта - мае, в период вегетации до цветения и цветения колючелистников. На одном кусте встречалось до 3-4 жуков. Развитие личинок проходит без диапаузы.

В Восточных Каракумах в корнях травянистого многолетника *Nelotrochium grande* обитают личинки *Asmaeoberella nivetesta*, питающиеся живыми тканями. Жуки и личинки описаны М.Г.Волковичем (1976, 1979 б). В Репетекском заповеднике куколки этого вида попадались вблизи корневой шейки со второй декады мая до начала июля. Лёт жуков в лабораторных условиях наблюдался с начала июня до конца июля и совпадал с периодом плодоношения и вегетации после плодоноше-

ния кормовых растений (рис. II Ж). Значительная часть личинок, судя по их размерам в весеннее время, развивается два года. Так, 2 мая 1978 г. перед окукливанием из 24 личинок *A. nivetesta*, собранных в корнях *H. grande*, 16,7 % были крупными, 45,8 – средними, 25 – мелкими и 12,5 % – очень мелкими. Зимуют диапаузирующие личинки, приступающие весной к питанию. *A. nivetesta* поражает кормовые растения с молодого вегетативного состояния. Чаще заселяет генеративные кусты с диаметром корня более 2,5 см (табл. 7). Численность личинок заметно колеблется по годам. В эркекселиновом кандымнике на среднебарханых песках в 1976 г. она составляла 4,3 (456), в 1978 г. – 2,6 (380) и в 1979 г. – 1,6 экз/куст (128 экз/га).

В барханно-бугристых песках Восточных Каракумов в нижних частях стеблей и эпигеогенных корневищах корнеотпрыскового многолетника *Jurinea derderioides* обычны, местами многочисленны личинки юнотуранского подвида *Asmaeoderella caspica suturifera*. Питаются живыми, а в конце онтогенеза отмершими рыхлыми и одревесневшими тканями. Кормовое растение этой златки впервые установлено А. Ягднеевым и П. Беговым (1976). Окукливание происходит в последней декаде августа – первой половине сентября. По нашим наблюдениям, в естественных условиях куколки развиваются не более 10–12 дней. В 1980 г. первые куколки обнаружены 30–31 августа, а неокрепшие имаго 10–11 сентября. Отродившиеся жуки впадают в зимнюю диапаузу в куколочных камерах на глубине 2–4 см. Погибают камеры во второй половине марта – начале апреля. Период откладки яиц совпадает с бутонизацией *J. derderioides* (рис. II И). Цикл онтогенеза однолетний. Однако часть популяций не успевает пройти полный цикл развития за 1 год. Осенью 1978 г. в уркачиселиновом кандымнике на барханно-мелкобугристых песках окуклилось 64 %, а осенью 1980 г. – 72 % личинок *A. caspica suturifera*, остальные зимовали и развивались до осени следующего года. Личинки *A. caspica suturifera* заселяют *J. derderioides* с молодого генеративного состояния, чаще встречаясь в надземной части стеблей средневозрастных генеративных кустов. В августе 1980 г. средняя численность личинок в уркачиселиновых кандымниках составляла 0,7 экз/куст (760 экз/га).

В Восточных Каракумах в неодревесневающих генеративных стеблях зонтичного многолетника *Dorema zabulovum* живут личинки ирано-юнотуранского вида *Anthaxia lucidiceps* (Ягднеев, Бегов, 1976) и

Т а б л и ц а 7

Численность и живая биомасса личинок *Asmaeoderella pivetesta* в корнях
Heliotropium grande в эркекселиновом кандымнике на среднебарханных
 песках (данные учетов на 84 кустах)

Возрастные состояния растений	Средняя численность кустов		Дата учета							
			2 мая 1978 г.				30 марта 1979 г.			
	экз/га	%	численность кустов с личинками, %	численность личинок		биомасса личинок, г/га	численность кустов с личинками, %	численность личинок		биомасса личинок, г/га
экз/по-раженный куст				экз/га	экз/по-раженный куст			экз/га		
Иматурные и молодые вегетативные	58	26,7	40	1,0	23	0,7	6	1,0	4	0,3
Молодые генеративные	III	51,2	67	3,5	259	8,2	42	1,4	66	4,2
Средневозрастные генеративные	28	12,9	60	4,0	67	2,1	50	1,3	18	1,1
Старые генеративные	20	9,2	86	1,8	31	1,0	50	4,0	4,0	2,5
И т о г о	217	100	65	2,6	380	12,0	34	1,6	128	8,1

эндемиков Южного Турана *Asmaeoderella dilatatisquamis*, *A. canescens*. *A. lucidiceps* развивается также на *Ferula litwinowiana*. Цикл онтогенеза этих златок однолетний. Жуки активны в апреле - мае во время цветения и плодоношения кормовых растений. Спаривание и откладка яиц - в мае. Яйца *A. lucidiceps* чаще располагаются на главном стебле вблизи боковых генеративных побегов. Личинки *Asmaeoderella* и *Anthaxia* младших возрастов питаются в живой и подсыхающей коре, а среднего и старшего - сухими тканями стеблей. Примерно к концу июня большая часть личинок *A. lucidiceps* заканчивает развитие и уходит в эстивацию, окукливаясь в сентябре - начале октября. Их имаго отрождаются в конце сентября - октябре и впадают в зимнюю диапаузу в кукольных камерах, расположенных под корой стеблей. У *Asmaeoderella* в сходные летние сроки эстивируют личинки среднего возраста. В сентябре они приходят в активное состояние и питаются до весны следующего года с перерывом в развитии в конце декабря - начале февраля. Окукливание личинок происходит во второй половине марта - начале апреля. Выход жуков *Anthaxia* и *Asmaeoderella* из стеблей - в апреле (рис. 12). В феврале 1980 г. в уркачиселиновых и разреженных илаковых белосаксаульниках Репетекского заповедника численность жуков и личинок *A. lucidiceps* составляла в среднем в стеблях ферулы - 0,1, доремы - 6,3, а личинок *Asmaeoderella* - соответственно 0,1 и 3-6 экз/стебель. Среди последних в стеблях доремы резко преобладали личинки *A. dilatatisquamis*. Большая часть жуков и личинок (70-76 %) находилась в нижнем полуметровом слое. В популяции *A. lucidiceps* на долю жуков приходилось 88,4 %, личинок - 11,6 % общего количества. Зимовавшие личинки весной приступили к питанию и развивались более года.

С рыхлокустовыми злаками *Stipagrostis karelinii* и *S. pennata* трофически связана южнотуранская златка *Clema deserti*. Детально экология этого вида описана нами ранее (Каплин, 1978 б). В Восточных Каракумах оптимальные условия обитания *C. deserti* складываются в эркекселиновых и в уркачиселиновых кандымниках на среднебарханых и барханно-мелкобугристых песках. Задерненных илаком песков избегает. Цикл онтогенеза строго однолетний. Несмотря на специальные поиски не найдено ни одной личинки, развивавшейся более 1 года. Жуки на кормовых растениях появляются с начала второй декады мая при среднесуточной температуре воздуха +20-25°C и отме-

чены до конца июня. Период лёта жуков совпадает со временем цветения и плодоношения селинов (рис. II В, Г). Активны они в светлое время суток, чаще в утренние и вечерние часы. Питаются зелеными листьями, на одном кусте держится до 3-4 жуков. Вскоре после появления жуки спариваются и приступают к откладке яиц. Самки откладывают яйца одиночно в основном на вегетативные побеги первого года с высоким содержанием влаги. В июне 1976 г. на вегетативных побегах *S. karelinii* отмечено 85-90 %, а на генеративных - лишь 10-15 % яиц. На одном побеге бывает 1-3 яйца, реже до 7-14. Яйца покрыты блестящим щитком. Наибольшая численность яиц на молодых вегетативных и молодых генеративных кустах (1-3 года) в хорошем и отличном жизненном состоянии. Яйца развиваются несколько дней. Личинки младших возрастов питаются тканями влагалищ листьев. К июлю личинки переходят на питание тканями соломин побегов и, двигаясь вниз, пересекают междоузлия. Закачивают питание в августе. Эстивация у них не выражена. Зимуют в состоянии диапаузы взрослые личинки в толстых побегах *S. karelinii* первого порядка на высоте 5-24 см от места прикрепления к корневищу, а в побегах *S. pennata* и в боковых побегах *S. karelinii* - вблизи их нижнего основания. Поврежденные части побегов с ходами личинок полностью отмирают. В одном побеге выживает только по одной личинке, которая проходит в нем весь цикл развития. Переход личинок из боковых побегов в главные не отмечен, это обусловлено тем, что личинки *S. deserti*, особенно младших и редких возрастов, резко реагируют на обводненность листьев и соломин побегов. Как правило, в побеге выживает одна из наиболее активных личинок, которая успевает раньше других продвинуться вниз по побегу, вызывая усыхание его верхней части и гибель остальных личинок. Окукливание происходит во второй половине апреля - мае при среднесуточной температуре воздуха +15-25°С. Куколки развиваются около трех недель. К весне гибель молодых вегетативных и молодых генеративных кустов наблюдалась лишь в том случае, если 60-70 % их побегов были с личинками *S. deserti*. Отмирание взрослых кустов под влиянием *S. deserti* не отмечено.

В вегетативных побегах корневищного эфемероида илака (*Carax physodes*) развивается небольшая туранская златка *Cylindrogonophus pubescens*. В Восточных Каракумах оптимальные условия обитания *S. pubescens* складываются в уркачиселиновых белосаксаульниках

с пятнами *S. physodes* (Каплин, 1981 в), занимающими 10–15 % площади фитоценоза. В илаковых и мохово-илаковых белосаксаульниках по мере увеличения степени закрепленности субстрата, образования поверхностной корочки среди илака и широкого распространения пустынного мха обилие этой златки резко снижается. Цикл онтогенеза *S. rubescens* строго одногодичный. Жуки на побегах появляются в последней декаде марта при среднесуточной температуре воздуха 13–16°C и отмечены на них до первой декады ая. Период лёта жуков совпадает со временем цветения и плодоношения илака (рис. II А, Б). Активны они в течение всего светового дня, питаюсь листьями. Средняя численность жуков достигает 7–8 экз/м². На одном побеге держится один жук, реже их бывает 2–3. Вскоре после появления жуки спариваются и приступают к откладке яиц. Период яйцекладки длится до начала мая. Самки откладывают яйца одиночно, чаще на нижней стороне внутренних наиболее молодых листьев вегетативных побегов первого и второго года в отличном состоянии и с высоким (более 60 %) содержанием влаги. Сырой вес одного побега с кладкой 0,2–0,4 г. Побеги первого года они поражают в I, I–I,4 раза чаще, чем второго. Яйца *S. rubescens* покрыты прозрачным щитком. На одном побеге бывает 1–2, реже до 8–13 яиц. В благоприятных условиях количество побегов с яйцекладками достигает 30–40 %. Личинки отрождаются с начала последней декады апреля. Личинки младших возрастов минируют вегетирующие листовые пластинки, продвигаясь вниз. По мере высыхания пластинок они переходят к питанию влагаллищами листьев, образующими небольшой стебель, засыпанный песком. Позже отродившиеся личинки на начавших подсыхать поврежденных листьях с невысоким содержанием влаги гибнут. В одном побеге выживает не более одной личинки. К концу мал они достигают нижнего основания побегов, становятся малоподвижными и у места прикрепления влагаллиц листьев впадают в глубокую летнюю диапаузу. При этом личинки повреждают конус нарастания побегов, и они полностью отмирают. Перед уходом в диапаузу личинки медленно линяют и находятся в экзубии до ее окончания. Диапауза длится до октября. К концу октября – началу ноября они заканчивают линьку, становятся активными и двигаются вверх, питаюсь теперь уже практически отмершими влагаллищами листьев до середины марта. Перерыв в питании наблюдался лишь в наиболее холодное время (январь). Куколки встречались с середины марта до конца первой декады апреля в образова-

ных влагалищами стеблях в 1-3 см. ниже поверхности песка. Под влиянием личинок *S. pubescens* отмирает 1-20 % общего числа побегов илака. Продолжительности жизни побегов сокращается с 4 до 1-2 лет, а парциальных кустов - с 5-6 (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973) до 2-3 лет. Побег илака вступают в генеративную фазу, как правило, на третий год. В связи с этим, вызывая гибель вегетативных побегов первого-второго года, личинки *S. pubescens* существенно снижают число генеративных побегов в последующие годы.

В корнях летне-осенних однолетников *Climacoptera turcomanica* и *Chorazinovia ulicina* живут личинки ирано-туранского вида *Sphenoptera beckeri* (Кривошвина, 1975 а; Ягдыев, Бегов, 1976). В Репетекском заповеднике нами прослежен цикл развития этого вида в корнях летне-осеннего однолетника *Salsola leptoclada* в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках. Цикл развития *S. beckeri* строго одногодичный. В естественных и лабораторных условиях лёт жуков наблюдался в конце июня - начале августа и был приурочен к фазе цветения кормового растения (рис. 14 Д, Е). Кроме *S. leptoclada* имаго встречались также на кандымах, где питались ассимиляционными побегами. Спаривание и откладка яиц в июле - начале августа. Личинки младшего возраста отмечены в нижних частях стеблей. К осени они перемещаются в корень, где питаются живыми одревесневшими тканями. В октябре, когда кормовые растения заканчивают вегетацию, личинки становятся взрослыми и прекращают питание. Так, 9 октября 1978 г. личинки еще питались, а в ноябре были уже в состоянии зимней диапаузы в средней части корня. В одном корне чаще встречались I-2, реже до 3-II взрослых личинок. Весной процесс питания не возобновлялся. Первые куколки обнаружены 6 июня 1979 г. Их развитие длилось немногим более двух недель. Жуки появились на кормовых растениях с 24-25 июня. Сходный цикл онтогенеза имеют также ирано-туранская златка *Sphenoptera scovitzii* и туранские эндемики *S. pseudoignita*, *S. bifulgida*, *S. viridiaurea*, личинки которых обитают в корнях и нижних частях стеблей летних и летне-осенних однолетников *Suaeda arcuata*, *S. acuminata*, *Salsola leptoclada*, *Climacoptera turcomanica* (Кривошвина, 1975 а) Однако жуки *S. bifulgida* появляются на растениях в апреле-мае, а прочих видов - в июне - начале сентября.

Со стеблями однолетника *Atriplex moneta* трофически связаны личинки туранского вида *Asmaeoderella dubia* (= *A. chloe*, *A. kralli*)

(Кривошеина, 1975 а; Волкович, 1977, 1978 б). В Репетекском запо-ведни е нами этот вид в массе выводился из прошлогодних, реже по-запрошлогодных стеблей ранневесенних однолетников *Isatis violas-сens*, *Strigoseilla grandiflora*, летника *Chrozophora gracilis*. Один экземпляр выведен из стебля летнего однолетника *Suaeda ar-суата*. Детальные наблюдения за развитием *A. dubia* проводились на *Isatis violascens*. Цикл онтогенеза одногодичный. Лёт жуков и откладка яиц - с середины апреля до середины мая во время цвете-ния и плодоношения кормовых растений (рис. 13 И). Личинки отрожда-ются с конца апреля - начала мая в верхней половине стеблей, за-канчивающих плодоношение, и подсыхающих растений на высоте до 20-25 см от корневой шейки. В сухие годч, когда численность кормовых растений незначительна, заражают и прошлогодние стебли, что на-блюдалось весной 1979 г. Молодые личинки двигаются вниз и с на-ступлением сухой и жаркой погоды проникают в корень. Ходы прокла-дывают в периферических частях корней до глубины 5-10 см. Летом не питаются. К осени личинки вновь поднимаются вверх. Во второй половине ноября интенсивно питавшиеся личинки встречались в обла-сти корневой шейки и прилежащих частях стеблей и корней, где они держались до весны, прекращая питание лишь в наиболее холодное время года (конец декабря - начало февраля). Весной, в конце фев-раля - марте, личинки продолжали питание и окукливались во второй половине марта - начале апреля в корневой шейке. В 1979 г. первые куколки встречены 15-20 марта, а в 1980 г. - в последних числах марта. Развитие куколок длилось около 12 дней. В 1979 г. отрожде-ние жуков происходило в апреле. Несколько дней они пребывали в куколочных камерах, а затем покидали их. Изредка, наряду с жуками и куколками, попадались мелкие личинки *A. dubia*, не успевшие прой-ти полного цикла развития за I год. Размеры летних отверстий I, 7-2,7 X I, 8-3,1 мм. На I растении *I. violascens* отмечено I-2 отвер-стия, в среднем I,25. Из стебля *Isatis violascens* 17 апреля 1979 г. также выведен I жук *Asmaeoderella insueta*.

В живых и сухих стеблях и корнях летнего однолетника *Chrozop-hora gracilis* развивается мелкая златка *Asmaeoderella can-денс*. Лёт жуков и откладка яиц наблюдались в июне. Самки отклады-вают яйца на поверхность стеблей плодоносящих растений, покрывая их щитком. Личинки младшего возраста питаются живыми, а среднего и старшего - сухими тканями, двигаясь вниз. Питание личинок про-

должается до марта - апреля следующего года с перерывом в наиболее холодное время. Эстивация у личинок не выражена.

Таким образом, фауна златок Каракумов, для которых установлены кормовые растения личинок, в настоящее время насчитывает 43 вида, относящихся к 10 родам. Среди них в пустыне наибольшего расцвета достигают виды преимущественно средиземноморских родов *Sphenoptera*, трофически связанные только с живыми тканями растений, и *Asmaeoderella*, личинки которых питаются сухими, реже живыми тканями. В становлении фауны златок наибольшую роль играли общие процессы аридизации на территории пустынь Турана. Туранских эндемиков в Каракумах почти 3/4, из них около половины не обнаружено за пределами Южного Турана. 80 % эндемиков псаммофилы. В фауне златок Каракумов прослеживаются также довольно тесные связи с фауной Ирана. Общих видов у них 1/5, ареалы большей части которых не простираются севернее Южного Турана.

Златки в пустыне отдают предпочтение маревым и бобовым. В Каракумах с маревыми связаны личинки 14 видов (32,5 %), бобовыми - 10 (23,2 %), зонтичными - 3 (7,0 %), гречишными, гвоздичными, тамарисковыми, крестоцветными и сложноцветными - по 2 (4,7 %), эфедровыми, злаковыми, осоковыми, молочайными, вьюнковыми и бурачниковыми - по 1 (2,3 %). Во флоре Каракумов на долю маревых приходится 15,2; бобовых - 11,9 % (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973).

В условиях высокого дефицита влаги в пустыне среди личинок златок преобладают фитофаги (58 %). Сухими тканями питаются личинки 35 % видов, живыми и сухими - 7. У древесных и полудревесных растений потребителей живых тканей в 2,4 раза больше, чем обитателей сухих органов, а у трав их число примерно одинаково. Потребители разлагающихся тканей не обнаружены. Для пустынных личинок златок характерно преобладание разрушителей центрального цилиндра, специализированные обитатели коры среди них редки.

Для златок в целом несомненно первична ксилофагия. К ксилофагам относятся почти все исследованные личинки, развивающиеся в живых тканях не только древесных растений, но и трав. Лишь у личинок младшего возраста отдельных высокоспециализированных обитателей трав наблюдается переход к питанию в зеленых листьях (Слепа). Среди личинок, трофически связанных с сухими, а также с сухими и живыми тканями, также преобладают ксилофаги (67 %). Развитие в не-

одревесневших органах трав установлено у личинок ряда наиболее специализированных видов *Asmaeoderella* (*A. canescens*, *A. dilatata* *quamis* в стеблях зонтичных, *A. dubia*, *A. inaequa* - крестоцветных), *Anthaxia* (*A. lucidiceps* в стеблях зонтичных), *Cylindromorphus* (*C. pubescens* в побегах песчаной осоки) и др. Исходным для *Asmaeoderella* (Волкович, 1979 а) и *Anthaxia* является питание древесиной деревьев и кустарников, а *Cylindromorphus* - одревесневшими стеблями злаков. Личинки *A. dubia* одинаково благополучно завершают развитие в паренхиме стеблей крестоцветных и в мягкой древесине стеблей маревых. Иными словами, освоение личинками злаков тканей растений проходило по линии: сухая, а затем живая древесина деревьев и кустарников - древесина многолетних и однолетних трав - недревесневшие органы трав.

Для личинок златок Каракумов характерно явное тяготение к древесным и полудревесным растениям, с которыми связано 24 (55,8%) вида (табл.8). На многолетних травах развиваются личинки II (25,6%), а на однолетних - 8 (18,6%) видов. Во флоре Каракумов древесные и полудревесные растения составляют 27,4%, многолетние травы - 22,4 и однолетники 50,2% (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973).

Фауна златок Каракумов отличается высокой специализацией по отношению к кормовым растениям. На долю монофагов в ней приходится 28% видов, узких олигофагов - 49, олигофагов - 21 и полифагов - 2%. Круг кормовых растений расширяется от деревьев и кустарников, где обнаружены лишь монофаги и узкие олигофаги, к многолетним и однолетним травам. В стеблях и корнях многолетних трав к олигофагам относится 27, а однолетников - 75% видов. Полифаги встречаются исключительно на однолетниках.

Связь преимущественно с надземными органами отмечена у 25 (58%), а с подземными - у 18 (42%) видов златок. Число видов, питающихся живыми тканями, в стволах, ветвях и корнях деревьев и кустарников примерно одинаково, а у трав их разнообразие в корнях в 4 раза и более выше. Потребители сухих тканей чаще заселяют надземные органы, редко встречаясь в отмерших корнях, вероятно, ввиду их быстрого разложения. В среднем у многолетних трав, древесных и полудревесных растений количество видов в надземной части в 1,5-1,7 раза меньше, чем в корнях. У эфемеров песчаной пустыни, отличающихся небольшими размерами и коротким периодом вегетации,

Вертикальное распределение фауны и пищевая специализация личинок златок Каракумов в органах кормовых растений различных жизненных форм
(числитель - число видов, знаменатель - %)

Растения	Надземные органы			Корни	Надземные органы и корни в целом		
	живые ткани	преимущественно сухие ткани	итого	живые ткани	живые ткани	преимущественно сухие ткани	итого
Древесные и полудревесные	$\frac{8}{38,9}$	$\frac{7}{43,7}$	$\frac{15}{60,0}$	$\frac{9}{50,0}$	$\frac{17}{63,0}$	$\frac{7}{43,7}$	$\frac{24}{55,8}$
Длительно вегетирующие многолетние травы	$\frac{1}{11,1}$	$\frac{2}{12,5}$	$\frac{3}{12,0}$	$\frac{2}{11,1}$	$\frac{3}{11,1}$	$\frac{2}{12,5}$	$\frac{5}{11,6}$
Коротко вегетирующие многолетние травы (эфемероиды)	0	$\frac{4}{25,0}$	$\frac{4}{16,0}$	$\frac{2}{11,1}$	$\frac{2}{7,4}$	$\frac{4}{25,0}$	$\frac{6}{14,0}$
Летние и осенне-летние однолетники	0	0	0	$\frac{5}{27,8}$	$\frac{5}{18,5}$	0	$\frac{5}{11,6}$
Весенние и ранне-летние однолетники	0	$\frac{3}{18,8}$	$\frac{3}{12,0}$	0	0	$\frac{3}{18,8}$	$\frac{3}{7,0}$
И т о г о	$\frac{9}{100}$	$\frac{16}{100}$	$\frac{25}{100}$	$\frac{18}{100}$	$\frac{27}{100}$	$\frac{16}{100}$	$\frac{43}{100}$

златками освоены лишь сухие стебли, а у летних и летне-осенних однолетников - сухие стебли и живые корни.

Продолжительность развития личинок златок тесно связана с их предельными размерами, с твердостью и, по-видимому, состоянием заселяемых ими тканей. В среднем крупные виды питаются дольше, чем мелкие. Цикл онтогенеза златок в твердой древесине длительнее, чем в мягкой. В мягких тканях личинки златок питаются интенсивнее, чем в твердых, и быстрее достигают взрослого состояния. Следовательно,

для златок, исходные формы которых связаны с древесиной деревьев и кустарников, первичным следует признать многолетний цикл развития. В процессе эволюции златок, по мере освоения ими мягкой древесины полудревесных и травянистых растений, а также неодревесневших тканей, происходило сокращение сроков развития до одного года. В среднем несколько быстрее идет развитие личинок златок в живых тканях, чем в сухих, а также в надземных органах по сравнению с корнями.

Большая часть златок Каракумов, обитающих на деревьях и кустарниках, имеет 3-4-летний (*Lampetis*, *Carpodis*, *Sphenoptera rotanini* или 2-летний (многие *Sphenoptera*, *Chrysobothris*, *Asmaeoderella*) цикл развития. Виды с 3-4-летним циклом обнаружены лишь в корнях. Онтогенез златок, связанных с мягкими тканями полукустарничков и трав, преимущественно однолетний (*Sphenoptera*, большинство *Asmaeoderella*, *Anthaxia lucidiceps*, *Clema deserti*, *Cylindromorphus pubescens*). Исключение составляют личинки отдельных видов, питающиеся в течение двух лет в твердых деревянистых корнях некоторых многолетних трав (*Asmaeoderella nivetecta*). В целом в фауне златок Каракумов на долю видов с однолетним циклом онтогенеза приходится 48 %, двухлетним - 45, а 3-4-летним - 7 %.

Исходя из слабой обособленности климатических сезонов в геологическом прошлом Земли, наиболее архаичным циклом онтогенеза златок, как и многих других насекомых, следует признать непрерывное развитие (Кожанчиков, 1959). Со временем изменение метеорологических условий в течение года способствовало формированию у насекомых различных адаптаций к переживанию неблагоприятного периода. У древних златок с многолетним циклом развития, большая часть которого приходилась на стадию личинки, к первичным приспособлениям относится, по-видимому, факультативная, а затем и облигатная диапауза незакончивших питание личинок. Углубление сезонных различий привело к распространению более глубокой диапаузы имаго и взрослых личинок.

Важная особенность сезонного развития весьма теплолюбивых жуков - златок песчаной пустыни - приуроченность их яйцекладки к весенне-летнему периоду, наличие диапаузы на стадиях имаго, незакончивших питание и взрослых личинок и ее отсутствие у яиц и куколок. Личинки пустынных златок не накапливают достаточного коли-

чества питательных веществ для обеспечения нормального развития всех остальных стадий без дополнительного приема пищи. По этой причине их имаго отрождаются с недоразвитыми половыми железами и нуждаются в дополнительном питании зелеными частями растений в период активного роста, что наблюдается весной и летом. Созревание яиц у одной самки протекает неодновременно, и период их откладки значительно растянут. Это обстоятельство — одно из основных препятствий формированию у златок диапаузы на стадии яйца, часто встречающейся у насекомых, имаго которых отрождаются со зрелыми яйцами и не питаются.

По срокам активности имаго и откладки яиц златок Каракумов можно разделить на весенних, раннелетних, летних и позднелетних, на долю которых приходится соответственно 34; 27; 27 и 12 % фауны. Весенние виды (*Sphenoptera repetekensis*, *Asmaeoderella dubia*, *Cylindromorphus rufescens* и др.) деятельны в дневное время с конца марта до середины мая в период вегетации до цветения, цветения и плодоношения кормовых растений. Имаго раннелетних видов (*Clema deserti*, *Chrysobothris deserticola*, *Lampetis argentata* и др.) активны в конце апреля — июне, летних (*Sphenoptera potanini*, *S. schneideri*, *Chrysobothris globicollis*) — июне-июле и позднелетних (*Sphenoptera beckeri*, *S. scovitzii*) — в июле — начале сентября во время вегетации до цветения, цветения, в перерыве между цветением и плодоношением, плодоношения и вегетации после плодоношения. Раннелетних жуков можно встретить на растениях в дневное время, а часто и ночью, но максимум их активности приходится на утренние и вечерние часы. Жуки летних и позднелетних форм активны преимущественно ночью. Лёт имаго и откладка яиц у златок Каракумов происходят при среднесуточных температурах воздуха 13–15 — 30–35°, при этом весенний порог значительно ниже позднелетнего, около 25°. Виды с осенней активностью имаго, когда процессы роста и развития растений в целом затухают, не обнаружены. Существенное влияние на активность жуков оказывают также сроки вегетации кормовых растений, что особенно четко проявляется у обитателей живых и усыхающих органов полукустарничков и трав. У близких по жизненной форме растений первые летают и откладывают яйца, как правило, раньше, чем вторые.

У большинства златок Каракумов с 2–4-летними циклами онтогенеза, трофически связанных с живыми и сухими ветвями, стволами и

корнями древесных растений и относящихся по срокам активности имаго к раннелетним и летним формам, наблюдается зимняя диапауза незакончивших питание личинок средних и старших возрастов при отсутствии у них эстивации. Интересно отметить, что личинки, питающиеся живыми тканями, впадают в зимнюю диапаузу раньше, а выходят из нее позже по сравнению с обитателями менее теплопроводных сухих тканей. Личинки ряда видов начинают выгрызать куколочные камеры осенью, но заканчивают их формирование весной. Названный цикл онтогенеза златок с устойчивыми запасами корма для длительно питающихся личинок и приостановкой их развития, вызванной похолоданием, наиболее близок к исходному многолетнему и непрерывному. Он отмечен у 49 % фауны.

У двух раннелетних видов (4,5 %), по-видимому, с 4-летним циклом (*Carpodis excisa*, *Lampetis argentata*), развивающихся в живых корнях кустарников, личинки последнего года заканчивают питание и окукливаются осенью, а отродившиеся вскоре имаго зимуют в состоянии диапаузы наряду с личинками средних возрастов.

Освоение златками пол древесных растений и трав пустыни с большим диапазоном в сроках вегетации способствовало формированию у них более разнообразных одногодичных циклов.

В рыхлых, слабодревесневших живых корнях полукустарничков и многолетних трав (*Sphenoptera repetekensis*, *S. egregia*), в живых и сухих стеблях многолетних трав (*Asmaeoderella caspica suturifera*) с ранним началом и средними сроками окончания вегетации, реже в сухих стеблях эфемероидов личинки 6 (14 %) весенних видов почти непрерывно питаются, успевают закончить развитие к концу августа - сентября, окукливаются, а отродившиеся имаго зимуют в состоянии диапаузы в кукольных камерах.

Личинки 6 (14 %) раннелетних, летних и позднелетних видов, трофически связанных с живыми стеблями многолетних трав со средним началом и поздним окончанием вегетации (*Clema deserti*), а также с живыми корнями летних и летне-осенних однолетников (*Sphenoptera bifulgida*, *S. pseudoignita*, *S. beckeri* и др.) к осени достигают взрослого состояния, уходят в зимнюю диапаузу, окукливаясь весной и летом следующего года без дополнительного питания. Эстивация у личинок отсутствует.

У трех (7 %) раннелетних и летних видов, развивающихся в живых, подсыхающих и сухих одревесневающих по мере старения стеблях

летних однолетников (*Asmaeoderella sandens*) и длительно вегетирующих многолетних трав (*Xantheremia koenigi*) зимуют в состоянии диапаузы личинки средних возрастов.

У пяти (II,5 %) весенних видов, связанных с неодревесневшими сухими стеблями эфемероидов (*Asmaeoderella canescens*, *A. dilatatisquamis*), эфемеров (*Asmaeoderella dubia*, *A. insueta*) с сухими и живыми побегами илака (*Cylindromorphus pubescens*), выявлены эстивация и зимняя диапауза средневозрастных личинок. Интересно отметить, что в побегах мезофитной и голарктической по происхождению осоки *Carex physodes* у личинок златки *C. pubescens*, относящейся к степному палеарктическому роду, наблюдалась глубокая и длительная эстивация, а диапауза в наиболее теплые зимы была очень короткой и факультативной. Иными словами, зимний период в Каракумах для личинок *C. pubescens* благоприятнее сухого и жаркого летнего. Последний цикл онтогенеза у златок песчаных пустынь Турана, несомненно, один из самых специализированных.

Б л е с т я н к и (*Nitidulidae*). В сравнительно бедной фауне блестянок песчаных пустынь СССР преобладают специализированные виды подсем. *Meligethinae*, относящиеся к почти всесветному роду *Meligethes* и эндемичному роду *Idiogethes* (Кирейчук, 1979). В Каракумах цветками и завязью многолетних трав *Heliotropium argusoides* и *Tournefortia sogdiana* питаются жуки и личинки южно-туранского эндемика *Idiogethes angustitarsus*. Предпочитают заселять *H. argusoides*, на *T. sogdiana* встречаются значительно реже. Появление жуков *I. angustitarsus* отмечено во второй половине апреля, что совпадает с периодом бутонизации и началом цветения кормовых растений. После дополнительного питания жуки копулируют и приступают к откладке яиц. В 1977-1980 гг. первые копулирующие пары учитывались 17-22 апреля, а отрождались личинки в последних числах апреля, начале мая. Личинки *I. angustitarsus* встречались в цветках до конца мая, а жуки - до начала июня. Средняя численность личинок и жуков *I. angustitarsus* на *Tournefortia sogdiana* в уркачиселиновых белосаксаульниках 0,3, а на *Heliotropium argusoides* в кандымниках - 2,4-4,5 экз/куст. На одном растении гелиотропа обнаружено 38 жуков и около 40 личинок. В начале мая 1979 г. степень повреждения цветков *H. argusoides* жуками и личинками *I. angustitarsus* в уркачиселиновых белосаксаульниках составляла 35, в уркачиселиновых кандымниках - 41 и в эркекселиновых кандымниках - 50 %.

В Репетекском заповеднике в цветках однолетников *Arnebia tra-
nscaspica*, *A. decumbens* в начале апреля изредка встречаются
жуки *Meligethes baccarius*.

У з к о к р ы л к и (*Oedemeridae*). Личинки узкокрылок игра-
ют важную роль в разрушении пораженной микроскопическими грибами
древесины. В песчаных пустынях Средней Азии и Казахстана сведения
по экологии этих жуков известны лишь для отдельных видов *Nascer-
dochroa*, *Homomorpha*. В Центральных Каракумах личинки *Homomorpha*
semenovi обнаружены во влажных черных гнилях корней саксаула (Ка-
ленов, Мамаев, Ягдыев, 1980). В Репетекском заповеднике личинки и
погибшие жуки этого вида собраны нами в закрепленных бугристых
песках во влажной черной древесине корней старых и отмирающих куст-
тов *Ephedra strobilacea*, где их встречаемость около 30%. Изред-
ка попадались они и в корнях *Calligonum rubescens*. В барханных и
барханно-бугристых песках личинки *H. semenovi* не найдены. Личинки
Nascerdochroa обитают преимущественно в разлагающихся корнях ту-
гтайной древеснокустарниковой растительности (Мамаев, 1977).

Г о р б а т к и (*Mordellidae*). Среди горбатов в песчаной пусты-
не преобладают виды рода *Mordellistena*, развивающиеся в древеси-
не и рыхлой паренхиме сухих стеблей и корней трав. В Восточных Ка-
ракумах их личинки обнаружены в сухих стеблях *Ferula litwinowia-
na*, а также в стеблях и корнях *Cousinia schistoptera*, *Suaeda arcuata*.

Цикл онтогенеза *Mordellistena* spp. на *F. litwinowiana* и
C. schistoptera строго однолетний. Жуки на феруле появляются в
первой половине апреля, что совпадает с бутонизацией и началом
цветения кормового растения, а на кузинии - в конце апреля - нача-
ле мая, в период ее бутонизации. Держатся на листьях, бутонах и
цветках. Яйца откладывают в конце апреля - мае на подсыхающие сте-
бли. Отродившиеся личинки движутся вниз, прокладывая почти верти-
кальные ходы в центральной части стеблей. У кузинии к началу сухо-
го и жаркого периода они проникают в корень, а у ферулы достигают
нижней части стеблей, где впадают в длительную диапаузу, продолжающую-
ся до второй половины сентября. В конце сентября личинки линяют,
становятся активными и питаются до весны с перерывом в конце де-
кабря - начале февраля. Окукливание личинок в стеблях ферулы на-
блюдалось во второй половине марта, а в корнях кузинии - в послед-
них числах марта - первой половине апреля. В Репетекском заповед-
нике средняя численность личинок *Mordellistena* spp. старшего воз-
раста на феруле и кузинии составляет 0,3-0,5 экз./растение.

Пыльцееды (Allesculidae). Фауна пыльцеедов песчаных пустынь сравнительно бедна. В Каракумах и Кызылкумах распространены около 10–15 видов, личинки некоторых из них трофически связаны с отмершей древесиной (Оглоблин, Знойко, 1950; Сабирова, Дубровина, 1973). В Каракумах в сильноразложившейся, потерявшей структуру свежей и увлажненной древесине корней саксаулов в закрепленных бугристых песках развиваются личинки *Musetocharina puncticolis*, а в полузакрепленных барханно-бугристых – *M. deserticola* (Сабирова, Дубровина, 1973; Каплин, 1979 б; Каленев, Мамаев, Ягдыев, 1980). В Репетекском заповеднике личинки указанных южнотуранских видов отмечены нами в корнях средневозрастных и старых кустов саксаула. Их средняя численность в марте – начале апреля 0,4–0,6, максимальная – 6 экз/куст. В году одно поколение. Лёт имаго в апреле – начале мая (Сабирова, Дубровина, 1973).

Жуки – дровосеки (Cerambycidae). В Средней Азии и на юге Казахстана обитают около 165 видов дровосеков, однако лишь небольшая часть их (7–9 %) распространена в песчаных пустынях (Крыжановский, 1965). Мало усачей и в других пустынях. Фауна *Cerambycidae* Монголии включает 130 видов, а для песчаных пустынь этой республики характерны 8 видов (Намхайдорж, 1976). Личинки дровосеков песчаной пустыни развиваются преимущественно в тканях растений. Почвообитающие формы усачей (*Dorcadion*, *Eodorcadion*) для нее не характерны. Экология пустынных дровосеков, трофически связанных с древесно-кустарниковой растительностью, сравнительно хорошо изучена, значительно меньше данных по видам, свойственным травяному ярусу (табл.9). По-видимому, песчаные пустыни пока недостаточно освоены усачами. Чаще они встречаются на солончаках, в закрепленных и полузакрепленных песках, беднее фауна барханных песков (табл.10). В настоящее время установлены кормовые растения личинок 6 видов, развивающихся в древесине, 3 – в тканях многолетних и 1 – в стеблях и корнях однолетних трав.

В Прибалхашье и нижнем течении Сырдарьи в корнях тамарисков на засоленных песках и солончаках обнаружены личинки *Nuzregorphanes heudeni*. Цикл онтогенеза многолетний. Лёт жуков – в июле (Плавильщиков, 1940; Митяев, 1958).

В корнях саксаулов в течение нескольких лет развиваются личинки ирано-туранского усача *Prionia angustatus* и туранского *Turkmenigena varentzovi* (Плавильщиков, 1940; Парфентьев, 1958;

Кормовые растения личинок жуков-дровосеков (Cerambycidae)
песчаных пустынь

Вид	Кормовые растения личинок	Место наблюдения	Источник
1	2	3	4
<i>Prionus angustatus</i>	Влажная разлагающаяся древесина корней <i>Haloxylon aphyllum</i> , <i>H. persicum</i>	Прибалхашье	Парфентьев, 1958; Костин, 1973
		Каракумы	Ягдыев, 1975; Мамаев, Данилевский, 1975; Каплин, 1979 б
<i>P. komarovi</i>	Влажная разлагающаяся древесина корней <i>Haloxylon</i> , <i>Ephedra strobilacea</i> , <i>Calligonum</i> и других пустынных кустарников	Средняя Азия	Семенов-Тян-Шанский, 1933
		Голодная степь Каракумы	Костин, 1973 Мамаев, Данилевский, 1975; Каплин, 1979 б
<i>Apatophysis caspica</i>	Корни саксаула, <i>Salsola richteri</i> , <i>Ephedra strobilacea</i>	Центральные Каракумы	Каленов, Мамаев, Ягдыев, 1980
<i>Turkmenigena varentzovi</i>	Живые корни <i>Haloxylon persicum</i>	Средняя Азия, Казахстан	Плавильщиков, 1940
		Прибалхашье	Парфентьев, 1958; Костин, 1973
		Кызылкумы Каракумы	Синадский, 1959 б Ягдыев, 1975; Каплин, 1979 б

1	1	2	3	3	1	4
<i>Hesperophanes heydeni</i>	Корни	<i>Tamarix</i>	Нижнее течение Сыр-дарьи	Прибалхашье Гоби (МНР)	Плавильщиков, 1940 Митяев, 1958 Намхайдорж, 1974	
<i>Plocaederes scapularis</i>	Отмирающие и отмершие корни	<i>Ferula</i> , <i>Dorema</i>	Казахстан, Средняя Азия		Плавильщиков, 1940; Давлетшина, Радзивиловская, 1965; Токгаев и др., 1967; Костин, 1973; Мамаев, Данилевский, 1975 и др., наблюдения автора	
<i>Chlorophorus varius</i>	Живая и отмершая древесина корней	<i>Aellenia subarphylla</i>	Акибай, Марыйской области		Кривошеина, 1975 а	
<i>Phytoecia varentzovi</i>	Живые стебли и корни	<i>Arnebia transcaspica</i> , <i>A. decumbens</i> , <i>Nonea caspica</i> , <i>Lappula semiglabra</i>	Репетек		Наблюдения автора	
<i>P. repetekensis</i>	Живые стебли и эпигеогенные корневища	<i>Heliotropium argusioides</i>	Репетек		Наблюдения автора	
<i>P. transcaspica</i>	Живые и надземные побеги	<i>Heliotropium grande</i>	Репетек		Наблюдения автора	

Видовой состав и обилие жуков-дровосеков в основных урочищах
Восточных каракумов

Вид	Растения, на которых собраны жуки и личинки	Эркексе-линовые кандымники	Уркачи-селиновые кандымники	Уркачи-селиновые белосаксаульники	Илаковые белосаксаульники	Илаково-разнотравно-одлетнессаксаульники
<i>Prionus angustatus</i>	<i>Haloxylon aphyllum</i>	-	-	-	-	++
<i>P. komarovi</i>	<i>Haloxylon persicum</i> , <i>H. aphyllum</i> , <i>Ephedra strobilacea</i>	-	+	+++	+++	+
<i>Turkmenigena varentzovi</i>	<i>Haloxylon persicum</i>	-	-	++	+++	-
<i>Plocaederes scapularis</i>	<i>Dorema sabulosum</i>	-	-	++	++	-
<i>Phytoecia varentzovi</i>	<i>Arnebia decumbens</i> , <i>A. transcaspica</i> , <i>A. caspica</i> , <i>Lappula semiglabra</i>	-	-	-	+++	+++
<i>P. repetekensis</i>	<i>Heliotropium argusoides</i>	+++	+++	++	++	-
<i>P. transcaspica</i>	<i>Heliotropium grande</i>	+++	+	-	-	-

П р и м е ч а н и е. +++ многочисленные, ++ обычные, + редкие виды.

Синадский, 1959 б; Adeli, 1972; Мамаев, Данилевский, 1975; Ягдыев, 1975; Каплин, 1979 б и др.). Личинки *T.varentzovi* питаются живой, а *P.angustatus* – разлагающейся влажной древесиной. В Каракумах *P.angustatus* чаще заселяют кусты черного, а *T.varentzovi* – белого саксаулов. В связи с особенностями питания *P.angustatus*, по-видимому, способен заселять более широкий круг растений и реагирует прежде всего на экологические условия местобитания в целом. В Каракумах он предпочитает супесчаные, хорошо увлажненные, ввиду близкого залегания грунтовых вод, слабо- и среднезасоленные почвы с черносаксаульниками. *T. varentzovi* распространен в белосаксаульниках на закрепленных и полужакрепленных песках с незасоленными и значительно “ссушающимися в летне-осенний период почвами. В 1977 г. в Репетекском заповеднике средняя численность личинок *T.varentzovi* в илаковых белосаксаульниках на мелкобугристых песках составляла 1,3, максимальная – 4 экз/куст, а личинок *P.angustatus* в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках по понижениям-соответственно – 0,3 и 3 экз/куст (Каплин, 1979 б). Личинки *T.varentzovi* заселяют саксаул с молодого, а *P.angustatus* – со средневозрастного генеративного состояния, чаще встречаясь в корнях соответственно средневозрастных генеративных и старых вегетативных кустов. Основная часть личинок сосредоточена в верхнем метровом слое главного корня.

В Прибалхашье массовый лёт жуков *P.angustatus* наблюдался во второй половине июня – июле, *T.varentzovi* – в июле–августе, а в Каракумах и Кызылкумах – в июне и в июле–августе, что соответствует перерыву между цветением и плодоношением саксаулов (Плавильщиков, 1936, 1940; Парфентьев, 1958; Синадский, 1959 б; Токгаев и др., 1967; Костин, 1973 и др.). Цикл онтогенеза, по-видимому, четырехлетний, яйца и куколки развиваются около двух недель (Парфентьев, 1958). В Каракумах в течение всего цикла зимуют незакончившие питание личинки, эстивация у которых отсутствует.

С корнями различных пустынных кустарников: саксаулов, черкеза, хвойника шишконосного, кандымов, боялыча и др., трофически связаны личинки южнотуранского усаца *Prionus komarovi* и ирано-южнотуранского *Apatophysis caspica* (Семенов-Тянь-Шанский, 1935; Adeli, 1972; Костин, 1973; Мамаев, Данилевский, 1975; Каленов, Мамаев, Ягдыев, 1980). Личинки *P.komarovi* питаются сильно разложившейся древесиной, что хорошо согласуется со строением их пищевари-

тельной системы (Данилевский, 1976). Особенности питания *A. caspica* не установлены. В Репетекском заповеднике личинки *P. komarovi* собраны нами в небольшом количестве в корнях старых и отмерших кустов *Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*, *Ephedra strobilacea*. Цикл онтогенеза многолетний. В течение всего цикла зимуют незакончившие питание личинки. Эстивация у них отсутствует. В Каракумах лёт жуков с конца июня до середины сентября (Плавильщиков, 1936; Токгаев и др., 1967).

В отмирающих и отмерших корнях генеративных особей зонтичных родов *Ferula* и *Dorema* живут личинки обыкновенного ирано-туранского усача пустыни *Plocaederes scapularis* (Плавильщиков, 1940; Давлетшина, Радзивиловская, 1965; Токгаев и др., 1967 и др.). Однако по его экологии очень мало данных. По нашим материалам, цикл онтогенеза *P. scapularis* в Каракумах, как правило, одно-, двухлетний (рис. 12). В Репетекском заповеднике жуки откладывают яйца во влажные прикорневых листьев усыхающих генеративных особей монокарпика *Dorema sabulosum* примерно в середине мая. В зависимости от метеорологических условий года сроки откладки яиц могут сдвигаться на первую, реже вторую половину этого месяца. Отродившиеся личинки питаются еще живыми и сравнительно сочными основаниями листовых черешков, двигаясь вниз. Дойдя до корневой шейки, они впадают в полусухой генеративный стебель. Рано отродившиеся личинки при этом поднимаются вверх до высоты 15-20, реже 40-50 см, питаются тканями стебля, затем вновь поворачивают вниз и проникают в корень. Поздно отродившиеся личинки в стебель почти не поднимаются, а сразу идут в корень. Растут личинки крайне быстро. К концу июня большая их часть полностью выедает содержимое корней, и, закончив питание, впадает в летнюю диапаузу, капсулируясь в одном из нижних отростков корня на глубине 20-50, реже до 60-100 см. К этому времени в корне выживает одна, редко две личинки. Размеры личинок в капсулах 35-37 X 15-16 мм и 27-29 X 12-13 мм. Внутренняя сторона капсул гладкая, беловато-серая, напоминающая яичную скорлупу, наружная покрыта песком. Капсулы удлинено-овальные, заметно уплощенные. Размеры капсул крупных личинок 47-50 X 23-24 X 16-17 мм, средних - 39-40 X 17-19 X 13-14 мм. В 1979 г. капсулировались 76, а в 1980 г. - 90-95 % личинок. Остальные, вероятно, наиболее поздно отродившиеся личинки, отличались малыми размерами (20-22 X 9-10 мм), капсул не делали и впадали в летнюю диапаузу открыто в верхней и средней части корня. Большая их часть была сосредоточена в маломощ-

ных растениях, на глубине 15–40 см. При этом содержимое корней к моменту ухода в диапаузу ими было не полностью съедено. В 1979 г. 9, а в 1980 г. около 40 % личинок в капсулах (от числа всех личинок) окуклились в конце августа – начале сентября. В 1980 г. первые куколки обнаружены 20 августа, а отрождение жуков происходило во второй половине сентября. Отродившиеся жуки зимовали в капсулах в состоянии диапаузы. У остальных личинок в капсулах в естественных и лабораторных условиях наблюдалась затяжная диапауза. Они окукливались, не выходя из капсул, лишь в конце августа – начале сентября следующего года, и цикл развития этой части популяции длился не менее 2 лет. Весной куколки *P. scapularis*, несмотря на специальные поиски, не найдены. Питаются ли осенью открыто диапаузировавшие личинки, точно не установлено. К активному питанию они, как правило, приступали во второй половине марта и капсулировались значительно раньше личинок первого года, с последних чисел апреля: – начале мая. Окукливание этих личинок также происходило в конце августа – начале сентября, а отродившиеся вскоре жуки зимовали в капсулах. Иными словами, цикл онтогенеза этой части популяции тоже длился не менее 2 лет. В 1980 г. выход первых жуков наружу отмечен с 15 апреля.

Таким образом, у *Plocaederes scapularis* – единственного в фауне СССР представителя богатого видами тропического рода (Крыжановский, 1965; Костин, 1973), в Каракумах наблюдается неустойчивый цикл развития. По особенностям онтогенеза в составе его популяций выделяются по меньшей мере одна группа с однолетним циклом и летней диапаузой закончивших питание личинок и две группы с двухлетним циклом: с летне-зимне-летней диапаузой личинок старшего возраста (с июня одного года до августа другого), а также с летне-зимней диапаузой личинок среднего возраста и летней – личинок старшего возраста. Для всех трех групп характерны приуроченность стадии куколки к концу августа – сентябрю и зимняя диапауза имаго. Соотношение участия указанных групп в составе популяций *P. scapularis* заметно колеблется по годам, что, несомненно, является одним из важных экологических факторов, обеспечивающих устойчивое существование популяций в целом. Возможно, что развитие отдельных усачей второй и особенно третьей групп затягивается до трех лет.

Живой и отмершей древесиной корней и нижней части скелетных осей *Aellenia subarhylla* в Каракумах питаются личинки пустынно-

степного западноскифско-ирано-туранского вида *Chlorophorus varius*. Цикл онтогенеза, по-видимому, двухлетний. Лёт имаго с конца апреля (Кривошеина, 1975 а).

В Восточных Каракумах с травами семейства *Boerhaadiaceae* трофически связаны южнотуранские усачи *Phytoecia repetekensis*, *P. transcaspica* и *P. varentzovi*, являющиеся строгими фитофагами на имагинальной и личиночной стадиях. Личинки *P. transcaspica* живут в надземных побегах многолетника *Heliotropium grande*; *P. repetekensis* - в надземных побегах и эпигеогенных корневищах корнеотпрыскового многолетника *Heliotropium argusioides*, а *P. varentzovi* - в стеблях и корнях ранневесенних однолетников *Arnebia transcaspica*, *A. decumbens*, *Lappula semiglabra*, *Nonea caspica*.

В Репетекском заповеднике *P. repetekensis* встречается от подвижных барханных до закрепленных мелкобугристых песков, где обитает *H. argusioides*. Наиболее благоприятны для *P. repetekensis* эркекселиновые и уркачиселиновые кандымники на среднебарханных и барханно-мелкобугристых песках. *P. transcaspica* населяет эркекселиновые кандымники с *H. grande* на барханных и бугристо-барханных песках. *P. varentzovi* предпочитает илаковые бело- и черносаксаульники, где развивается преимущественно на *Arnebia*. В 1979-1980 гг. в оптимальных условиях обитания численность имаго *P. repetekensis* достигала 600-650, *P. transcaspica* - 80-120, *P. varentzovi* - 120-180 экз/га.

Цикл онтогенеза рассматриваемых видов одногодичный. Лёт имаго *P. varentzovi* наблюдался в конце марта - апреле, *P. transcaspica* - в апреле - начале мая, *P. repetekensis* - в последней декаде апреля - мае и совпадал со временем бутонизации, цветения и начала плодоношения кормовых растений (рис. II Е, И; IЗ Н). Жуки *P. repetekensis* и *P. transcaspica* питаются преимущественно стеблями и листьями, *P. varentzovi* - бутонами, реже листьями. Активны днем. На одном растении держатся 1-3 жука. Вскоре после появления жуки спариваются и приступают к откладке яиц. Самки *Phytoecia* отрождаются с недоразвитыми половыми железами, яйца созревают у них неодновременно, и сроки яйцекладки растянуты. В кладке бывает, как правило, по одному яйцу. Перед откладкой яиц самки *P. varentzovi* и *P. transcaspica* делают на побегах погрызы. В месте погрызов они вводят яйцеклад в побег снизу вверх. Самки *P. varentzovi* при этом формируют в паренхиме сердцевины небольшую камеру и приклеивают

яйцо к ее наружной стенке. Яйца *P.transcaucasica* располагаются на поверхности или в верхнем слое древесины стебля, соприкасаются с тканями побега и не приклеиваются к ним. Самка *P.repetekensis*, не делая погрыза, прокалывает яйцекладом покровные и проводящие ткани и откладывает яйцо на поверхность древесины. Яйца - удлиненно-овальные, матовые, светлые. Размеры нормальных яиц *P.varentzovi* 1,5-1,8 X 0,45-0,6 мм, *P.repetekensis* - 1,75-2,1 X 0,6-0,7 мм, *P.transcaucasica* - 1,6-2,3 X 0,45-0,65 мм.

Кладки *P.varentzovi* расположены в нижней части трети главных, реже боковых генеративных побегов. Самки *P.repetekensis* откладывают яйца в средней части основных генеративных побегов, а *P.transcaucasica* - в верхней половине вегетативных и генеративных побегов. На одном побеге чаще бывают 1-2, реже 3-4 яйцекладки. Самка *P.varentzovi* откладывает не менее 15-20, *P.repetekensis* - 25-30 и *P.transcaucasica* - 50 яиц. В 1979-1980 гг. общая численность отложенных яиц у *P.transcaucasica* в эркекселиновом кандымнике около 1800, *P.repetekensis* в уркакселиновом белосаксаульнике - 800-850 и *P.varentzovi* в илаковом черносаксаульнике - 1800-2000 экз/га.

Яйца развиваются около 12-16 дней. В 1979 г. отрождение личинок первого возраста отмечено у *P.varentzovi* с 10 апреля, у *P.transcaucasica* - с 20 апреля и у *P.repetekensis* - с 15-20 мая. На протяжении всего цикла развития они питаются живыми тканями кормовых растений. Личинки *P.varentzovi* во второй половине апреля - начале мая, *P.transcaucasica* - в последней декаде мая - начале июня, а *P.repetekensis* - в конце июня достигли нижнего основания надземных побегов и внедрились в корни. Дальнейшее развитие личинок *P.varentzovi* и *P.repetekensis* протекало преимущественно в корнях и эпигеогенных корневищах, а *P.transcaucasica* - в нижней части надземных побегов. Личинки *P.varentzovi* во второй половине мая - начале июня, ко времени прекращения вегетации и высыхания кормовых растений, становятся взрослыми, заканчивают питание и впадают в корни в летнюю диапаузу, которая у них переходит в зимнюю. Личинки *P.transcaucasica* питаются с перерывами в наиболее жаркие дни почти до середины сентября, а *P.repetekensis* - до октября. У них хорошо выражена лишь зимняя диапауза. Пораженные побеги после полного высыхания обламываются у верхней пробки. Зимующие личинки *P.varentzovi* встречались на глубине 3-7 см, *P.repetekensis* -

8-20 см, а *P.transcaspica* - вблизи поверхности песка. К весне в одном побеге выживает не более одной личинки, а в одном кусте *Arnebia transcaspica* - I, *Heliotropium argusioides* - I-2, *H.grande* I-4.

Личинки *P.varentzovi* окукливаются вблизи корневой шейки, *P.transcaspica* в I-3, а иногда и до 20 см выше основания побегов, *P.gerebekensis* - в почве на глубине I,5-8 см. Куколочная камера отсутствует, куколки располагаются в пустых ходах. В 1979 г. первые куколки *P.varentzovi* попадались с 10 марта, *P.transcaspica* - с середины марта, а *P.gerebekensis* - с конца марта. Куколки *P.varentzovi* и *P.transcaspica* развиваются около двух лет, а *P.gerebekensis* до трех недель. Отродившиеся жуки выходят наружу, пробив верхнюю пробку, летных отверстий в боковой части побегов не делают.

Несмотря на высокое обилие в песчаной пустыне жуков и личинок *Phytoecia*, вред, причиняемый ими кормовым растениям, незначителен. Это прежде всего обусловлено тем, что ранне-весенние однолетники *Arnebia transcaspica*, *A.decumbens*, *Nonea caspica*, *Lappula semiglabra*, на которых живет *P.varentzovi*, развиваются в течение короткого периода и высыхают независимо от заселения личинками. Личинки *P.transcaspica* также трофически связаны с однолетними надземными побегами *Heliotropium grande* и практически не затрагивают его жизненно важных многолетних частей с почками возобновления. Более существенное влияние на ценопопуляции кормового растения оказывают личинки *P.gerebekensis*. Подземные части стеблей *Heliotropium argusioides* с придаточными корнями или эпигеогенные корневища у здоровых растений достигают 8-летнего возраста (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973), а пораженные личинками полностью отмирают. Иными словами, личинки *P.gerebekensis* способствуют преждевременной гибели генеративных парциальных кустов *H.argusioides*, в которых они развиваются.

Таким образом, фауна дровосеков Каракумов, для которых установлены кормовые растения личинок, в настоящее время насчитывает 10 видов из 7 родов. В ее становлении наибольшее значение имели процессы автохтонной переработки представителей обширных палеарктических и голарктических родов в пустынях Ирано-Туранской подобласти. Участие форм с тропическими корнями менее значительно. Основу фауны составляют туранские (40 %) и ирано-туранские (40 %)

виды. Эндемичных родов 14 %. К обитанию в пустыне приспособился лишь один вид, характерный для лесостепей и степей (*Chlorophogus varius*).

Трофические связи дровосеков Каракумов в общих чертах отражают основное направление их эволюции. Первичная среда обитания личинок усачей – разлагающаяся древесина деревьев и кустарников, где развиваются личинки наиболее примитивных форм подсем. *Prioninae* (Плавильщиков, 1936, 1958; Данилевский, 1979). В дальнейшем освоение тканей растений усачами проходило по линии: сухая, а затем живая древесина деревьев и кустарников – древесина стеблей и корней полудревесных растений и трав – недревесневшие органы трав. В Каракумах во влажной разлагающейся древесине деревьев и кустарников развиваются 3 (30 %) вида подсем. *Prioninae* и *Lepturinae*, а в их живой древесине – 3 (30 %) вида подсем. *Cerambycinae*. С живой древесиной однолетников связаны личинки одного (10 %), многолетних трав – двух (20 %) специализированных видов подсем. *Lamiinae* (*Phytoecia*). Подсыхающими и сухими недревесневыми тканями многолетних трав питаются личинки *Plocaederes* (*Cerambycinae*). В пустынях травяному ярусу свойственны также своеобразные, но слабо изученные усачи *Agarantia* (*Lamiinae*). В целом на деревьях и кустарниках в Каракумах обнаружены личинки 60 %, многолетних травах – 30 и однолетниках – 10 % видов дровосеков.

Важная особенность фауны дровосеков песчаных пустынь Турана с избытком тепла и высоким дефицитом влаги – практическая неосвоенность ими сухой древесины деревьев и кустарников и приуроченность преимущественно к подземным органам. Столь характерные для сухой древесины в других природных зонах усачи подсем. *Cerambycinae* в пустыне перешли к питанию живыми тканями древесных растений. В Каракумах в стеблях трав развиваются личинки 10, а в стеблях и корнях – 20 % видов. Прочие 70 % видов дровосеков – типичные ризобионты.

Личинки усачей, питающиеся разлагающейся древесиной деревьев и кустарников, не связаны с их видами. Специализированные обитатели живых и сухих тканей растений в Каракумах тяготеют к маревым (29 %), бурачниковым (43 %), тамарисковым и зонтичным (по 14 %). Среди них на долю монофагов приходится 43 %, узких олигофагов – 14, олигофагов – 29 и полифагов – 14 % фауны. У пустынных форм дровосеков круг кормовых растений расширяется от деревьев и кустарников к травам.

Продолжительность циклов онтогенеза усачей связана прежде всего с питательностью и твердостью заселяемых ими тканей. Медленно растут личинки усачей в малопитательной разлагающейся, а также в твердой сухой и живой древесине деревьев и кустарников. В мягких тканях трав личинки питаются интенсивнее и быстрее достигают взрослого состояния. Иными словами, для усачей, первично связанных с древесной растительностью, как и для златок, исходным является многолетний цикл онтогенеза. В процессе освоения усачами древесины и неодревесневших органов трав происходило сокращение сроков их развития. Дровосеки, обитающие в корнях деревьев и кустарников Каракумов, имеют 3-4-летний, а в стеблях и корнях трав — одно-, реже двухлетний циклы.

Дровосекам, как и златкам, в песчаной пустыне свойственны приуроченность яйцекладки к весенне-летнему периоду, наличие диапаузы у имаго и личинок в неблагоприятное время года, и ее отсутствие у яиц и куколок, развивающихся не более 2-3 недель. У большинства усачей, связанных с деревьями и кустарниками пустынь Турана, на протяжении всего цикла развития отмечена зимняя диапауза незакончивших питание личинок при отсутствии у них эстивации. Весеннее возобновление питания перезимовавших личинок последнего года определяет сравнительно поздние сроки их окукливания и летнюю активность имаго. Жуки появляются и откладывают яйца в июне — сентябре, в перерыве между цветением и плодоношением, или во время вегетации, после плодоношения кормовых растений; деятельны они в ночное время (*Prionus komarovi*, *Turkmenigena varentzovi*, *Hesperophanes heudeni* и др.). Этот цикл онтогенеза со стабильными кормовыми ресурсами для длительно питающихся личинок несомненно наиболее близок к исходному многолетнему и непрерывному. Его формирование в пустынях Турана связано с похолоданием, наступившим во второй половине третичного периода.

Исследованные усачи травяного яруса по срокам активности имаго относятся к весенним. Они летают и откладывают яйца в конце марта — мае, во время бутонизации, цветения и плодоношения кормовых растений, деятельны в светлое время суток. В живых стеблях и корнях длительно вегетирующих многолетних трав (*Phytoecia gerpetekensis*, *P. transcaspiica*) питающиеся без перерыва личинки к осени достигают взрослого состояния и зимуют в полностью отмирающих пораженных органах в состоянии диапаузы, окукливаясь весной. У оби-

тателей живых стеблей и корней эфемеров, широко расселившихся в пустынях Турана в четвертичное время, личинки (*Phytoecia vagantzovi*) приспособились завершать развитие к моменту полного усыхания растений и уходить в длительную летне-зимнюю диапаузу. Являясь типичными потребителями живых тканей, личинки, не успевшие закончить питание, погибают от голода. Иными словами, цикл онтогенеза с диапаузой взрослых личинок у усачей, как и златок, эволюционно моложе цикла с диапаузой незакончивших питание личинок. Он получает широкое распространение по мере сокращения сроков развития усачей и освоения ими растений или их отдельных органов с ограниченными кормовыми ресурсами. Для дровосеков, развивающихся в сухих корнях эфемероидов, в случае интенсивного питания личинок и полного съедания ими содержимого корней характерны эстивация окукливающихся осенью взрослых личинок и зимняя диапауза имаго. При невысокой интенсивности питания и неполном съедании запасов корма летне-зимняя диапауза незакончивших питание личинок, продолжающих развитие весной следующего года, сменяется эстивацией взрослых личинок и, наконец, зимней диапаузой имаго.

Зерновки (*Bruchidae*). Экология зерновок песчаной пустыни, несмотря на их значительное влияние на семенную продуктивность многих растений, остается практически неизученной. В Восточных Каракумах с созревающими семенами *Astragalus raucijugus* трофически связаны личинки южнотуранского вида *Acanthoscelides semeptovi*. В Репетеке в конце апреля - начале мая 1975 г. в барханных песках личинками зерновок было поражено 55-60%, а в барханно-бугристых - 65-70% семян *A. raucijugus*. В году одно поколение. В 1973 г. лёт жуков наблюдался в первой декаде июня, в период опадения созревших семян.

В Каракумах в созревающих и зрелых плодах *Rheum turkestanicum* развиваются личинки южнотуранской зерновки *Saryedon lagopuschi* (Шестоперов, 1934). Жуки на кормовом растении после зимовки появляются в конце апреля - начале мая, в период массового плодоношения. После дополнительного питания они копулируют и приступают к откладке яиц на сочные, хорошо сформированные плоды. На одном плоде держатся 1-4 зерновки. В Репетекском заповеднике в 1980 г. первые яйцекладки *S. lagopuschi* отмечены 3-5 мая. Яйца откладывают одиночно на поверхность плода, редко на крылья, покрывая их светлым щитком. На одном плоде попадалось до 25 яиц размером 0,5-0,55 X 0,9-0,95 мм. Развитие яиц длится не более 3-4 дней. Личинки млад-

шего возраста питаются сочными незрелыми семенами, среднего и старшего — зрелыми, почти сухими. В одном плоде выживает не более одной личинки, полностью уничтожающей семя к концу развития. Гибель яиц и личинок младшего возраста составляет 75–80 % общего количества отложенных яиц. Окукливание личинок происходит, по-видимому, в конце июня — начале июля вне плодов. В лабораторных условиях часть личинок окукливалась внутри плода, а часть покидала плоды и окукливалась в разнообразных укрытиях в белых коконах. Лёт жуков наблюдался в середине июля. В отдельные годы зерновки *S. lagopus* полностью уничтожают запасы полноценных семян *R. turkestanicum*. В 1980 г. в илаковых бело- и черносаксаульниках Репетекского заповедника поврежденность семян ревеня зерновкой составляла $90,3 \pm 1,0$ %.

В середине мая 1978–1979 гг. в 90 км к западу-северо-западу от Репетека на *Nitaria schoberi* в значительном количестве встречались жуки ирано-туранского вида *Rhaebus mannerheimi*, развивающиеся в костянках селитрянки (Лукиянович, Тер-Минасян, 1957). До настоящего времени *R. mannerheimi* был известен из пустынь Северного Ирана и Северного Турана. Указанные находки позволяют включить в состав его ареала и Южный Туран.

В г и с h e l i d a e. Близкое к зерновкам семейство, представленное в СССР примерно 10 видами. В черносаксаульниках Репетекского заповедника в середине апреля 1980 г. на ранневесеннем однолетнике *Isatis violascens* нами в массе учитывались жуки *Bruchela albescens*, развивающиеся в завязи и плодах этого растения. На распространение *B. albescens* в Каракумах указывает и Е.Л. Шестоперов (1934).

R h i n o s a e e r i d a e. Из 5 видов этого близкого к долгоносикам семейства жуков, распространенных в СССР, в песчаных пустынях встречается один — *Nemolus saevus*. В Репетекском заповеднике личинки этого вида развиваются в цветках и завязи эфемера *Convolvula saeptocarpa*. Жуки активны в начале мая, в период полного цветения кормового растения. Держатся в цветках, питаются пыльцой. В илаковых бело- и черносаксаульниках на одном растении учитывалось до 1–4 жуков.

Д о л г о н о с и к и (Curculionidae). Среди жуков песчаной пустыни по количеству видов и обилию долгоносики лишь незначительно уступают чернотелкам и хрущам. Фауна долгоносиков пустынь Сред-

ней Азии и Казахстана выявлена сравнительно полно, однако их экология очень слабо исследована. Сроки развития и кормовые растения личинок установлены менее чем для 40 видов (табл. II).

В Восточных Каракумах в настоящее время известно около 95 видов *Circulionidae*, из которых нами собрано 75. По предварительным подсчетам, 55-60 % видов развивается в тканях растений (табл. I2). Встречаются они от барханных песков до солончаков, достигая наибольшего разнообразия в саксаульниках на ползакрепленных и закрепленных песках.

Для песчаной пустыни характерны цветожило, трофически связанные с соцветиями сложноцветных. Среди них в закрепленных песках Восточных Каракумов на двулетнике *Cousinia schistoptera* местами обычны долгоносики балкано-переднеазиатско-туранского вида *Eustelorus lanuginosus*. Жуки на растениях чаще встречались в начале мая. Личинки развиваются в соцветиях кузинии. В 1980 г. в илаковых черносаксаульниках Репетекского заповедника личинками *E. lanuginosus* были заселены 1-2 % соцветий *C. schistoptera*. В одном соцветии выживает не более одной личинки, окукливающейся в июне в колыбельке, сделанной из экскрементов. Отродившиеся жуки вскоре покидают кормовые растения.

В Каракумах в соцветиях корнеотпрыскового многолетника *Jurinea derderioides*, произрастающего на барханно-мелкобугристых песках с кандымниками и белосаксаульниками обитают личинки сирийско-южнотуранского вида *Larinus bardus* (Тер-Минасян, 1946, 1967). Жуки на кормовых растениях встречаются в последней декаде апреля - мае, питаются листьями и цветками. В Репетекском заповеднике откладка яиц у *L. bardus* наблюдалась во второй и третьей декадах мая, начале июня, в период цветения *J. derderioides*. Яйца откладывают в раскрытые, но не начавшие увядать цветки. При этом самка отгрызает верхнюю часть трубки венчика одного из цветков соцветия до отгиба и откладывает в нее одно беловато-желтое яйцо размером 1,3x1,7 мм. Отродившаяся вскоре личинка опускается по трубке к завязи и приступает к питанию. Развитие личинок длится около месяца, а встречаются они в головках *J. derderioides* до конца июня. В 1976 г. первые куколки обнаружены в конце первой декады июня, а молодые непрокрашенные жуки - 18-20 июня (рис. II Л). 22 июня 1976 г. в уркачиселиновом кандымнике 8 % почти сухих соцветий *J. derderioides* были с личинками, куколками и непрокрашенными жуками *L. bardus*, а их об-

Кормовые растения личинок долгоносиков песчаных пустынь,
развивающихся в их тканях

Вид	! Кормовые растения личинок	! Место наблюдения	! Источник
<i>Chromoderus declivis</i>	Корни <i>Kochia iranica</i>	Акибай, Марый кой области	Кривошеина, 1975а
<i>Liocleonus clathratus</i>	Галлы на корнях <i>Tamarix</i>	Египет Низовья р.Иордан Средняя Азия Казахстан	Митяев, 1958 Синадский, 1960; Токгаев, Непесова, 1964
<i>Eugeniodoncus pavlovskii</i>	Галлы в прикорневой части молодых ветвей <i>Salsola richteri</i>	Западная Туркмения	Арнольди, 1955
<i>E.turkmenicus</i>	То же	Центральные Каракумы	Ламаев, Тер-Минасян, 1977
<i>Fustenoprus</i>	Соцветия <i>Cousinia</i> sp.	Казахстан	Тер-Минасян, 1967
	Соцветия <i>Cousinia resinosa</i>	Узбекистан	Давлетшина, 1970
	Соцветия <i>Cousinia schistoptera</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>Larinus bardus</i>	Соцветия <i>Jurinea derderioides</i>	Репетек	Бегов, 1975; наблюдения автора
<i>Lixus desertorum</i>	Сухие генеративные стебли <i>Dorema sabulosum</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>L.hirticollis</i>	Стебли <i>Ferula</i>	Средняя Азия Кызылкумы	Тер-Минасян, 1967 Давлетшина, Радзивиловская, 1965

Вид	! Кормовые растения личинок	! Место наблюдения !	Исследователь
<i>L. incanescens</i>	Стебли <i>Kochia prostrata</i>	Казахстан	Камбулин, 1967
	Стебли <i>Atriplex moneta</i> , <i>Suaeda arcuata</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1975 а
	Стебли <i>Atriplex dimorphostegia</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>L. linnei</i>	Нижние части стеблей и корни <i>Tetraseme recurvata</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1975 а
	Нижние части стеблей и корни <i>Tetraseme recurvata</i> , <i>Strigosella grandiflora</i> , <i>Isatis violascens</i>	Репетек	Наблюдения автора
⁸⁸ <i>L. astrachanicus</i>	Нижние части стеблей и корни <i>Suaeda arcuata</i> , <i>Salsola leptoclada</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1975 а
<i>L. sulphureovittis</i>	Тонкие ветки <i>Salsola richteri</i>	Средняя Азия Центральные Каракумы	Тер-Минасян, 1967 Каленов, Мамаев, Ягдывев, 1980
<i>L. rubicundus</i>	Нижние части побегов <i>Anabasis</i> sp.	Кызчлумы	Давлетшина, 1973
	Нижние части стеблей и корни <i>Suaeda arcuata</i>	Восточные Каракумы	Кривошеина, 1975 а; наблюдения автора
<i>L. strangulatus</i>	Стебли <i>Cousinia resinosa</i>	Узбекистан	Давлетшина, 1970
	Стебли <i>Jurinea derderioides</i> , <i>Cousinia schistoptera</i>	Репетек	Наблюдения автора

<i>L. subulatus</i>	Стебли <i>Suaeda arcuata</i>	Восточные Каракумы	Кривошеина, 1975 а; наблюдения автора
<i>L. kraatzi</i>	Галлы на побегах <i>Haloxylon arhyllum</i>	Акибай, Марыйской области	Токгаев, Непесова, 1964
<i>Valenci novis kostini</i>	Отмершая древесина корней <i>Haloxylon arhyllum</i>	Центральные Каракумы	Мамаев, 1976; Каленов, Мамаев, Ягдыев, 1980
	Влажная полуразложившаяся древесина корней <i>Tamarix</i>	90 км к ЗСЗ от Репетек	Наблюдения автора
<i>Rhyncolus</i> sp.	Отмершая древесина корней <i>Tamarix</i>	Прибалхашье	Митяев, 1958
§ <i>Platygasteronux akibaensis</i>	Галлы в основании стеблей <i>Coelrinia macrantha</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1975 а
<i>Euoxonux inornatus</i>	Завязь и плоды <i>Ehretia strobilacea</i>	Каракумы	Токгаев и др., 1967; Гурбаннепесов, 1971; наблюдения автора
<i>Odontocoeliodes dentimanus</i>	Прикорневые части стеблей и черешки листьев <i>Rheum turkestanicum</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>Ceutorhynchus intermixtus</i>	Галлы на стеблях и черешках листьев <i>Spirorhynchus sabulosus</i>	Там же	Тот же
<i>C. setosellus</i>	Галлы на стеблях и черешках листьев <i>Isatis violascens</i> , <i>Chartoloma platycarpum</i>	--	--

Зид	! Кормовые растения личинок	! Место наблюдения	! Источник
<i>Ceutorhynchus</i> sp.	Галлы на стеблях <i>Isatis</i> sp.	Кызылкумы	Давлетшина, 1973
<i>Elaenobaris</i> alboguttata	Стебли <i>Suaeda arcuata</i> , <i>Salsola leptoclada</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1975 а
<i>Ulobaris</i> loricata	Корни <i>Salsola leptoclada</i> , <i>Suaeda arcuata</i>	Там же	Тот же
	<i>Atriplex dimorphostegia</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>Baris</i> scolopacea	Стебли <i>Suaeda arcuata</i> , <i>Atriplex moneta</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, 1975 а
<i>Bariscelis</i> fausti	Корни <i>Strigosella grandiflora</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>Baris</i> kryzhanovskii	Живые стволы и ветви <i>Aellenia subarhylla</i>	Акибай, Марыйской области	Кривошеина, Мамаев, Ягдыев, 1975
<i>Nanophyes</i> pallidus, <i>N. mamoratus</i>	Завязь и плоды <i>Tamarix</i>	Прибалхашье	Митяев, 1958
<i>Corimania</i> comaroffi	Галлы на тонких одревесневших побегах <i>Tamarix</i>	Там же	Тот же
<i>Sibinia</i> taschkentica	Завязь и зеленые плоды <i>Silene aana</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>Apion</i> mesasiaticus	Галлы листоволошек рода <i>Pachysylloides</i> на <i>Calligonum</i>	Репетек	Логинова, 1978 б

A. myochrous

То же

Казахстан, Средняя Елюбаев, 1972; Логинава, 1978 б

A. uniseriatum

Зеленые стебли *Jurinea derderioides*

Репетек

Наблюдения автора

Т а б л и ц а 12

Видовой состав и обилие долгоносиков, развивающихся в тканях растений в основных урочищах Восточных Каракумов

Вид	Растения, на которых собраны жуки	Время сбора	Эрке-селиновые кан-дым-ники	Уркачи-селиновые кандым-ники и бело-саксаульни-ки	Илако-вые бело-и чер-носак-сауль-ники	Илаково-разнотрав-но-одно-летнесо-лянковые и сведовые черносак-саульники	Солончаки с тамарис-ком, чер-ным саксаулом и од-нолетними солянками
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Eustenopus lanuginosus</i>	<i>Cousinia schistoptera</i>	Май	-	-	++	-	-
<i>Larinus bardus</i>	<i>Jurinea derderioides</i>	Апрель-июнь, октябрь-март	-	+++	-	-	-
<i>Lixus desertorum</i>	<i>Dorema sabulosum</i>	Июль	-	+	+	-	-

I	2	3	4	5	6	7	8
<i>Lixus in-anesceus</i>	<i>Atriplex dimorphostegia</i> , <i>Haloxylon</i>	Июнь	-	-	++	+++	-
<i>L. linnei</i>	Однолетние крестоцветные	Март-июнь	-	+	+++	-	-
<i>L. astrachanicus</i>	<i>Suaeda arcuata</i> , <i>Haloxylon aphyllum</i>	Апрель-май	-	-	+	+	-
<i>L. rubicundus</i>	<i>Suaeda arcuata</i>	Апрель-июнь	-	-	+	++	+
<i>L. strangulatus</i>	<i>Jurinea derderioides</i> , <i>Cousinia schistoptera</i>	Весь год	-	+++	++	-	-
№ <i>L. subulatus</i>	<i>Suaeda arcuata</i> , под саксаулом	Июнь, август-октябрь	-	-	+	++	+
<i>Valichanovia kostini</i>	Разлагающаяся древесина <i>Tamarix</i>	Май	-	-	-	-	++
<i>Platygasteronyx kaplini</i>	<i>Ephedra strobilacea</i>	Март-май	-	+	+	-	-
<i>Euoxonyx inornatus</i>	<i>Ephedra strobilacea</i>	Март-май	-	++	++	-	-
<i>Oxyonyx medvedevi</i>	<i>Ephedra strobilacea</i>	Май-июнь	-	+	+	-	-
<i>Odontocoeiliodes dentimanus</i>	<i>Rheum turkestanicum</i>	Март-апрель	-	-	++	-	-
<i>Ceutorhynchus intermixtus</i>	<i>Spirorhynchus sabulosus</i>	Май	-	+	+	-	-

	<i>C. setosellus</i>	<i>Isatis violascens</i> , Char- toloma platycarpum	Май	-	-	++	+	-
	<i>C. aenescens</i>	<i>Arnebia</i> sp.	Апрель	-	-	+	+	-
	<i>C. humeralis</i>	<i>Artemisia dimcana</i> , <i>Stipagrostis pennata</i>	Май, Февраль	-	++	-	-	-
	<i>Neosirocalus pul- vinatus</i>	<i>Rheum turkestanicum</i>	Апрель	-	-	+	+	-
	<i>Stenocarus cardui</i>	Под <i>Nitraria schoberi</i> , среди солянок	Май	-	-	-	+	-
30	<i>Anthypurus transver- sus</i>	<i>Haloxylon aphyllum</i>	Март- май	-	-	+	+	-
	<i>Ulobaris loricata</i>	Однолетние солянки, <i>At- riplex dimorphostegia</i>	Май	-	-	-	+	+
	<i>Elasmodaris signifer</i>	Однолетние солянки, под саксаулом	Май- июль	-	-	-	+	-
	<i>E. alboguttata</i>	Однолетние солянки	Май	-	-	-	+	+
	<i>Baris scolopacea</i>	Однолетние солянки	Май	-	-	+	+++	+
	<i>Bariscelis fausti</i>	<i>Strigosella grandiflo- ra</i>	Апрель- май	-	-	+++	+	-
	<i>Corimalia setulosus</i>	<i>Tamarix</i>	Май	-	-	-	-	+++
	<i>Lepidotychius</i> sp.	<i>Kochia odontoptera</i>	Май- июнь	-	-	++	+++	-

I	!	2	!	3	!	4	!	5	!	6	!	7	!	8
<i>Miccotrogus distans</i>		<i>Calligonum</i>		Апрель-май		+		+		-		-		-
<i>M. pubicollis</i>		<i>Astragalus paucijugus</i>		Апрель		++		++		-		-		-
<i>Sibinia bipunctata</i>		<i>Acanthophyllum, Rheum turkestanicum</i>		Апрель-май		++		++		-		-		-
<i>S. zuberi</i>		<i>Acanthophyllum, Eprehedra strobilacea</i>		Март-май		-		++		+		-		-
<i>S. subirrorata</i>		<i>Cousinia schistoptera, Rheum turkestanicum</i>		Апрель-июнь		-		-		+++		-		-
<i>Sibinia sp.</i>		<i>Cousinia schistoptera, Silene nana</i>		Июнь		-		-		++		+		-
<i>S. taschkentica</i>		<i>Astragalus paucijugus, Silene nana</i>		Апрель-май		+++		++		-		-		-
<i>Rhynchaeus distans</i>		<i>Artemisia dimoana, Jurinea derderioides</i>		Май		-		+		-		-		-
<i>Apion mesasiaticus</i>		<i>Calligonum</i>		Весь год		+++		+		+		-		-
<i>A. myochroum</i>		<i>Calligonum, Artemisia dimoana, Cousinia schistoptera</i>		Весь год		+		++		+		+		-

<i>A. nitrariae</i>	<i>Nitraria schoberi</i>	Май	-	-	-	+++	+++
<i>A. gelidum</i>	<i>Artemisia dimoana, Cousinia schistoptera</i>	Апрель-июнь	-	+	+	-	-
<i>A. gaudiale</i>	<i>Haplophyllum</i>	Июнь	-	++	-	-	-
<i>A. uniseriatum</i>	<i>Jurinea derderioides, Cousinia schistoptera, Haplophyllum, Zygo-phyllum</i>	Аггель-июнь	-	++	++	-	-

Примечание. +++ многочисленные, ++ обычные, + редкие виды.

шая численность составила около 800 экз/га. Жуки некоторое время держатся в корзинках, а затем покидают их и встречаются под растениями, в различных укрытиях до весны следующего года. Зиму проводят в состоянии диапаузы. Слабо активные жуки собраны зимой под корой сухих песчаных акаций, в кусте селина с плотной дерниной.

Значительную роль в биогеоценозах песчаной пустыни играют стеблееды рода *Lixus*. В бело- и черносаксаульниках в Восточных Каракумах в стеблях ранневесенних однолетников семейства крестовцветных *Tetracme recurvata*, *Strigosella grandiflora* и *Isatis violascens* в одном поколении развиваются личинки западноскифско-туранского долгоносика *Lixus linnei*. Цикл онтогенеза личинок на *T. recurvata* впервые прослежен в Акибае, Марыйской области Н.П.Кривошеиной (1975 а). В Репетекском заповеднике в 1978 г. откладка яиц наблюдалась в конце марта – середине апреля, в период цветения кормовых растений. Личинки появились в первой декаде апреля и отмечены до середины мая (рис. 13 Г). Личинки младшего возраста развиваются в стеблях на высоте до 8–10 см, прокладывая ход в центральной части. По мере роста они проникают в корень. В каждом растении встречалось только по одной личинке. Степень поражения растений личинками составляла 17–50 % (табл. 13). Длительность развития личинок тесно связана со сроками вегетации кормовых растений. Окукливались они в первой и второй декадах мая в корневой шейке почти высохших растений. Жуки отрождались со второй декады мая. Некоторое время они держатся в стеблях, а затем покидают их. 10 июня 1978 г. в стеблях не было найдено уже ни одного жука. Место зимовки жуков не установлено. На кормовых растениях они начинают попадаться со второй половины марта.

Т а б л и ц а 13

Численность личинок *Lixus linnei* в корнях однолетних трав в илаковом белосаксаульнике на мелкобугристых песках (данные учетов 29 апреля 1978 г.)

Вид растения	Исследовано растений	Количество растений с личинками,	Численность личинок, экз/пораженное растение
<i>Tetracme recurvata</i>	16	50,0	1,0
<i>Strigosella grandiflora</i>	36	22,2	1,0
<i>Isatis violascens</i>	42	16,7	1,0

С однолетними маревыми трофически связаны стеблееды *Lixus astrachanicus*, *L. incanescens*, *L. rubicundus* и *L. subulatus*, развивающиеся в одном поколении в году.

В Восточных Каракумах несколько жуков сахаро-туранского вида *L. astrachanicus* собраны в апреле-мае в илаковом, илаково-разнотравно-однолетнесолянковом и сведовом черносаксаульниках на *Suaeda arcuata* и *Haloxylon aphyllum*. По Н.П.Кривошеиной (1975 а), личинки живут в нижних частях стеблей и в корнях летнего и летне-осеннего однолетников *Suaeda arcuata* и *Salsola leptoclada*. Она наблюдала отрождение одного жука в конце августа.

В стеблях *Suaeda arcuata* в черносаксаульниках и по окраинам солончаков развиваются личинки туранского долгоносика *Lixus subulatus*. Появление жуков в Репетеке отмечено в середине, в Акибае - в конце августа (Кривошеина, 1975 а). Вскоре после отрождения жуки покидали стебли и встречались в различных укрытиях под кустарниками, где зимовали. В конце сентября - начале октября 1972 г. они изредка попадались в подстилке под черным саксаулом. Весной жуки встречались с середины марта до середины июня. Откладка яиц происходит, по-видимому, в мае - начале июня.

В Акибае в стеблях раннелетнего и летнего однолетников *Atriplex moneta* и *Suaeda arcuata* отмечены личинки переднеазиатско-гобийского вида *Lixus incanescens* (Токгаев и Непесова, 1964; Тер-Минасян, 1967, 1972, 1976; Кривошеина, 1975 а). В Репетеке этот долгоносик развивается в стеблях раннелетнего однолетника *Atriplex dimorphostegia* в одном поколении в году. В илаковых белосаксаульниках он местами обычен, а в черносаксаульниках - многочислен. На *Suaeda arcuata* не найден. Жуки на кормовых растениях появляются в апреле и после дополнительного питания приступают к откладке яиц. Сроки яйцекладки растянуты (рис.14). В 1978 и 1980 гг. мелкие личинки *L. incanescens* обнаружены в стеблях цветущих растений с середины апреля. Развитие личинок продолжалось почти до конца мая. 10 мая 1978 г. в илаково-разнотравно-однолетнесолянковом черносаксаульнике личинки *L. incanescens* попадались в стеблях 70 % кустиков *A. dimorphostegia*. На одном растении было 1-9 личинок, а их средняя численность составляла 2,4 экз/куст. В 1980 г. первые укуски встречены 5-6 мая, а отрождение жуков наблюдалось с 13-18 мая. Окрепнувшие жуки прогрызают летние отверстия сбоку стеблей и покидают их. В июне они изредка учитывались на лебеде, белом саксауле. Зимуют в состоянии диапаузы.

Личинки среднеевропейско-переднеазиатско-гобийского долгоносика *Lixus rubicundus* развиваются в корнях *Suaeda arcuata* (Тер-Мичасян, 1967, 1972; Кривошеина, 1975 а). В Репетекском заповеднике этот стеблеед немногочислен. В конце мая 1978 г. в илаково-разнотравно-однолетнесолянковом черносаксаульнике лишь 3 % растений *S. arcuata* были с личичками. Жуки откладывают яйца в нижней части стеблей сведы в мае, в период ее цветения и начала плодоношения. Появление личинок отмечено в середине мая (рис. 14). По мере роста они постепенно перемещаются из стебля в корень. Заканчивают питание, по-видимому, во второй половине лета к моменту полного отмирания корней. Зиму проводят в состоянии диапаузы в средней части корня. Весной взрослые личинки поднимаются вверх и окукливаются в корневой шейке или чуть выше ее. Куколки встречались с последней декады марта до середины апреля. Жуки отрождались с первой декады апреля и вскоре выходили наружу. На кормовых растениях они отмечены с конца апреля до начала июня.

В стеблях слабоцветных корнеотпрыскового многолетника *Jurinea derderioides* и двулетника *Cousinia schistoptera* в Сарханнобугристых и бугристых песках живут личинки, по-видимому, южнотуранского вида *Lixus strangulatus*. В Репетекском заповеднике наиболее благоприятны для *L. strangulatus* урканцелиновые кандымники на барханно-мелкобугристых песках, где обычна *J. derderioides*. В одном стебле встречается 1-3, реже до 5-6 личинок. Личинками заселено 5-10 % побегов. Численность личинок старшего возраста составляет 400-500 экз/га. Жуки на кормовых растениях отмечены с 15-20 апреля до середины мая. Питаются они листьями, реже стеблями. В 1979 г. спаривание и откладка яиц наблюдались в последней декаде апреля - начале мая, в период бутонизации и начала цветения кормовых растений. Личинки появляются в начале мая. Куколки попадались с 5-10 июня до начала июля, чаще в нижней, реже в средней и верхней частях побегов. В одном стебле встречалось до трех куколок. Жуки отрождались в середине июня - первой декаде июля и впадали в летнюю диапаузу в куколочных камерах. Во второй половине сентября в стеблях преобладали неокрепшие жуки. Зиму они также проводят в состоянии диапаузы, покидая стебли и приступая к питанию лишь в начале апреля (рис. II М).

В Восточных Каракумах в подсыхающих и сухих генеративных стеблях монокарпика сем. зонтичных *Dorema sabulosum* развиваются личин.

ки турано-казахстанского пустынно-степного стеблееда *Lixus desertorum*. В Репетеке жуки на кормовых растениях появляются в апреле - начале мая. Яйца откладывают в конце апреля - мае в незакончившие вегетацию и подсыхающие стебли. При этом самка располагаете. на стебле головой кверху. Зафиксировав положение тела с помощью лапок, она снизу вверх вводит яйцеклад в стебель через отверстие, предварительно высверленное хоботком, и откладывает в ткани сердцевины одно яйцо. Переместившись на 0,8-2 см вверх, она откладывает еще одно яйцо, и так до 4-5 за один сеанс. Наружные размеры отверстий 0,8-1,0 X 0,5-0,7 мм. Кладки чаще расположены в средней и верхней части стеблей на высоте 20-70 см. На одном стебле встречается несколько кладок по 3-5 яиц. Отродившиеся личинки сначала движутся вверх, а затем поворачивают вниз, очень быстро увеличиваясь в размерах. К началу июня они достигают корневой шейки. 5 июня 1980 г. в урчацелиновом белосаксаульнике с пятнами илака личинки старшего возраста *L. desertorum* обнаружены в 45 % сухих стеблей *D. sabulosum*. В одном стебле было 1-9 личинок, в среднем - 1,7. Окукливаются личинки во второй половине июня, устроив колыбельки среди полуразложившейся темно-коричневой массы верхней части корня. Жуки отрождаются в конце июня - первых числах июля и вскоре покидают колыбельки (рис. 12). Где проводят жуки остальную часть лета и зиму, установить не удалось.

В Восточных Каракумах во влажной разлагающейся древесине *Tamarix* в солончаковых понижениях живет туранский долгоносик *Valischnovia kostini*. 19 мая 1978 г. в 90 км к ЗСЗ от Репетека в сильно разложившейся древесине корней *Tamarix* в большом количестве собраны взрослые личинки, куколки и жуки этого вида. В Централь-ных Каракумах личинки *V. kostini* развиваются в отмершей древесине корней черного саксаула (Каленов, Мамаев, Ягдыев, 1980).

В Каракумах в завязи и плодах хвойника (*E. hedra strobilacea*) в одном поколении в году развивается, по-видимому, жнотуранский семеед *Eucyrtophus incognitus*. В Репетеке жуки отмечены на кормовом растении с начала марта до начала мая. Яйца откладывает во второй и третьей декадах апреля, начале мая в завязь женских цветков. В это время самцы и самки держатся преимущественно на женских кустах. 22 апреля 1980 г. в илаковых белосаксаульниках на мелкобугристых песках их численность - 100-550 экз/женский куст (около 9 тыс. экз/га). По данным Т.Б.Тонгаева и др. (1967), окукливаются

в опавших плодах в середине июня, а жуки вылетают в июле. Личинки повреждают до 30 % семян.

В живых и сочных отмирающих в результате поранений тканях прикорневой части стеблей и черешков листьев эфемероида *Rheum turkestanicum* развиваются личинки южнотуранского эндемика *Odon-tocoeliodes dentimanus*. В Восточных Каракумах жуки после зимовки появляются на кормовых растениях в конце марта – начале апреля во время бутонизации *R. turkestanicum*. Питаются бутонами. На одном растении чаще держатся 1–3 жука. Первые копулирующие пары обнаружены в начале апреля. Яйца предпочитают откладывать в черешки листьев и стебли с механическими повреждениями. Питание продолжается до последней декады мая, что совпадает с концом вегетации растения. Для окукливания личинки уходят в почву.

В галлах на стеблях и черешках листьев серпоносика *Spirothynchus sabulosus* (Cruciferae) в уркачиселиновых и илаковых белосаксаульниках обитают личинки южнотуранского вида *Scutorhynchus intermixtus* (Коротяев, 1960). В году одно поколение, жуки на кормовых растениях появляются в марте, спариваются и откладывают яйца во второй половине марта – начале апреля (рис. 13 Л). В результате жизнедеятельности отродившихся вскоре личинок на стеблях и прилежащих участках черешков формируются овальные, а чаще бесформенные галлы. Большинство галлов сосредоточено в нижней и средней частях растений. В одном галле попадались 1–6 личинок. Закончившее питание личинки прогрызают отверстие в стенке галла и уходят в почву для окукливания. Как правило, все личинки покидают галл через одно отверстие. В 1980 г. начало выхода личинок из галлов наблюдалось 8–10 апреля. При этом личинки на небольшой глубине (до 3–5 см) устраивают в песке колыбельку, где держатся около 4–5 дней, и затем окукливаются, развитие куколок длится 7–8 дней. Отрождение первых жуков отмечено с 18–20 апреля. Вскоре после отрождения жуки выбираются на дневную поверхность и встречаются на кормовых растениях до 10–12 мая. Лето и зиму они проводят, по-видимому, в состоянии диапаузы в разнообразных укрытиях.

В галлах на стеблях и черешках листьев *Isatis violascens* и *Chartoloma platycarpum* (Cruciferae) в илаковых бело- и черно-саксаульниках развиваются личинки южнотуранского вида *Scutorhynchus setosellus*. Биология этого долгоносика такая же, как и у *S. intermixtus*, с той лишь разницей, что откладка яиц, отрождение

личинок, появление куколок и имаго у *C.setosellus* наблюдаются на 5-6 дней позже, чем у *C.intermixtus* (рис.13). Необходимо отметить также, что развитие *C.setosellus* на *Isatis violascens* протекает на несколько дней раньше, чем на *Chartoloma platyc* групп.

Онтогенез, сходный с описанным, прослежен Н.П.Кривошеиной (1975 а) у личинок южнотуранского долгоносика *Platygasteronux akibaensis* в галлах на стеблях ранневесеннего однолетника *Koelipinia macrantha* (Compositae) в Акибае.

В Восточных Каракумах в корнях *Strigosella grandiflora* обитают личинки южнотуранского долгоносика *Bariscelis fausti*. В году одно поколение. Жуки на кормовых растениях появляются в конце марта - начале апреля. Яйца откладывают в одревесневающие корни цветущих растений, личинки отрождаются с начала апреля (рис.13 Д). В илаковых черносаксаульниках личинки обнаружены в корнях на глубине до 15 см. В одном корне учитывалось до 15-20 личинок. Пораженные участки корней заметно утолщены. Растения с личинками засыхают в зеленом виде, не достигая фазы плодоношения. В 1980 г. окукливание личинок наблюдалось с 27 апреля, а отрождение жуков с 7 мая. Окрепшие жуки некоторое время держатся в корнях, а затем покидают их. После 25 мая жуки в корнях не встречались. Где проводят они лето и зиму, не установлено.

Несколько иной цикл развития у туранского вида *Ulobaris loricata* в одревесневших корнях раннелетнего однолетника *Atriplex dimorphostegia*. Взрослые диапазирующие личинки *U.loricata* обнаружены в первой декаде июня 1980 г. в корнях усыхающих растений. Окукливание личинок и отрождение жуков в естественных и лабораторных условиях происходило в августе. Жуки диапаузировали в куколичных камерах в корнях до весны следующего года. Н.П.Кривошеина (1975 а) в качестве кормовых растений *U.loricata* указывает также летний и летне-осенний однолетники *Suaeda arcuata* и *Salsola leptoclada*, в корнях которых зимовали взрослые личинки, окукливавшиеся весной.

В Акибае, Марыйской области, в живой древесине стволов и ветвей *Aellenia subarhylla* развиваются личинки, по-видимому, ирано-южнотуранского долгоносика *Baris kryzhanovskii*, а в стеблях раннелетних и летних однолетников *Atriplex moneta* и *Suaeda arcuata* западноевропейско-сахаро-туранского вида *Baris scoloracea* (Заславский, 1956; Кривошеина, 1975 а; Кривошеина, Мамаев, Ягцьев, 1975).

Эти долгоносики заражают кормовые растения в весенне-летний период, а их личинки окукливаются лишь весной следующего года, проводя зиму в диапаузе.

В Восточных Каракумах с завязью и зелеными плодами ранневесеннего однолетника *Silene acaulis* (Caryophyllaceae) трофически связаны личинки, вероятно, туранского эндемика *Sibiria taschkentica*. Жуки откладывают яйца в цветки и начавшие формироваться плоды в первой половине апреля. В одном плоде развивается до трех личинок, которые полностью уничтожают его содержимое. В 1980 г. в илаковых черносаксаульниках Репетекского заповедника личинки встречались в плодах 20-50 % растений *S. acaulis*. Закончив питание, личинки прогрызают стенку плода и уходят на окукливание в почву, где устраивают песчаную колыбельку вблизи дневной поверхности. Сроки окукливания растянуты. В 1980 г. в садках куколки попадались с 30 апреля до 25 мая. Отрождение жуков происходило с 24 мая по 5 июня (рис. 13 Б). Окрепшие жуки выходят из почвы и некоторое время питаются на различных растениях. В илаковых черносаксаульниках в первой половине июня они были обычны на двулетнике *Cousinia schistoptera* (Compositae). Остальную часть лета и зиму проводят, по-видимому, в состоянии диапаузы в различных укрытиях.

Турано-гобийские долгоносики *Apion mesasiaticus* и *A. жуош* в песчаной пустыне развиваются в галлах листоблошек рода *Rachysyllodes* на кандымах (Етисбаев, 1972; Тер-Минасян, 1975; Логинава, 1978 б) более чем в одном поколении в году. Распространены они от барханных песков до понижений с черносаксаульниками. В Репетекском заповеднике жуки встречаются на кормовых растениях в течение всего периода их вегетации, с середины марта по октябрь. Наибольшее обилие жуков отмечалось в апреле-июне, что совпадает со временем развития первого поколения листоблошек рода *Rachysyllodes* и максимума численности их галлов. *A. mesasiaticus* и *A. жуош* учитывались на *Calligonum arborescens*, *C. caput-medusae*, *C. rubescens*, *C. eriopodum* и *C. setosum*, причем *A. mesasiaticus* резко преобладал на *C. arborescens* в барханных песках, а на других видах кандымов был редок. *A. жуош* сравнительно равномерно заселял все кандымы, предпочитая *C. caput-medusae*. Численность *A. mesasiaticus* на *C. arborescens* достигала 3,6 экз/модельную ветвь с площадью сечения 1 см² (7,6 тыс. экз/га), а *A. жуош* на *C. caput-medusae* - 0,6 (1,8). *A. жуош* в небольшом

количестве собран также на сложноцветных *Artemisia dimorpha*, *Jousinia schistoptera*.

В Репетеке куколки и неокрепшие жуки туранского вида *Arion uniseriatum* собраны 9 мая 1978 г. в нижних частях молодых стеблей *Jurinea derderioides* в уркачиселиновом каньонике. Численность куколок составляла 0,2-0,7, жуков - 0,1-0,2 экз/куст. Чаще встречались они на молодых генеративных растениях. В 1979 г. жуки учитывались на листьях *Jurinea derderioides*, реже *Cousinia schistoptera*, *Zygophyllum* sp., *Parlophyllum* sp. с 20 апреля до 10 июня.

Таким образом, фауна долгоносиков, развивающихся в тканях растений Каракумов, для которых установлены пищевая специализация и места локализации личинок, в настоящее время насчитывает 30 видов из 17 родов подсемейств *Cossoninae*, *Varidiinae*, *Cleoninae*, *Ceutorhynchinae*, *Tychiinae*, *Arioninae* подотряда длинноногих. Среди них преобладают слоники подсем. *Cleoninae* (53 %), в том числе на виды всеветно распространенного рода *Lixus* приходится около 30 % фауны. Большая часть фауны сформировалась в пустынях Сахаро-Гобийской области (80 %) и в частности в ее Туранской провинции (53 %). Немногим более половины туранских эндемиков пока не обнаружены за пределами Южного Турана. Деревья и кустарники заселены исключительно пустынными видами. На травах их доля составляет около 70 % фауны. Туранских родов, включающих 1-3 вида, - 30 % (*Eugeniodesus*, *Valichanovia*, *Platygasteronux*, *Odontocoeliodes*, *Variacelis*). Среди непустынных форм преобладают виды, общие с Европейской неморальной, Средиземноморской вечнозелено-лесной и Скифской степной областями. Наиболее разнообразен их состав на однолетниках.

В пустыне долгоносиками равномерно заселены растения большинства жизненных форм. Отсутствуют они лишь на недавно появившихся в пустынях Турана и мелких по размерам зимне-весенних однолетниках с крайне короткими сроками вегетации. В целом на деревьях и кустарниках сосредоточено 33 %, многолетних травах - 20 % и однолетниках - 47 % фауны слоников, что близко к соотношению количества видов этих растений во флоре Каракумов. Обитающие в разлагающейся древесине слоники *Valichanovia kostini* не связаны с отдельными систематическими группами растений. Долгоносики, развивающиеся в живых и сухих тканях, специализированы в отношении видов, родов и семейств растений. В Каракумах они отдают предпочтение маревым (45 %), сложноцветным (17 %), розоцветным (14 %), гречишным (10 %). На тага-

рисковых, гвоздичных, зонтичных и эфедровых сосредоточено по 3-4 % фауны. В среднем на долю монофагов приходится 24 %, узких олигофагов - 45 и полифагов 10 % фауны. Круг кормовых растений у слоников значительно расширяется от деревьев и кустарников к однолетним травам. На древесных растениях обнаружены только монофаги и узкие олигофаги, общее число которых в фауне трав не превышает 20 %. Все полифаги связаны с однолетниками. Иными словами, большая часть долгоносиков, обитающих на деревьях и кустарниках, связана с видами и родами, а на травах - с семействами растений.

У древесных растений и многолетних трав долгоносиками заселены преимущественно наземные органы. У эфемеров с маломощной корневой системой их личинки чаще встречаются в стеблях и генеративных органах, а у летних и летне-осенних однолетников, вегетирующих в сухой и жаркий период, - в корнях (табл. I4).

Из двух подотрядов длиннохоботных (*Phaeognatha*) и короткохоботных (*Adelognatha*) долгоносиков более древними считаются длиннохоботные, исходная среда обитания которых - разлагающаяся древесина. В дальнейшем экологическая специализация слоников шла в направлении освоения ими сухой, начавшей разлагаться и живой древесины (Арнольди, Заславский, Тер-Минасян, 1965; Мамаев, Кривошеина, 1976). Долгоносики, связанные с разлагающейся древесиной, в пустыне редки и представлены отдельными видами подсем. *Cossoninae* (*Valichanovia* и др.). Малочисленны здесь и пока не идентифицированные слоники, обитающие в сухой коре и древесине. Среди долгоносиков, ведущих внутрирастительный образ жизни, для песчаных пустынь с высоким дефицитом влаги и избытком тепла наиболее характерны продвинутые группы, личинки которых питаются живыми тканями.

В подсем. *Cleoninae* с живой корой и прилежащими к ней слоями древесины корней, стволов и ветвей, а также с древесиной молодых побегов деревьев и кустарников связаны 5 видов слоников (*Lioleonus clathratus*, *Eugeniodecus turkmenicus*, *Lixus sulphureovittis* и др.), с живой древесиной стеблей и корней трав - 4 (*Chromoderus declivis*, *Lixus linnei*, *L. astrachanicus*, *L. rubicundus*), живой неодревесневшей паронхимой сердцевины стеблей трав - 3 (*Lixus strangulatus*, *L. incanescens*, *L. subulatus*), сухими неодревесневшими тканями трав - 1 (*Lixus desertorum*), плодами и семенами - 2 (*Larinus*, *Eustenopus*). В среднем в коре и древесине деревьев и кустарников обитают сравнительно примитивные формы, а в тканях трав и соцветиях - более специализированные.

Т а б л и ц а 14

Распределение фауны и пищевая специализация личинок долгоносиков Каракулэв
в органах кормовых растений различных жизненных форм

Растения	Органы древесных растений				Органы				Цвет-ки, за-вязь, плоды	Итого	
	разла-гающа-яся древе-сина	живая кора и дре-веси-на	живая кора и дре-весина ство-лов и ветвей	зеле-ные побе-ги	сухие стеб-ли	живые корни	живые стеб-ли и корни	живые стеб-ли		число видов	
Кустарники	1	1	5	2	-	-	-	-	1	10	33
Многолетние травы	-	-	-	-	1	-	-	3	2	6	20
Раннелетние, летние и летне-осенние однолет-ники	-	-	-	-	-	5	-	3	-	8	27
Ранне- и средне-весенние однолетники	-	-	-	-	-	1	1	3	1	6	20
И т о г о .	1	1	5	2	1	6	1	9	4	30	100

Живая древесина является исходной средой обитания и для личинок долгоносиков подсем. *Varidiinae*. При этом связи с древесиной у них, по-видимому, теснее, чем у личинок *Cleoninae*. На древесно-кустарниковой растительности развиваются самые архаичные формы рода *Varis* (Заславский, 1956). В Каракумах личинки одного вида *Varidiinae* обитают в живой древесине ветвей кустарников (*Varis kruzhanovskii*), а в остальных четырех исследованных видов - в живой древесине корней однолетников (*Varis scoloracea*, *Llobaris loricata*, *Variscelis fausti* и др.). В других районах СССР известны также представители *Varidiinae*, развивающиеся в недревесневших органах трав.

Долгоносики значительных по объему подсемейств *Scutorhynchinae* и *Arioninae* достигли расцвета за счет освоения мягких тонкостенных тканей; ассимиляционной и запасающей паренхимы и др. В пустыне личинки *Arioninae* связаны с ассимиляционными тканями зеленых побегов кустарников (*Arion muschgrubii*, *A. mesasiaticus*), с сердцевинной молодой ст.блей многолетних трав (*Arion uliseriatum*). Личинки большинства *Scutorhynchinae* Каракумов обитают в черешках листьев и стеблях трав, окукливаясь в почве, что свойственно сравнительно продвинутым формам подсемейства. Ряд специализированных слоников *Arioninae* и *Scutorhynchinae* освоили генеративные органы. Более тесные связи с цветками, плодами и семенами растений наблюдаются у личинок слоников подсем. *Tychiinae*. В песчаной пустыне среди них весьма характерны виды рода *Sibinia*, развивающиеся преимущественно в завязи и зеленых плодах трав.

Изложенное позволяет дополнить представления об эволюции долгоносиков в растительных тканях, которая в общих чертах шла по линии: разлагающаяся древесина - сухая, начавшая разрушаться кора и древесина - живая кора и древесина деревьев и кустарников - живая древесина трав - недревесневшие ткани древесных растений и трав - генеративные органы растений. Рассматриваемые подсемейства долгоносиков по степени освоения древесины и недревесневших растительных тканей располагаются в следующем порядке: *Cossoninae*, *Varidiinae*, *Cleoninae*, *Arioninae*, *Scutorhynchinae*, *Tychiinae*. Наиболее широкой экологической специализацией отличаются личинки *Cleoninae*, заселившие живые растительные ткани от коры и древесины деревьев и кустарников до мягкой паренхимы трав и генеративных органов. Личинки *Cossoninae* связаны преимущественно с разлагающейся древесиной деревьев и кустарников, *Varidiinae* - с живой древесиной, *Arion-*

opinae, Ceutorhynchinae, Tychiinae с живыми неодревесневшими тканями, цветками, плодами и семенами растений различных жизненных форм. В Каракумах в разлагающейся древесине деревьев и кустарников и в сухих стеблях трав развиваются в среднем по 3 %, в живой коре и древесине деревьев и кустарников - 20, трав - 27, в зеленых побегах древесных растений - 7, в живых неодревесневших тканях трав - 27 и в генеративных органах - 13 % фауны слоников.

В песчаной пустыне долгоносики, развивающиеся в живых тканях, чаще поражают нарастающую кору и древесину ветвей, стволов и корней деревьев и кустарников, как правило, в период их цветения; сформированные, но не закончившие рост зеленые побеги древесных растений, стебли и корни трав, вступивших в фазу бутонизации или цветения, когда еще продолжается их рост; завязь и зеленые плоды. Вероятно, для успешного развития личинкам младшего возраста необходимо питание не полностью дифференцированными тканями органов, отличающихся сравнительно интенсивным притоком питательных веществ и большим содержанием влаги. Личинки многих видов в процессе питания нарушают нормальную деятельность вторичной боковой меристемы или камбия, способствуя образованию галлов (*Lioscleonus*, *Eugeniodesus*, *Ceutorhynchus*).

В целом для долгоносиков характерны более короткие циклы по сравнению со златками или усачами, длительность которых прежде всего связана с размерами слоников, твердостью и питательностью заселяемых тканей. В сходных средах обитания сроки развития мелких форм короче, чем крупных. В малопитательной разлагающейся, весьма твердой живой и сухой древесине деревьев и кустарников личинки слоников растут медленнее, чем в мягких тканях трав, в плодах и семенах. Но даже и в древесине пустынных деревьев и кустарников цикл онтогенеза слоников редко затягивается до двух лет. Одной из причин этого является, по-видимому, преобладание в разлагающейся, сухой и отчасти живой древесине деревьев и кустарников быстрее развивающихся мелких слоников. Ускоренному росту более крупных личинок долгоносиков, обитающих в живой коре и прилежащих слоях древесины, вероятно, способствует их питание лубом, по которому осуществляется основной ток пластических веществ. Развитие личинок *Lioscleonus clathratus* в коре и древесине корней *Tamarix* длится более года (Митяев, 1958), личинок *Eugeniodesus* под корой черкеза и *Baris* в ветвях чогона - до 10 месяцев (Кривошеина, Мамаев, Ягдмев,

1975; Мамаев, Тер-Минасян, 1977). В живой древесине пустынных трав личинки слоников питаются 1,5-3 месяца, а в их неодревесневших тканях, в зеленых побегах деревьев и кустарников и в генеративных органах - от 3 недель до 1,5 месяцев даже у такого крупного вида, как *Lixus desertorum*.

В связи со слабой изученностью экологии примитивных долгоносиков в настоящее время трудно представить первоначальные особенности циклов их онтогенеза. Встречаемость в течение значительной части теплого периода года одновременно личинок, куколок и имаго у многих мелких слоников подсем. *Cossopinae*, обитающих в исходном субстрате - разлагающейся древесине, позволяет высказать предположение о первичности у *Cossopinae* в условиях, вероятно, исходного для них древнего, сравнительно влажного климата побережий теплых морей со слабой выраженностью сезонов неупорядоченных и непрерывных циклов, по-видимому, более, чем с одним поколением в году. У эволюционно более молодых слоников, связанных с живой корой и древесиной, перелчен, по-видимому, 1-2-летний непрерывный цикл, большая часть которого приходилась на личиночную стадию. В процессе эволюции с увеличением сезонных различий и по мере освоения мягких тканей у них происходило сокращение сроков питания личинок и формирование разнообразных приспособлений к переживанию неблагоприятного времени года. Вторичные поливольтинные циклы в пустыне свойственны оситателям практически не прекращающих рост в течение всего периода вегетации зеленых побегов длительно вегетирующих кустарников (*Artemisia* у *Calligonum*) или завязи и плодов растений с большим периодом цветения (некоторые *Namophyes* в сообществах тамарисков, включающих виды, цветущие в разное время года). В Каракумах среди долгоносиков, ведущих внутрирастительный образ жизни, преобладают формы с моновольтинным циклом (90%). На долю слоников с поливольтинным развитием приходится 7, а двухлетним - 3% фауны.

Главной чертой сезонного развития рассматриваемых долгоносиков песчаной пустыни является приуроченность яйцекладки к весенне-летнему периоду, отсутствие диапаузы у яиц и куколок и переживание неблагоприятно о времени года в личиночной или имагинальной стадии.

Для большинства моновольтинных долгоносиков, развивающихся в живой коре и древесине молодых ветвей деревьев и кустарников, характерна зимняя диапауза личинок, окукливающихся во второй половине апреля - мае (*Varis*, *Eugeniodesus* и др.) при отсутствии у них

эстивации. Возраст зимующих личинок точно установить не удалось из-за их крайне низкой численности в районе наших исследований. Судя по сравнительно поздним срокам окукливания, по меньшей мере у летних видов рода *Eugeniodescus*, возможны, в зимнюю диапаузу впадают незакончившие развитие личинки, продолжающие питание весной. В живой коре и древесине корней *Tamarix* у слоников *Licelonus clathratus* с летними сроками откладки яиц на первом году зимуют личинки среднего возраста, а на втором - отрождающиеся к осени имаго, которые переживают неблагоприятный период в кукольных камерах (Митяев, 1958). У пустынных слоников, обитающих в живой коре и древесине деревьев и кустарников, также, как у златок и усачей, наименее специализированным следует считать цикл с зимней диапаузой незакончивших питание личинок, обособление которого связано с похолоданием, наступившим, вероятно, во второй половине третичного периода. В среднем к эволюционно более молодым относятся циклы с зимней диапаузой взрослых личинок и имаго.

У раннелетних по срокам откладки яиц (май - начало июня) моновольтинных слоников, развивающихся в живых стеблях и корнях сравнительно древних летних и летне-осенних однолетников, эстивация также не выражена. В тканях летних трав их личинки, как правило, заканчивают питание к августу, что совпадает с концом вегетации кормовых растений. Примерно 57 % исследованных видов зимует на стадии взрослых личинок, окукливающихся весной (*Lixus subcundus*, часть популяций *Varis scoloracea*, *Ulobaris loricata* и др.). У прочих форм личинки окукливаются в августе, и для них характерна зимняя имагинальная диапауза в кукольных камерах и вне мест отрождения (*Lixus subulatus*, *L. astrachanicus*, *Chromoderus declivis*). У слоников травяного яруса наблюдается дальнейшая специализация циклов онтогенеза. Прежде всего она выражается в практической невозможности зимней диапаузы незакончивших питание личинок у типичных фитофагов в связи с ежегодным отмиранием и возобновлением поражаемых органов. Особенно ярко это проявляется у однолетников, полностью усыхающих к концу периода вегетации. Личинки-фитофаги, не успевшие закончить развитие к этому времени, после зимовки погибают от голода.

У раннелетних моновольтинных обитателей живых стеблей и соцветий многолетних трав со средними сроками окончания вегетации и раннелетних однолетников выявлены летне-зимняя (июль-апрель) диапауза

имаго в стеблях (*Lixus strangulatus*) и во вторичных укрытиях (*Eustenopus lanuginosus*, *Larinus bardus*, *Lixus incanescens*, *Apion uniseriatum*). Конец питания личинок-фитофагов на травах этой группы наиболее четко совпадает с окончанием вегетации и усыханием пораженных стеблей, полным созреванием плодов и семян. Сходный цикл онтогенеза наблюдался у *Бюжужух inornatus* в завязи и плодах кустарника *Ephedra strobilacea*, что обусловлено раннелетними сроками его плодоношения, а также у *Lixus desertorum* в усыхающих и сухих генеративных стеблях эфемероида *Dorema sabulosum*. Для слоников *Baris scolopacea* и *Ulobaris loricata*, развивающихся в живых стеблях и корнях раннелетних однолетников рода *Atriplex* характерны, по-видимому, вторичные у этих видов циклы соответственно с летне-зимней диапаузой взрослых личинок, а также с эстивацией взрослых личинок и зимней диапаузой имаго, сформировавшиеся по мере освоения ими трав с более ранними сроками окончания вегетации. На летних и летне-осенних травах зимующие во взрослом состоянии личинки *B. scolopacea* и *U. loricata* заканчивают питание позже, чем на раннелетниках и эстивация у них не выражена. Иными словами, смещение сроков вегетации пустынных трав на весну и раннее лето, вызванное нарастающей аридизацией климата, обусловило становление у развивающихся в их живых тканях слоников летне-зимней диапаузы, получившей более широкое распространение у обитателей эфемеров. Возросла также доля видов с диапаузой жуков вне кормовых растений, имеющих больше возможностей в выборе подходящих мест для переживания длительного неблагоприятного периода с резко меняющимися метеорологическими условиями по сравнению с малоподвижными личинками.

У 80 % моновольтинных слоников с весенними сроками откладки яиц (конец марта - первая половина апреля), развивающихся в недревесневших тонкостенных тканях завязи и плодов (*Sibinia*), черешков листьев и стеблей (*Odontocoeleodes dentimanus*, галлообразователи *Platygasteronux akibaensis*, *Ceutorhynchus setosellus*, *C. intermixtus*), реже в древесине стеблей и корней (*Lixus linnei*, *Bariscelis fausti*), широко распространившихся в пустынях Турана в четвертичное время ранне- и средневесенних однолетников и эфемероидов, личинки успевают закончить питание до наступления жары и окукливаются во второй половине апреля - мае. Их имаго отрождаются в конце апреля - первых числах июня и питаются на растениях до

конца июня, проводя остальную часть лета и зиму в состоянии диапаузы в вторичных укрытиях. У обитателей эфемеров мы наблюдаем дальнейшее ослабление связей с кормовыми растениями. Прежде всего это выражается в диапаузе имаго всех исследованных видов, включая слоников подсем. *Varidiinae* вне растений, значительном расширении пищевой специализации у жуков по сравнению с личинками. Кроме того, если рассмотренные выше долгоносики весь цикл развития от яйца до имаго проходят в тканях растений, то на эфемерах 3/4 форм с летне-зимней диапаузой жуков уходят на окукливание в еще не сильно прогретую и увлажненную почву (*Platygasteroides*, *Centorhynchus*, *Sibiria*). Для 20 % слоников эфемеровой растительности характерна летне-зимняя диапауза взрослых личинок в крупных галлах на стеблях и зеленых плодах.

У поливольтинных слоников, развивающихся в зеленых побегах и плодах древесных растений, выявлена зимняя диапауза имаго вне мест отрождения (*Arion mesasiaticus*) и взрослых личинок (*Nanophyes*).

К о р о е д ы (*Iridae*). Песчаные пустыни практически не освоены короедами. Чаще встречаются они на тополях, фисташке, карагаче, в тугаях и предгорьях, отсутствуя на деревьях и кустарниках саксаульников и кандымников. Короеды, живущие под корой, реже в коре и древесине, весьма чувствительны к влажности и температуре воздуха, охотнее заселяют растения или участки стволов с толстой корой, надежно защищающей их личинок от неблагоприятного воздействия внешних условий. Чем выше дефицит влажности и температура воздуха в летнее время, тем ниже спускаются короеды по стволу (Старк, 1952). Следовательно, проникновению короедов в пустыни препятствует прежде всего низкая относительная влажность и высокая температура воздуха в летнее время, тонкая кора у большинства древесных растений, слабо преломляющая показатели этих факторов.

В песчаных пустынях СССР пока обнаружен единственный представитель короедов, относящийся к средиземноморскому роду *Cisurgus*, пустынный короед-крошка *C. rillum*, широко распространенный в Каракумах и Кызылкумах и трофически связанный с сухими генеративными стеблями крупных зонтичных *Dorema sabulosum*, *Ferula foetida* и др. Встречается, по-видимому, также и в Закавказье (Старк, 1952). До настоящего времени кормовые растения этого своеобразного короеда оставались неизвестными. В феврале-марте 1980 г. жуки *C. rillum* в

большом количестве обнаружены нами в уркачезеликовых и разреженных илаковых белосаксаульниках Репетекского заповедника в прикорневой части сухих стеблей *Doreya sabulosa* под корой и в прилегающей к ней свежей и увлажненной рыхлой ткани сердцевины. В одном стебле встречалось до 100 короедов, они заселяли 5-10 % стеблей.

Чешуекрылые (Lepidoptera). Гусеницы около 15-20%

видов пустынных чешуекрылых живут в древесине, зеленых побегах, стеблях трав и в плодах (Фалькович, 1968, 1979). Большая их часть относится к семействам древоотщев (*Cossidae*), выемчатокрылых молей (*Gelechiidae*), узюкрылых молей (*Morphidae*), чехлоносек (*Coelophoridae*), листоверток (*Tortricidae*), огневок (*Pyralidae*) (табл.15), однако исследованы они сравнительно слабо.

С живой древесиной корней и нижней части стволов большинства деревьев и кустарников песчаной пустыни трофически связаны древоотщевы. В корнях тамарисков развиваются гусеницы переднеазиатско-гобийского вида *Holcocerus arenicola*, саксаулов - по-видимому, туранского *H. inspersus*, хвойника шишконосного и песчаной акации - *Holcocerus* sp. в комле и прикорневой части стволов саксаулов - турано-гобийского вида *H. campicola* (Махновский, 1955; Мариковский, 1955 д; Парфентьев, 1958; Синадский, 1968; Каплин, 1978 а и др.). В Восточных Каракумах гусеницы *H. campicola* отмечены на саксаулах с 5-6-летнего возраста и чаще встречались на средневозрастных кустах. Гусеницы *H. inspersus* учитывались группами до 25 экз. на корнях подроста и молодых генеративных растений, которые они сильно повреждали. На корнях белого саксаула в илаковых белосаксаульниках средняя численность гусениц *H. campicola* составляет 0,3, *H. inspersus* - 0,2 экз/куст, а на корнях черного саксаула в илаково разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках - соответственно 0,1 и 1,1 экз/куст. Численность гусениц *Holcocerus* sp. в корнях *Triflora strobilacea* в илаковых белосаксаульниках - 0,5 экз/куст (Каплин, 1979 б). Развитие гусениц пустынных древоотщев многолетнее, протекает с зимней диапаузой, при отсутствии эстивации. В Каракумах лёт бабочек *H. campicola* наблюдался в мае - июне, в Прибалкалье - с конца июня до начала августа, а *H. inspersus* - соответственно в апреле-июле и в июне (Парфентьев, 1958; Даричева, Свиридов, 1972). *Holcocerus* sp. заселяет главный корень песчаной акации с средневозрастного генеративного состояния, достигал максимального обилия на старых кустах. В одном корне бывает до 25-155

Кормовые растения гусениц бабочек песчаных пустынь,
развивающихся в их тканях

Вид	Кормовые растения гусениц	Место наблюдения	Источник
I	2	3	4
Cossidae			
<i>Holcocerus arenicola</i>	Живые корни <i>Tamarix</i>	Кызылкумы Каракумы	Синадский, 1968 Даричева, Свиридов, 1972; Ягдиев, 1978
<i>H. campicola</i>	Живая древесина комля и ствол <i>Haloxylon persicum</i> , <i>H.</i> <i>arhyllum</i>	Прибалхашье Кызылкумы Каракумы	Мариковский, 1955 д; Ми- тяев, 1958 Синадский, 1968 Даричева, Свиридов, 1972; Ягдиев, 1975; Каплин, 1979 б
<i>H. insperans</i>	Живые корни <i>Haloxylon per-</i> <i>sicum</i> , <i>H. arhyllum</i>	Казахстан, Средняя Азия	Махновский, 1955; Парфен- тьев, 1958; Синадский, 1958; Ягдиев, 1975; Кап- лин, 1979 б
<i>Holcocerus</i> sp.	Живые корни <i>Ammodendron</i> <i>conollyi</i>	Репетек	Наблюдения автора
<i>Holcocerus</i> sp.	Живые корни <i>Acanthorhynchium</i> <i>elatius</i> , <i>A. korolkowii</i>	Там же	Тот же
Gelechiidae			
<i>Amblypalpis tama-</i> <i>ricella</i>	Веретенovidные, реже пареооб- разные галлы на тонких вет- вях <i>Tamarix</i>	Прибалхашье Кызылкумы	Мариковский, 1952; Митя- ев, 1958 Синадский, 1959 б, 1960

1	1	2	1	3	1	4
<i>Parapodia</i> sp.	Овальные односторонние галлы на ветвях <i>Tax us</i>	Кызылкумы	Синадский, 1960			
<i>Epirasiasia mitjaevi</i>	Живая древесина толстых ветвей и стволов <i>Tamarix gamskiziana</i>	Прибалхашье	Митяев, 1958			
<i>Scrobipalpa</i> sp.	Живая кора и древесина стволов и ветвей <i>Haloxylon persicum</i> , <i>H. arhyllum</i>	Репетек	Наблюдения автора			
<i>Stomopteryx</i> sp.	Живая кора и древесина ветвей <i>Calligonum tuberosum</i>	Там же	Тот же			
Coleophoridae						
<i>Coleophora alhagi</i>	Внутри зеленых стеблей <i>Alhagi sparsifolia</i> , <i>A. persicum</i>	Кызылкумы	Фалькович, 1973			
		Каракумы	Кривошеина, 1975 б			
<i>C. transcaspica</i>	Внутри зеленых стеблей <i>Salsola paulsenii</i>	Кызылкумы	Фалькович, 1973			
<i>C. galligena</i>	Овально-продолговатые галлы на прошлогодних веточках <i>Haloxylon persicum</i>	Там же	Тот же			
<i>C. serinipennella</i>	Овальные или удлиненные галлы на стеблях <i>Atriplex</i>	-"-	-"-			
<i>C. ammodyta</i>	Внутри плодов <i>Salsola richteri</i>	-"-	-"-			

C. saxauli	В плодах <i>Haloxylon aphyllum</i> , <i>H. persicum</i>	Кызылкумы	Фалькович, 1973
Morphidae <i>Calycobathra</i> <i>calligoni</i>	В плодах <i>Calligonum</i>	Каракумы, Кы- зылкумы	Фалькович, 1969; Синев, 1979
Pyralidae <i>Etiella zinckenella</i>	В плодах <i>Ammodendron consol- i</i> , <i>Fremosparton flaccidum</i> , <i>Smirnowia turkestanica</i>	Каракумы	Каплин, 1979 а
CII Tortricidae <i>Aethes xanthiana</i>	В сухих стеблях <i>Ferula</i> <i>foetida</i> , <i>Dorema sabulosum</i>	Кызылкумы Каракумы	Фалькович, 1979 Наблюдения автора

гусениц, при встречаемости 25-50 %. Цикл онтогенеза *Holcoceris* sp. трехлетний. Гусеницы старшего возраста после зимовки выходят для окуливания в песок. Куколки перед вылетом имаго поднимаются вверх. Лёт бабочек в Восточных Каракумах наблюдался во второй половине мая. Сильно истачивая взрослые деревья акации в области корневой шейки, гусеницы *Holcoceris* sp. вызывает их быстрое усыхание. В Каракумах это самый массовый вредитель *Alhadinia conollyi*.

С древесиной надземных органов пустынных кустарников связаны многие виды сем. *Gelechiidae*. Живой корой и древесиной ветвей и стволов саксаулов питаются гусеницы *Scrobipalpa* sp., канцымов - *Stomopteryx* sp. Гусеницы *Scrobipalpa* sp. предпочитают заселять молодые и средневозрастные кусты белого саксаула. На одном кусте бывает до 7 гусениц. Средняя численность гусениц на белом саксауле 1,7, на черном - 0,2 экз/куст. В году, по-видимому, одно поколение. Зимуют взрослые гусеницы. Окуливание и лёт бабочек проходят в апреле. Гусеницы *Stomopteryx* sp. собраны в небольшом количестве на ветвях средневозрастных и старых кустов *Calligonum rubescens* в илаковом белосаксаульнике. В 1978 г. в лабораторных условиях окуливание гусениц происходило 13-15 апреля, а вылет бабочек наблюдался 7-10 мая. Весной зимовавшие гусеницы, вероятно, не питаются.

В зеленых побегах, стеблях и плодах растений развиваются преимущественно гусеницы *Coleophoridae*, не строящие чехликов (табл. 15).

В Каракумах в зеленых плодах бобовых *Alhadinia conollyi*, *Eremosparton flaccidum*, *Smirnowia turkestanica* обычны гусеницы бореально-тропической акациевой огневки *Etiella zinckenella*. Чаще встречаются они в барханных песках, где поражают до 40 % плодов кормовых растений. Лёт бабочек идет в июне.

В Восточных Каракумах в подсыхающих и сухих стеблях *Dorema sabulosum* живут гусеницы южнотуранской листовертки *Aethes xanthiana*. Стебли заселяют по всей длине, чаще встречаясь в горизонте 25-50 см. В начале февраля 1980 г. в илаковом белосаксаульнике с умеренным режим выпаса численность гусениц составляла около 0,5 экз/стебель. Цикл онтогенеза одногодичный. Куколки в стеблях обнаружены в апреле. Вылет бабочек в лабораторных условиях происходил в конце апреля - первой декаде мая. В 1980 г. развитие гусениц продолжалось почти до середины июня (рис. 12). Остальную часть

лета и зиму они проводят в состоянии диапаузы, окукливаясь без возможности ления питания. Сходный цикл развития у *A. chapiana* имеет место и в Кызылкумах (Фалькович, 1979).

Двукрылые (Diptera). В тканях растений песчаной пустыни обитают личинки галлиц *Cecidomyiidae*, ктырей *Agilidae*, *Scenopinidae*, журчалок *Syrphidae*, львинок *Stratiomyidae*, *Ulidiidae*, *Lonchaeidae* и др.

Хищные личинки *Asilidae* и *Scenopinidae* встречаются в корнях и нижней части надземных органов большинства древесных и травянистых растений, где они трофически связаны с личинками жуков. В Репетекском заповеднике в корнях саксаулов численность личинок *Asilidae* составляет в среднем до 0,1 экз/куст (10-30 экз/га), а *Scenopinidae* - 0,2-0,3 (60-100). Личинок *Asilidae* можно встретить в кустах всех возрастных состояний, а *Scenopinidae* - преимущественно в разлагающейся древесине старых и отмерших особей. Эреди *Scenopinidae* в саксауловой трухе обычны *Scenopinus desertus* (Кривошеина, 1980). По данным Б.М.Мамаева (1976 б), в корнях саксаула крупные личинки, по-видимому, *Satanas gigas* (*Asilidae*) преследуют личинок хрущей *Pentodon minutus*. В Акибае, Марыйской области личинками златок рода *Sphenoptera* в корнях однолетников *Salsola leptoclada* питаются личинки *Stenota molitrix*, а *Suaeda arcuata* - *Stenota ruficornis* (Кривошеина, 1974). Личинки *Stenota* sp. обнаружены также в отмерших корнях саксаула (Мамаев, 1976 б). В прикорневой части стеблей *Ferula* и *Dorema* на личинок точильщиков *Lasioderma costulatum* и златок рода *Asmaeoderella* нападают личинки *Pteropseudotrichia kelseyi* (*Scenopinidae*). Видовая принадлежность личинок установила Н.П.Кривошеиной (1980). В Репетеке зимой 1980 г. их средняя численность в стеблях *Dorema zabylosum* составляла 0,8 экз/куст. В конце апреля 1980 г. мы наблюдали отрождение одного экземпляра этого вида из куколки, собранной в нижней части генеративного стебля доремы.

В Кызылкумах тканями отмерших крупных стеблей *Ferula* питаются личинки *Lonchaea* sp. (Давлетшина, Радзивиловская, 1965). В разлагающихся увлажненных корнях ферулы и доремы развиваются личинки-сапрофаги рода *Adoxomyia* (*Stratiomyidae*) (Кривошеина, 1976). В Репетекском заповеднике во влажных разлагающихся корнях доремы во второй половине мая часто встречаются личинки *Биаегус* др. (*Syrphidae*). Ими поражены около 10 % генеративных растений, в одном корне попало 40-60 личинок. В 1980 г. личинки закончили питание в на-

чале июня, а лёт имаго в лабораторных условиях наблюдался в конце июня - начале июля. До настоящего времени личинки журчалок рода *Eulophus* были обнаружены в стеблях заразики *Cistanche flava* (*E. anmorphilus*, *E. turkmenoensis*) и в луковицах лилейных (Штакельберг, 1948).

С влажной разлагающейся древесной коренью саксаула трофически связаны сапрофильные личинки двух видов рода *Timia* (*Ulidiidae*) (Мамаев, 1976 б).

Особенно хорошо в песчаной пустыне представлены галлообразователи сем. *Cecidomyiidae*.

Г а л л и ц ы (*Cecidomyiidae*). Среди галлообразующих насекомых песчаной пустыни по количеству видов, а часто и по обилию галлицы занимают первое место. Так, в Фепетекском заповеднике численность галлов *Cecidomyiidae* на саксаулах достигает илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках 12-13 экз/модельную ветвь с площадью сечения 1 см² (430 тыс. экз/га), в отдельных случаях до 80 экз/модельную ветвь, а в илаковых белосаксаульниках - 9-10 (60-70). В настоящее время из песчаных пустынь Средней Азии, Казахстана и Монголии описано около 70 видов галлиц (табл. 16). Из них в Каракумах распространены 48 видов. В это число не включены формы, описанные Э. Меном (Möhn, 1969, 1971) по личинкам из гербарных сборов и пока не идентифицированные по имаго.

Около 90 галлиц трофически связаны с древесными растениями, 7% - с полудревесными и 3% - с однолетними травами. На *Cyperodiaceae* развиваются 57 (83,8%) видов, *Tamaricaceae* - 9 (13%), *Bryodactylaceae* и *Leguminosae* - по 1 (1,5%). Для пустынных галлиц характерна узкая пищевая специализация. Среди них на долю монофагов приходится около 40%, а узких олигофагов - до 60% фауны.

Наиболее богата фауна на саксаулах (43 вида) и тамарисках (8 видов). К сожалению, в настоящее время очень мало данных по галлицам бобовых, заселяющим цветки большинства растений этого семейства. Слабо исследованы формы, живущие в цветках и завязи однолетних крестоцветных, в частности на *Strigosella*; гречишных (виды *Calligonum*); в тканях сложноцветных (псаммофильные виды *Artemisia* и др.).

Около 48% описанных видов галлиц песчаной пустыни относится к типичным галлообразователям трибы *Lasiopterini*, центральное место в которой занимает род *Stephanicola* (табл. 16). Весь цикл их раз

Кормовые растения личинок галлиц (Cecidomyiidae)
песчаных пустынь

Вид	Кормовые растения личинок и поражаемые ими органы	Краткая характеристика галлов	Место наблюдения	Источник
1	2	3	4	5
Cecidomyiinae Lasiopterini Echorsyllumyia symbia	Ассимиляционные побеги Haloxylon	Инквилин галлов листоблошек Caillardia	Каракумы, Гоби	Мамаев, 1972
Aridofavilla bicuspidata	Вегетативные побеги Haloxylon arhyllum	Слабо заметное полевое двухкамерное утолщение членика северокрылатого цветка	Кызылкумы, Каракумы	Мамаев, 1972, 1975
Baldratia kozlovi	Ростовые побеги Haloxylon arhyllum	Одностороннее, однокамерное вздутие членика окристо-желтого цвета	Нзыл-Ординская область	Мариковский, 1955г
B. przewalskii	Ростовые побеги Haloxylon arhyllum, H. ammодендрон	Неявственное однокамерное вздутие членика зеленого цвета	Прибалхашье	Мариковский, 1955г
B. haloxylifera	Ростовые побеги Haloxylon ги	Вздутие членика побега	Гоби, Кызылкумы, Каракумы Иордания	Мамаев, 1975 Мовш, 1969
B. bulbata	Вегетативные побеги Haloxylon arhyllum	Цилиндрическое однокамерное вздутие членика желто-зеленого цвета	Акибай, Марийской области	Мамаев, 1972, 1975
Stephanicola (=Haloxylonomyia) congregata	Одревесневшие 3-8-летние ветви Haloxylon arhyllum, H. ammодендрон	Бугристое многокамерное утолщение длиной 5-12 см	Прибалхашье Каракумы, Кызылкумы	Мариковский, 1953а Мамаев, 1975

I	2	3	4	5
<i>S. deformans</i>	Одревесневшие 2-3-летние ветви <i>Haloxylon persicum</i> , <i>H. arhyllum</i> , <i>H. ammodendron</i>	Волокнистое веретеновидное однокамерное утолщение длиной до 3 см	Прибалхашье Каракумы, Кызылкумы	Мариковский, 1953а Мамаев, 1975
<i>S. ascola</i>	Одревесневшие 2-3-летние ветви <i>Haloxylon</i>	Инквилия галлов <i>S. deformans</i>	Прибалхашье Каракумы, Кызылкумы	Мариковский, 1953а Мамаев, 1975
<i>S. ramicola</i>	Одревесневшие 2-3-летние ветви <i>Haloxylon arhyllum</i>	Ломкое веретеновидное однокамерное утолщение	Кызылкумы, Каракумы	Мамаев, 1972, 1975
<i>S. aurata</i>	Одревесневшие 1-2-летние веточки <i>Haloxylon persicum</i>	Веретеновидное утолщение с сильно потрескавшейся корой	Прибалхашье Каракумы	Мариковский, 1953а Токгаев и др., 1967; наблюдения автора
<i>S. gigas</i>	Ростовые, реже ассимиляционные побеги <i>Haloxylon</i>	Округлое многокамерное разрастание членика	Монголия, Казахстан, Средняя Азия, Гоби	Мариковский, 1953а; Мамаев, 1972, 1975; Токгаев и др., 1967; наблюдения автора
<i>S. similata</i>	Веgetативные и генеративные побеги <i>Haloxylon arhyllum</i> , <i>H. persicum</i> , <i>H. ammodendron</i>	Округлое однокамерное разрастание членика	Каракумы, Кызылкумы, Гоби	Мамаев, 1972, 1975; наблюдения автора
<i>S. heterobia</i>	Веgetативные побеги <i>Haloxylon</i>	Веретеновидное многокамерное утолщение, занимающее два соседних членика	Казахстан, Средняя Азия	Мариковский, 1953а; Мамаев, 1975

<i>S. insignis</i>	Вегетативные, чаще ростовые побеги <i>Haloxylon persicum</i> , <i>H. ammodendron</i> , <i>H. aphyllum</i>	Веретеновидное однокамерное утолщение членика желтовато-серебристого цвета	Прибалхашье Каракумы, Кызылкумы	Мариковский, 1953а Мамаев, 1975; Токтаев и др., 1967
<i>S. polita</i>	Ростовые побеги <i>Haloxylon aphyllum</i>	Веретеновидное однокамерное утолщение темно-бурого цвета	Акибай, Марийской области	Мамаев, 1972, 1975
<i>S. fragosa</i>	Ассимиляционные и ростовые побеги <i>Haloxylon aphyllum</i>	Бочонковидное однокамерное, сизо-черное утолщение членика, вызывающее излом побега	Акибай, Марийской области	Мамаев, 1972, 1975
<i>S. domina</i>	Ростовые побеги <i>Haloxylon aphyllum</i> , <i>H. ammodendron</i>	Округлое, однокамерное утолщение нижней части членика темного цвета с рабдомированной поверхностью и остатками двух усохших побегов	Прибалхашье Каракумы	Мариковский, 1953а Мамаев, 1975
<i>S. miscella</i>	Вегетативные побеги <i>Haloxylon aphyllum</i>	Слегка булавовидное утолщение верхней части членика	Акибай, Марийской области	Мамаев, 1972, 1975
<i>S. psammophila</i>	Вегетативные побеги <i>Haloxylon persicum</i>	Губчатое, многокамерное утолщение членика	Центральные Каракумы	Мамаев, 1972
<i>S. pusilla</i>	Ассимиляционные побеги <i>Haloxylon aphyllum</i> , <i>H. ammodendron</i>	Мелкие темно-бордовые однокамерные разрастания между члениками	Казахстан, Средняя Азия, Гоби	Мариковский, 1953а; Мамаев, 1972, 1975; наблюдения автора

I	2	3	4	5
<i>S. tubifera</i>	Вегетативные побеги <i>Haloxylon arhyllum</i>	Трубчатое утолщение членника зеленого цвета	Акибай, Марийской области	Мамаев, 1975
<i>S. diversa</i>	Ростовые побеги <i>Haloxylon arhyllum</i>	Хрупкое, слабозаметное цилиндрическое многокамерное утолщение членника желтовато-серого цвета	Там же	Тот же
<i>S. inobservabilis</i>	Вегетативные побеги <i>Haloxylon arhyllum</i> , <i>H. ammოდendron</i>	Слабое одностороннее однокамерное утолщение членника	Прибалхашье Кызылкумы, Каракумы	Мариковский, 1953а Мамаев, 1975
<i>S. orta</i>	Вегетативные побеги <i>Haloxylon persicum</i>	Слабое утолщение членника	Таджикистан Каракумы, Кызылкумы	Мамаев, 1972, 1975
<i>S. insignata</i>	Вегетативные побеги <i>Haloxylon</i>	Инквилин галлов <i>S. inobservabilis</i> , <i>S. orta</i>	Казахстан, Средняя Азия	Мамаев, 1972, 1975
<i>S. dubia</i>	Ассимиляционные побеги <i>Haloxylon arhyllum</i>	Слабозаметное двухкамерное утолщение в основании членника	Акибай, Марийской области	Тот же
<i>S. furtiva</i>	Ассимиляционные побеги <i>Haloxylon arhyllum</i> , <i>H. ammოდendron</i>	Слабое 1-4-камерное утолщение первого членника побега розоватого цвета	Прибалхашье Каракумы	Мариковский, 1953а Мамаев, 1975
<i>S. fraudulenta</i>	Побеги <i>Haloxylon arhyllum</i>	?	Восточные Каракумы	Мамаев, 1972, 1975; наблюдения автора

<i>S. excelsa</i>	Плоды и генеративные побеги <i>Aellenia glauca</i> , <i>A. subarphylla</i>	Губчатые наплывы на плодах и побегах	Иран Туркмения	Mönn, 1971 Бекназарова, Антонова, 1977; Бекназарова, 1979
<i>S. fructua</i>	Плоды и генеративные побеги <i>Aellenia subarphylla</i> , <i>A. glauca</i>	То же	Иран Закавказье, Туркмения	Mönn, 1971 Бекназарова,
<i>Careopalpis anabasisidis</i>	Вегетативные побеги <i>Anabasis arphylla</i>	1-4-камерные зеленые или буроватые вздутия побегов	Среднее течение р. Или	Мариковский, 1961
<i>C. davletshinae</i>	Плоды <i>Salsola rigida</i> , <i>S. richteri</i>	Деформированные плоды в виде светлых пушистых шариков	Каракумы	Мариковский, 1967; Бекназарова, 1979
<i>Oligotrophini Xerephedromyia bipartita</i>	Ростовые побеги <i>Ephedra strobilacea</i>	Двухсторонние сферические вздутия у основания членика побега оранжево-желтого цвета	Кызылкумы, Каракумы	Мамаев, 1972; наблюдения автора
<i>Dasynauriola tamariciphila</i>	Зеленые побеги <i>Tamarix ramosissima</i>	Продолговатые углубления на побегах с продольными одиночными камерами	Прибалхашье	Митяев, 1958; Мариковский, 1961
<i>Isosandalum dentipes</i>	Зеленые побеги <i>Tamarix ramosissima</i>	Небольшие односторонние желтые вздутия или пятна с продольными одиночными или парными камерами	Прибалхашье Кызылкумы	Митяев, 1958, 1961; Мариковский, 1961 Синадский, 1960

I	2	3	4	5
<i>I. mitjaevi</i>	Ростовые побеги <i>Tamarix ramosissima</i>	Возможно, инквилин галлов <i>I. dentipes</i>	Прибалхашье	Митяев, 1958, 1961; Мариковский, 1961
<i>I. iliense</i>	Ростовые побеги <i>Tamarix ramosissima</i> , <i>T. gracilis</i> , <i>T. leptostachys</i>	Мелкие зеленые или желтые, шаровидные или шаровидно-удлиненные 1-2-камерные разрастания побегов	Там же	Тот же
<i>I. barbatulum</i>	Вегетативные и генеративные побеги <i>Tamarix ramosissima</i> , <i>T. gracilis</i> , <i>T. leptostachys</i> , <i>T. elongata</i>	Шаровидно-удлиненное 1-2-камерное разрастание на концах побегов	" "	" "
<i>I. noxium</i>	Побеги <i>Tamarix ramosissima</i> , <i>T. gracilis</i> , <i>T. leptostachys</i>	Веретеновидное-удлиненное бугристое многокамерное разрастание окристо-желтого цвета на концах побегов	Прибалхашье Кызылкумы Каракумы	Митяев, 1958, 1961 Синадский, 1960 Мариковский, 1961
<i>I. squamosum</i>	Конус нарастания вегетативных побегов <i>Tamarix</i>	Мелкие чешуйчатые шишечки	Северо-Восточные Каракумы, Кызылкумы	Мариковский, 1955б; Синадский, 1960
<i>Dasyneura</i> sp.	Цветки <i>Tamarix ramosissima</i> , <i>T. gracilis</i> , <i>T. leptostachys</i> , <i>T. hispida</i>	Разрастание завязи	Прибалхашье	Митяев, 1958
Cecidomyiini <i>Triphobophora nitrariae</i>	Одревесневшие ветви <i>Nitraria schoberi</i>	Многокамерное веретеновидное вздутые ветви	Среднее течение р. Или	Мариковский, 1953б

<i>Haloxylophaga salsolicola</i>	Почки вегетативных и ге- неративных побегов <i>Sal- solia richteri</i>	Крупные шаровидные и мохнатые разрастания, состоящие из множества продолговатых однокамер- ных шишечек	Казахстан Каракумы	Мариковский, 1956 Токгаев и др., 1967; наблюде- ния автора
<i>H. infestans</i>	Почки ассимиляционных и генеративных побегов <i>Haloxylon arhyllum</i>	Мелкие беловатые шишеч- ки, сидящие мутовками	Казахстан, Средняя Азия	Мариковский, 1955г; Мамаев, 1975
<i>H. biennis</i>	Почки ассимиляционных и генеративных побегов <i>Haloxylon arhyllum</i> , <i>P. ammodendron</i>	Мелкие серебристо-бе- лые однокамерные чешуй- чатые шишечки, сидящие мутовками	Прибалхашье Кызылкумы, Каракумы	Мариковский, 1955 Мамаев, 1975
<i>H. magna</i>	Почки ассимиляционных, реже генеративных побе- гов <i>Haloxylon arhyllum</i>	Удлиненные синевато-се- рые однокамерные чешуй- чатые шишечки, сидящие мутовками	Акибай, Марый- ской области	Мамаев, 1972, 1975
<i>H. consociata</i>	Почки однолетних побе- гов <i>Haloxylon arhyllum</i> , <i>H. ammodendron</i>	Небольшие конические однокамерные чешуйча- тые шишечки, располо- женные мутовками	Прибалхашье, долина р. Сыр- дарьи	Мариковский, 1955
<i>H. truncatula</i>	Почки однолетних побегов <i>Haloxylon arhyllum</i>	Мелкие пепельные одно- однокамерные чешуйча- тые шишечки, сидящие мутовками	Центральные Каракумы	Мамаев, 1972
<i>H. dispersata</i>	Почки однолетних побе- гов <i>Haloxylon persicum</i>	Светлые округлые одно- камерные чешуйчатые ши- шечки, сидящие мутовка- ми	Кызылкумы	Мамаев, 1972

	1	2	3	4	5
<i>H. inornata</i>	Зачаточные цветки <i>Haloxylon aphyllum</i> , <i>H. ammodendron</i>	Очень мелкое почковидное разрастание цветков	Прибалхашье Каракумы	Мариковский, 1955 Наблюдения автора	
<i>Asiodiplosis festinans</i>	Почки генеративных, реже ассимиляционных побегов <i>Haloxylon aphyllum</i> , <i>H. ammodendron</i>	Средние буровато-зеленые или сероватые однокамерные чешуйчатые шишечки, сидящие одиночно или по две	Казахстан Средняя Азия	Мариковский, 1955 Мамаев, 1975; Бекназарова, 1979; наблюдения автора	
<i>A. noxia</i>	Почки генеративных и ассимиляционных побегов <i>Haloxylon aphyllum</i> , <i>H. ammodendron</i>	Небольшие иссиня-черные однокамерные шишечки из чешуек, сидящие мутовками	Казахстан Туркмения	Мариковский, 1955 Мамаев, 1975	
<i>A. rosaria</i>	Почки однолетних побегов <i>Haloxylon ammodendron</i>	Розетковидные шишечки	Гоби	Мамаев, 1972	
<i>A. vernalis</i>	Почки генеративных и ассимиляционных побегов <i>Haloxylon aphyllum</i> , <i>H. ammodendron</i> , <i>H. persicum</i>	Мелкие округлые зеленовато-желтые, однокамерные чешуйчатые шишечки, сидящие мутовками	Долина р. Или Туркмения	Мариковский, 1955 Токтаев и др., 1967; Мамаев, 1975	
<i>A. stackelbergi</i>	Почки генеративных и ассимиляционных побегов <i>Haloxylon aphyllum</i> , <i>H. ammodendron</i>	Шаровидные однокамерные чешуйчатые шишечки с белым шелковистым опушением, сидящие мутовками	Казахстан Туркмения	Мариковский, 1955г Мамаев, 1975; наблюдения автора	

<i>A. ulkunkalkani</i>	Почки однолетних побегов <i>Haloxylon arhyllum</i> , <i>H. ammodendron</i>	Шаровидные однокамерные чешуйчатые шишечки со светло-желтым опушением, сидящие мутовками	Долина р. Или	Мариковский, 1955
<i>A. meridianus</i>	Почки однолетних побегов <i>Haloxylon arhyllum</i>	Небольшие чешуйчатые однокамерные шишечки бордово-бурого цвета, сидящие мутовками	Долины рек Амударья, Сырдарья	Мариковский, 1955д 1956
<i>A. hirta</i>	Почки побегов <i>Alabasis arhylla</i>	Небольшие конические однокамерные шишечки зеленого цвета, сложенные мясистыми чешуями	Кзыл-Ординская область	Мариковский, 1955в
<i>A. iliensis</i>	То же	Мелкие однокамерные шишечки из чешуек зеленого, реже светло-малинового цвета с белым пушком	Среднее течение р. Или	Мариковский, 1955в
<i>A. papata</i>	- "-	Крупные шарообразные многокамерные шишки из зеленых чешуй с белым пушком, сидящие по 2-3 вместе	Среднее течение р. Сырдарья	Мариковский, 1955в
<i>A. splaerobia</i>	почки побегов <i>Salsola arbuscula</i>	Крупные шаровидные разрастания, состоящие из сплошных однокамерных цилиндрических шишек	Среднее течение р. Или Кызылкумы	Мариковский, 1955в Мамаев, 1968
<i>A. deserta</i>	Почки побегов <i>Salsola arbuscula</i>	Грушевидные твердые многокамерные шишки, покрытые короткими листочками	Среднее течение р. Сырдарья юго-запад Туркмении, Кызылкумы	Мариковский, 1955в Мамаев, 1968

1	2	3	4	5	
<i>A. syrdarjensis</i>	Почки побегов <i>Salsola arbuscula</i>	Крупные камерные	нижние много-	Нижнее течение р. Сырдарьи Кызылкум	Мариковский, 1955в Мамаев, 1968
<i>Gobidiplosis kandybinae</i>	Почки побегов <i>Beaumarria songarica</i>	Округлые мясистые камерные чешечки, покрытые укороченными листиками	много-	Гоби	Мамаев, 1972
<i>Contarinia psammophila</i>	Цветки <i>Ammodendron conolzi</i> , <i>A. bifolium</i>	Вздутые нераскрытых бутонов		Казахстан Каракумы	Мариковский, Сейтова, 1975 Бекназарова, 1979; наблюдения автора
<i>C. turkmenica</i>	Цветки <i>Calligonum</i>	Слабое вздутие бутонов		Каракумы, Кызылкум	Бекназарова, Мамаева, 1981
<i>Asphondyliini Desertovelum stackelbergi</i>	Стебли <i>Salsola paulsenii</i>	Тонкостенное пузыревидное вздутие на стебле		Акибай, Марыйской области	Мамаев, 1972
<i>Kochinomyia londesiae</i>	<i>Londesia eriantha</i>	Многокамерные округлые снежно-белые разрастания, сложенные тончайшими волосками		Там же	Тот же
<i>Asphondylia aelleniae</i>	Почки генеративных и ассимиляционных побегов	Конусовидные разрастания почек		Кызылкум	Мамаев, 1972

вития протекает в галле. 5 видов обитают в древесине 1-8-летних ветвей саксаулов (*Stephaniola congregata*, *S. deformans*, *S. ramicola*, *S. accola*, *S. aurata*), 23 - в зеленых побегах саксаулов (*Baldratia*, *Aridofavilla*, многие *Stephaniola*). Личинки турано-гобийского вида *Echorsyllomyia zumbia* трофически связаны с галлами саксауловых листоблошек рода *Caillardia*, а ирано-туранских *Stephaniola excelsa*, *S. fructua* и туранского *Careopalpis davletshinae* - с плодами *Aellenia*, *Salsola richteri*.

Саксауловые галлицы трибы *Lasiopterini* развиваются в 1-3 поколениях в году. У большинства видов зимуют личинки, окукливающиеся в галлах весной (Мариковский, 1955 а). Лёт имаго и откладка яиц первого поколения в Каракумах протекает в апреле - первой половине мая (Мамаев, 1975). При этом комарики откладывают яйца в древесину тонких веточек или в отдельные членики уже развитых вегетативных и генеративных побегов. Саксаулы в Каракумах начинают вегетацию в феврале-марте, а цветут в конце марта - апреле (Михельсон, 1955; Стещенко, 1977 б). Галлы формируются в процессе жизнедеятельности личинок за счет разрастания гиподермы, а чаще паренхимы древесины или зеленого членика побега (Слепян, 1958, 1961).

Примерами моновольтинных видов являются, по-видимому, *Baldratia kozlovi*, *B. przewalskii*. Их личинки развиваются до весны следующего года. Поражают они остающиеся на зиму ростовые побеги, что, вероятно, объясняется полным осенним опадением одноле них ассимиляционных и генеративных побегов, в которых зимующие личинки, возможно, не могут благополучно завершить развитие.

Для турано-гобийских галлиц *Stephaniola gigas* и *S. similata*, а также многих других видов этого рода, развивающихся в зеленых побегах кустарников, в Восточных Каракумах, по нашим наблюдениям, характерны три поколения в году. Довольно крупные и округлые галлы *S. gigas* и *S. similata* легко обнаружить на зеленых побегах черного и белого саксаулов. У *S. gigas* они крупнее, темно-зеленые и многокамерные, а у *S. similata* - мельче, светло-зеленые и однокамерные (Мамаев, 1975). Отношение длины галла к ширине у *S. similata* - 1,1-1,4, у *S. gigas* - 0,8-1,0. Сырой вес сформированного зеленого галла *S. gigas* составляет 0,3, а *S. similata* - 0,2 г. Лёт имаго первого поколения отмечен в конце мая - начале июня, второго - в конце августа - сентябре, третьего - в начале апреля (рис. 10). Зимуют диапаузирующие личинки в галлах, эстивация у них

отсутствует. Самки *S.gigas*, *S.similata* и большинства других видов этого рода характеризуются вкладывающимся в анальный сегмент яйцекладом с мясистой вентральной долей и склеротизированной дорсальной иглой и, как правило, откладывают яйца внутрь побегов. Так, единичные яйца встречались нами в поверхностных слоях галлов *S.gigas* с разновозрастными личинками. Количество яиц, откладываемых одной самкой *S.similata*, - 320-750, *S.gigas* - 400-650. По мере роста личинок растительные ткани вокруг них одревесневают и, закончив питание, личинки инкапсулируются в замкнутой камере (Слепня, 1958). Куколки *S.gigas* и *S.similata* имеют на переднем конце тела специальный сверлильный аппарат. У куколок *S.gigas* он состоит из двух пар зубьевидных сильно хитинизированных выростов. Внутренние зубы удлиненные и вплотную примыкают друг к другу. Лишь их верхние, косо срезанные части расходятся, образуя треугольную выемку. Наружные зубы более мелкие и расположены у латеральных оснований внутренних. Склеротизированные шипики на тергитах брюшка куколк отсутствуют. Перед вылетом имаго куколка просверливает сверлильным аппаратом стенку галла и высовывается наружу. Комарики *S.gigas* и *S.similata* первого и второго поколений вылетают из зеленых галлов.

В Репетекском заповеднике *S.similata* более многочислен по сравнению с *S.gigas*. Первый вид предпочитает заселять взрослые кусты белого саксаула, а второй - подрост черного саксаула. Галлы первого и второго поколений *S.similata* встречались преимущественно на развивающихся ассимиляционных и генеративных побегах, а *S.gigas* - на ростовых и порослевых. Генеративные побеги чаще поражают галлицы *S.similata* первого поколения. Галлы зимующего поколения обоих видов обнаружены на ростовых и порослевых побегах. Это хорошо согласуется с данными А.П.Стещенко (1977 б) по росту побегов саксаула. Рост генеративных побегов в Восточных Каракумах завершается в мае, ассимиляционных - в конце июня - июле. Ростовые и боковые ассимиляционные побеги продолжают рост до августа - сентября, а порослевые - до конца октября.

Галлицы трибы *Oligotrophini* откладывают яйца на членики зеленых побегов, одревесневшие тонкие веточки, реже на верхушки растущих побегов, в почки и цветки, чаще вызывая образование галлов (табл.16). В песчаной пустыне галлы двукрылых этой трибы обнаружены на кустарниках родов *Ehretia* и *Tamarix* (Митяев, 1958, 1961;

Мариковский, 1955 б, 1961; Мамаев, 1972 и др.). Все виды, за исключением, по-видимому, фитофильного гетеробионта (Мамаев, 1968) *Dasyneura* sp., заканчивающего цикл онтогенеза в почве, окукливаются в галлах. *Xerophedrozyia bipartita*, *Isosandalum noxium*, *I. ilicifera* развиваются в одном, *I. dentipes* - в двух, а *Dasyneurobia tamariciphila* - в трех поколениях в году (Митяев, 1961). У всех названных видов зимуют диапаузирующие взрослые личинки. По данным И.Д.Митяева (1961), в Прибалхашье лёт комариков у моновольтинных видов происходит в конце апреля - начале мая, у бивольтинных - в начале и конце мая. У *D. tamariciphila* отрождение имаго наблюдалось в начале мая, в конце мая и середине июня.

Галлицы трибы *Cesidomyiini*, как правило, откладывают яйца в почки чаще генеративных и ассимиляционных, реже ростовых побегов и способствуют формированию сложных чешуйчатых галлов. Среди них преобладают виды родов *Haloxylophaga* и *Asiodiplosis*, широко представленные на саксаулах и других кустарниках сем. *Chepodiaceae*. Ряд видов (*Sontarinia psammophila* на песчаной акации и др.) трофически связан с цветками растений.

Самки родов *Haloxylophaga* и *Asiodiplosis* откладывают яйца в нетронувшиеся в рост почки. Их яйцеклад телескопический, с редуцированными пластинами, в спокойном состоянии втянут в брюшко. Во время кладки самки тщательно прощупывают яйцекладом почки и приклеивают к ним яйца снаружи или между зачаточными листочками. Личинки отрождаются в начальный период развития почек, что обуславливает формирование под влиянием галлиц сложных сидячих галлов. Расположение почек зеленых побегов на тонких веточках саксаула супротивное. С каждой стороны бывает по одной пазушной почке. В начальный период роста пазушная почка ветвится, однако из нее, как правило, развиваются лишь 1-2 зеленых побега. Остальные почки, возникшие в результате ветвления пазушной, не трогаются в рост, превращаются в спящие и оказываются расположенными у основания зеленых побегов. В результате поражения галлицами рода *Haloxylophaga* и многих видов *Asiodiplosis* (*A. vernalis*, *A. stackelbergi* и др.) из двух супротивных пазушных почек саксаула образуются сложные галлы, состоящие из 3-20 однокамерных чешуйчатых шишечек, сидящих мутовками на утолщении. По-видимому, под влиянием возбудителей имеет место более интенсивное ветвление пазушных почек на ранних стадиях по сравнению с нормальным и развитие наряду с основными

гчазированных спящих почек. Аналогичная картина наблюдается и у *Haloxylorhaga salsolicola* на *Salsola richteri*. Галлы *H. salsolicola* представляют собой крупные шары диаметром до 2,5 см, состоящие из множества палочковидных выростов. Формируются они из одиночных пазушных почек, расположенных на одревесневших веточках очередно. Из непораженной почки образуется, как правило, укороченный вегетативный побег с 5-7 небольшими листьями, а из инвазированной в результате ее ветвления и развития спящих почек, наряду с основными, - 5-60 палочковидных нечешуйчатых выростов со сплошными деревянистыми стенками, покрытым снаружи множеством серовато-зеленых ворсинок. Иными словами, под влиянием личинок *Haloxylorhaga* и *Asiodiplosis* у кустарников с членистыми побегами (*Haloxylon, Anabasis*), как правило, формируются галлы с чешуйчатыми шишечками, а с укороченными или брахибластами (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973) (*Salsola richteri, S. arbuscula*) - они состоят из шишечек со сплошными стенками, покрытыми ворсинками, короткими листиками и т.д. Под влиянием ряда видов *Asiodiplosis* ветвления почек не происходит, и из одной пазушной почки формируется галл, включающий одну однокамерную шишечку. Возможно, одной из причин подобных различий в строении галлов является количество яиц в кладке. При откладке в пазушную почку одного яйца спящие почки в рост не трогаются и формируются простые галлы из одной шишечки, а при заражении пазушной почки большим количеством яиц начинают развиваться, наряду с основными, и спящие почки, что приводит к образованию сложных галлов из множества шишечек. Чешуйчатые галлы из одной или двух шишечек образуются также из зачаточных цветков (*Haloxylorhaga inornata*). В целом формирование шишечек происходит в результате разрастания паренхимы и меристемы почек, нарушения роста и дифференциации почечных листьев (Смелян, 1961). При этом видоизмененные части почки как бы обрастают личинку со всех сторон, но полного погружения личинки в ткани и их смыкания в сплошной слой, в особенности в верхней части, ни у одного из исследованных видов *Asiodiplosis* и *Haloxylorhaga* с саксаулов и черкеза наблюдать не приходилось. Окукливаются личинки в галлах. К концу онтогенеза личинок ткани галлов одревесневают вокруг них лишь в нижней и боковой части, а верх куколичной камеры закрывают плотно прилегающие друг к другу жесткие (*A. stackelbergi*) или мясистые чешуи. По этой причине куколки *Asiodiplosis* и *Haloxylorhaga* в

отличие от куколок *Stephaniola* не имеют сверлильного аппарата на переднем конце туловища. Переч вылетом комариков они поднимаются вверх, раздвигая чешуйки с помощью колебательных движений тела.

У ряда галлиц *Asiodiplosis* описаны также многокамерные сидячие мясистые галлы, сформировавшиеся за счет разрастания отдельных почек. Они могут быть шарообразными с мясистыми чешуйками при основании и белым пушком в центральной части (*A. palpa*), грушевидными, покрытыми редкими и короткими листочками (*A. deserta*) и т.д.

В Репетекском заповеднике среди галлиц родов *Haloxylophaga* и *Asiodiplosis* наиболее многочисленны туранские виды *H. salsolicola* на черкезе, *H. inornata* и *A. stackelbergi* на черном, *Haloxylophaga* sp. на черном и белом саксаулах, развивающиеся в одном поколении в году.

Галлы *H. salsolicola* начинают формироваться в конце марта одновременно с началом вегетации *Salsola richteri*. Личинки окукливаются в галлах во второй половине мая. Комарики летают и откладывают яйца в конце мая - начале июня. Одна самка откладывает 150-250 яиц. С июня по март яйца находятся в состоянии диапаузы. Численность галлов *H. salsolicola* в уркахиселиновых белосаксаульниках и кандымниках Репетекского заповедника составляет 5-10 эк./модельную ветвь с площадью сечения 1 см².

Самки *H. inornata* откладывают яйца в зачаточные цветки черного, редко белого саксаулов в марте. В яйцеводах отродившихся самок 80-105 яиц. При тщательном просмотре генеративных побегов едва заметные конические чешуйчатые галлы этого вида удается обнаружить уже в июне. На месте одного цветка чаще формируются одна-две однокамерных шишечки. Большую часть лета личинки младшего возраста проводят в состоянии диапаузы. Хорошо заметными галлы становятся в сентябре - начале октября, когда саксаулы вступают в фазу плодоношения. Зимуют взрослые диапаузирующие личинки в галлах, лет комариков происходит в марте следующего года. В Каракумах *H. inornata* сильно снижает урожай плодов черного саксаула. Так, в конце сентября 1980 г. в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках Репетекского заповедника на плодоносящей восточке саксаула диаметром 0,6-0,7 см учитывалось до 150-200 галлов *H. inornata*, а их средняя численность составила около 66 эк./модельную ветвь с площадью сечения 1 см². В Акибае, Марийской области при установлении возбудителя наганных галлов В.М.Мамаевым (1972,

1975) в середине апреля выведены несколько самок *Stephaniola fraudulenta*, личинки которых скорее всего развивались в незамеченных галлах на генеративных побегах с цветками, деформированными личинками *H.inornata*. В пользу этого предположения свидетельствует также тот факт, что галлицы рода *Stephaniola* в связи с особенностями строения яйцевода самок и откладки яиц не поражают почек и не вызывают образование чешуйчатых галлов. В больших сериях галлиц *H.inornata*, выведенных нами в Репетеке из мелких почковидных галлов на побегах саксаула, также встречались отдельные особи рода *Stephaniola*.

Лёт имаго и откладка яиц у *Haloxylorhaga* sp. происходят в начале апреля (рис.10). Самки предпочитают откладывать яйца в не тронувшиеся в рост почки нижних узлов уже заметно развитых ростовых и порослевых побегов этого года. В яйцеводах самок 240-340 яиц. Личинки отрождаются в середине мая, развиваются без эстивации, способствуя интенсивному ветвлению почек, из которых формируются сложные галлы. Интересно отметить, что в момент, когда галлы представляют скопление едва заметных бугорков, ассимиляционные побеги, развившиеся из почек верхних узлов пораженного ростового побега, достигают длины 2-4 см. Этот факт, по-видимому, можно объяснить или расходом энергии инвазированных почек, отставших в развитии от нормальных, на ветвление или их инъецированием самками тормозящими рост веществами. Членики побега, расположенные ниже галла, быстро одревесневают, утолщаются и резко отличаются белесоватым цветом и размерами от верхних - зеленых и более тонких. В одном галле бывает 3-18, в среднем $7,4 \pm 2,4$ конических однокammerных шишечек, сидящих мутовкой на утолщении одревесневшего побега. Шишечки покрыты множеством плотно прилегающих, серебристо-белых чешуек. В конце октября - ноябре с наступлением дождливого периода и похолодания свободная часть пленчатых чешуек отстает от шишечек, маскируя их, и галлы превращаются в лохматые шары диаметром 13-15 мм. Зимовавшие в состоянии диапаузы взрослые личинки окукливаются в них в марте.

Лёт имаго и откладка яиц у *Asiodiplosis stackelbergi* происходят в конце сентября - начале октября (рис.10). Одна самка откладывает 180-240 яиц в зимующие почки ассимиляционных, реже генеративных и ростовых побегов на одревесневших тонких веточках. Личинки отрождаются во второй декаде мая и развиваются без эстива-

ции. Под их влиянием формируются сложные галлы, чаще располагающиеся цепочкой по 4-5 штук. Размеры развитых галлов 9-11 мм. Они состоят из 5-13, в среднем 9,3±3,0 однокамерных шишечек, сидящих мутовкой на утолщении побега и покрытых тончайшими белыми волосками, скрывающими шишечки. Шишечка довольно сложно устроена: личиночную камеру кроют не менее 12 острых жестких чешуй, есть еще не менее 6 наружных мясистых чешуй. Личинки окукливаются в галлах во второй половине сентября - начале октября.

Численность галлов *Naloxylorhaga* sp. в илаково-разнотравно-однолетнесолянковой черносаксаульнике достигает 5 экз/модельную ветвь с площадью сечения 1 см² (165 тыс. экз/га), в илаковом белосаксаульнике - 2 (13,4), а *Asiodiplosis stackelbergi* - в черносаксаульнике - 4-5 экз/модельную ветвь (130-160 тыс. экз/га).

Ряд видов галлиц рода *Asiodiplosis* развивается, вероятно, в двух поколениях в году. Так, для *A. festinans* Б.М. Мамалз (1975) указывает на наличие весенних и зимующих галлов.

Одним из самых многочисленных видов рода *Centarina* в Каракумах является галлица *C. psammophila*, развивающаяся в цветках и завязи песчаной акации *Ammodendron conollyi*. Самки *C. psammophila* имеют довольно длинный и тонкий телескопический яйцеклад, заметно склеротизированный в апикальной части. Яйца откладывают во второй и третьей декадах апреля в нераскрывшиеся бутоны, располагая их большими порциями вблизи завязи. Пораженные бутоны отличаются увеличенными размерами и не раскрываются в течение всего периода питания отродившихся вскоре личинок. Развитие личинок продолжается до первой декады мая, когда у песчаной акации формируются мелкие зеленые плоды. Завязь при этом разрастается незначительно. В одной цветке бывает до 37 личинок, в среднем 12-14. Взрослые личинки прогрызают стенки бутона и уходят на окукливание в песок, часто перемещаясь на значительные расстояния (до нескольких метров). Передвигаются по поверхности песка преимущественно с помощью прыжков, резко сокращая мускулатуру тела. В лабораторных условиях с песчаной поверхности личинки свободно подпрыгивали на высоту до 2 см. В песке на глубине до 3-4 см, а возможно и более, личинки плетут белый кокон, где впадают в диапаузу, окукливаясь весной следующего года. Интересно отметить, что в лабораторных условиях часть личинок окукливалась вскоре после изготовления коконов, а лёт комариков происходил при этом во второй половине мая. Куколки

перед вылетом комариков разрывают кокон с помощью зубьевидных отростков на переднем конце тела. У куколок *C. prashnophila* отростков две пары, они широко расставлены и сильно склеротизированы. Наружные отростки крупнее внутренних. Освободившись от кокона, куколки поднимаются вверх. Большую роль в перемещении в толще песка у них играют ряды склеротизированных шипиков на брюшных тергитах. В раздвигании частиц почвы существенное значение имеют, вероятно, и зубьевидные отростки. В Репетекском заповеднике в конце апреля 1975 г. степень поражения цветков *A. sonchifolia* личинками *C. prashnophila* составила в барханных песках 8, в барханно-бугристых - 20-23 % (Каплин, 1979 а).

Пустынные галлицы трибы *Asphondylini* исследованы очень слабо. Большая часть описанных видов связана с генеративными органами и однолетними травами.

Сопреженный эколого-морфологический анализ различных стадий онтогенеза детально исследованных галлиц позволяет сгруппировать их в две жизненные формы фитофильных эндобионтов и одну - фитофильных гетеробионтов.

К первой из них относятся галлицы, самки которых имеют вкладывающийся в анальный сегмент брюшка яйцеклад с хорошо развитой вентральной лопастью и склеротизированной иглой. Они откладывают яйца в ткани развитых побегов, вызывая образование разнообразных одно- или многокамерных вздутий, без коренных перестроек в строении побегов. Коготки лапок самок, имеющих большое значение в фиксации туловища при откладке яиц, с зубцом и слабо развитым эмподием. Личинки со слабо скульптурированными покровами полностью погружены в ткани галла. Жизненные циклы у обитателей древесины, как правило, моно-, а зеленых побегов - поливольтинные. Зимуют взрослые личинки. Эстивация не выражена. Наиболее характерны для этой жизненной формы галлицы рода *Stephaniola*, в частности *S. gigas*, *S. similata* и др.

К следующей жизненной форме фитофильных эндобионтов мы относим галлиц, самки которых имеют телескопический, незначительно склеротизированный и довольно массивный яйцеклад (длина в 4-8 раз больше ширины) с сильно редуцированными пластинами, и откладывают яйца в нетронувшиеся в рост почки вегетативных побегов, реже в зачаточные цветки. Под влиянием отродившихся личинок происходит полная деформация почек и образование сидячих галлов, состоящих

из одной или множества чешуйчатых или сплошных однокамерных шишек, покрытых ворсинками, листиками. Коготки лапок самок простые, с хорошо развитым эмподием. Слабоскульптурованные личинки не полностью погружены в ткани галлов. К концу их онтогенеза одревесневают лишь нижняя и боковая части куколочной камеры, закрытой сверху плотно смыкающимися чешуйками или ворсинками. Куколки без сверлильного аппарата, передняя часть их тела конусовидная. Она поднимается вверх, раздвигая чешуи. Связь преимущественно с зимующими, реже не имеющими периода покоя паузными почками, трогающимися в рост один раз в году, определяет, как правило, моновольтинные жизненные циклы этой группы галлиц с летне-зимней диапаузой яиц (*Haloxylorhaga salsolicola*) или зимней диапаузой яиц (*Asiodiplosis stackelbergi*) и взрослых личинок (*Haloxylorhaga* sp.), реже эстивацией личинок младших возрастов и зимней диапаузой взрослых личинок. Для этой жизненной формы галлиц наиболее типичны виды родов *Haloxylorhaga*, *Asiodiplosis*.

К последней жизненной форме относятся галлицы, самки которых имеют длинный (более половины длины тела) и тонкий телескопический, сильно склеротизованный яйцеклад с шиловидно-заостренным концом и откладывают яйца в нераскрывшиеся бутоны. Коготки лапок самок простые, серповидные, с хорошо развитым эмподием. Сильно-скульптурованные личинки, закончив питание, пробивают стенки закрытого и не изменившегося коренным образом цветка и уходя на окукливание в почву. Куколки со склеротизованными зубьевидными выростами на переднем конце тела и рядами шипиков на брюшных тергитах, с помощью которых они разрывают куколочные коконы и передвигаются в почве. В связи с короткой продолжительностью цветения большинства пустынных растений жизненные циклы, как правило, моновольтинные с летне-зимней диапаузой взрослых личинок в почве. Наиболее характерны для этой жизненной формы галл цы рода *Contarinia*. Имаго всех трех жизненных форм относится к парусному типу (Мамаев, 1958).

Таким образом, фауна галлиц Каракумов, личинки которых развиваются в живых тканях растений, в настоящее время включает 48 видов из 12 родов и 4 триб подсем. *Cecidomyiinae*. Основу фауны составляют представители, по-видимому, сахаро-гобийских родов *Asiodiplosis*, *Haloxylorhaga* и практически всесветного рода *Stephaniola*, отдающие явное предпочтение деревьям и кустарникам сем. маревых.

Обладая внекишечным пищеварением, личинки галлиц не могут развиваться в сухих тканях. Существование за счет жидкой пищи определяют их очень тесные связи с биохимическими особенностями заселяемых растений и весьма узкую пищевую специализацию. Среди галлиц Каракумов резко доминируют монофаги и узкие олигофаги. Узость пищевой специализации отдельных видов галлиц в свою очередь ограничивает их распространение. Фауна галлиц Каракумов отличается необычайно высоким видовым эндемизмом. Туранских видов здесь почти 85 %, из них около 3/7 не обнаружены за пределами Южного Турана. На долю ирано-туранских и турано-гобийских форм приходится по 4-10 % фауны.

Трофические связи галлиц Каракумов, как и других обитателей растительных тканей, в общих чертах отражают основные направления их эволюции (Родендорф, 1946; Мбшп, 1961; Слепян, 1961; Мамаев, 1968). Первичная среда жизни личинок галлиц, одного из наиболее специализированных семейств древнего подотряда длинноусых двукрылых, — влажная подстилка и мочва, сильно разложившаяся древесина, пронизанные мицелием грибов, которыми они питались. Со временем личинки галлиц перешли к обитанию в живых тканях растений. При этом, вначале, по-видимому, осваивались многолетние органы деревьев и кустарников, поврежденные стволы и ветви, ростовые побеги и т.д. Вероятно, не случайно развитие в живых одревесневших тканях весьма характерно для личинок многих сравнительно примитивных семейства фитофагов видов галлиц из триб *Oligotrophini* и *Lasiopterini*. В дальнейшем происходило заселение недревесневших органов растений: зеленых побегов, листьев, цветков и плодов деревьев и кустарников, а затем трав. Во всех трибах с ними чаще связаны наиболее специализированные виды, общая доля которых в среднем возрастает от довольно древней трибы *Oligotrophini* к самой молодой *Azrophidylini*.

Прогрессивному освоению ветвей, стеблей, развитых зеленых побегов и т.п. способствовало обособление у самок галлиц вкладывающегося в анальный сегмент яйцевода с мясистой вентральной долей и сильно склеротизованной дорсальной иглой, приспособленного для откладки яиц внутрь тканей. С откладкой яиц в трещины коры, почки, пазухи листьев, цветки и т.п. связано формирование телескопического яйцевода-дуна с сильно редуцированными пластинами. При этом специализированный, длинный и сильно склеротизованный телескопиче-

ский яйцеклад свойствен самкам, поражающим бутоны, зеленые плоды, по-видимому, посредством прокалывания их стенок. Вероятно, он берет начало от аналогичного, но более массивного и слабее склеротизованного яйцеклада галлиц, откладывающих яйца в трещины коры, пазух листьев, почки. Массовому заселению галлицами генеративных органов, по-видимому, предшествовало освоение ими прежде всего почек. Подобная специализация в способах откладки яиц и строении яйцеклада явилась основной причиной специализации в поражении определенных органов растений. Так, галлицы с вкладываемым яйцекладом не приспособлены откладывать яйца в почки и цветки, а с игловидным телескопическим — внутрь ветвей и развитых зеленых побегов. Яйцеклад-щуп особенно характерен для многих галлиц триб *Cecidomyiini* и *Azphondyliini*, а вкладываемый — для трибы *Lasiopterini* (*Stephaniola*, *Baldratia*, *Aridofavilla* и др.). Личинки галлиц с вкладываемым в анальный сегмент яйцекладом, питаются в тканях дифференцированных органов, нарушают нормальное функционирование вторичной меристемы, или камбия и вызывают образование галлов-вздутий. Личинки галлиц с телескопическим яйцекладом-щупом при развитии в почках, зачаточных цветках, на концах побегов, способствуют изменению деятельности первичной верхушечной меристемы, что приводит к полному видоизменению пораженного органа, в строении которого часто проявляются архаичные черты. Так, пораженные почки ветвятся более интенсивно, чем нормальные; галлы, формирующиеся на почках зеленых побегов саксаула с рудиментарными листьями или без них, имеют развитые листья в виде чешуек; из зачаточных цветков, пораженных на ранних стадиях роста, формируются галлы, сходные по строению с образующимися из почек вегетативных побегов, что свидетельствует в пользу гипотезы неотенического происхождения цветка от побега (Arbat, 1937; Тахтаджян, 1970).

В Каракумах с древесиной тонких ветвей связаны 11 %, с развитыми зелеными побегами деревьев и кустарников — 48, со стеблями трав — 4, с почками, реже конусами нарастания побегов древесных растений — 29, с цветками и плодами — 8 % выявленных видов галлиц.

Длительность развития личинок галлиц в живых органах растений, вследствие внекишечного пищеварения больше связана с питательностью клеточного сока, чем с твердостью тканей. Сравнительно короткие сроки питания свойственны личинкам, обитающим в недревеснев-

шт. фотосинтезирующих побегах, стеблях, листьях, формирующихся из почек зеленых галлах, вероятно, за счет обилия в них пластических веществ, и в высокопитательных генеративных органах. Быстрому развитию личинок галлиц в цветках, по-видимому, способствует также наличие в них сахаристых выделений, или нектара. Медленнее растут личинки в одревесневших тканях, образующихся из почек беловатых галлов с ослабленной функцией фотосинтеза или при его отсутствии. На саксауле в галлах с белыми пленчатыми чешуйками (*Naloxylorhaga* sp.) и в древесине (*Stephaniola deformans*) питание личинок длится до 6-7 месяцев, а в вегетативных побегах (*Stephaniola similata*) и в зеленых чешуйчатых галлах (*Asiodiplosis vernalis*) — около 2-3 месяцев; в бутонах песчаной акации (*Contarinia psammophila*) — до I меслца. Среди галлиц в целом, по-видимому, отсутствуют виды, развивающиеся более года. В Каракумах на долю моновольтинных форм приходится 60 %, а поливольтинных — около 40 % их фауны. Одно поколение свойственно галлицам, поражающим древесину ветвей, зимующие, реже, не имеющие периода покоя почки деревьев и кустарников, трещающиеся в рост один раз в году, стебли трав, генеративные органы, вследствие небольшой продолжительности цветения и плодоношения большинства пустынных растений. Поливольтинные виды, дающие по трех поколений в год, связаны с зелеными побегами деревьев и кустарников, не прекращающими рост и развитие в течение большей части длительнейшего периода вегетации (*Stephaniola*, *Isosandalum*) или с завязью древесных растений со значительными сроками цветения (*Dasyneura* на *Tamarix*).

Очевидно, что в условиях климата со слабо выраженными сезонами, почти непрерывным вегетированием и цветением растений для галлиц, обитающих в живой древесине деревьев и кустарников, были первичны непрерывные моно- и бивольтинные циклы, а в их листьях, зеленых побегах и генеративных органах — поливольтинные циклы онтогенеза. В процессе эволюции с увеличением сезонных климатических различий, сокращением сроков вегетации и цветения растений, роста и развития поражаемых органов у галлиц происходило формирование приспособлений к переживанию неблагоприятного периода года в состоянии диапаузы и возрастание доли моновольтинных форм.

У пустынных галлиц широкое распространение получила диапауза на стадии личинки и отчасти яйца при ее отсутствии у кукол: и имаго. Имагинальная диапауза ввиду крайней непродолжительности жизни

комариков и сведения их функций к расселению и размножению галлицам, п.-видимому, вообще не свойственна. Их самки спорождаются с созревшими половыми продуктами и, не питаясь, приступают к откладке яиц практически при любых погодных условиях. Эмбриональная диапауза у галлиц-фитофагов, несомненно, моложе личиночной. Она тесно связана с их переходом от внутритканевого способа откладки яиц к открытому, послужившему толчком к формированию яйцевых оболочек с более высокими защитными свойствами.

Весь цикл развития подавляющего большинства галлиц древесно-кустарниковой растительности Каракумов протекает в ее тканях. Лишь личинки *Contarinia*, питающиеся в цветках бобовых, и, возможно, *Dasyneura*, связанные с завязью *Tamarix*, окукливаются в почве.

Для поливольтинных видов, поражающих зеленые побеги древесных растений, характерно отсутствие эстивации при наличии у них зимней диапаузы взрослых личинок последнего поколения. Сходный цикл онтогенеза наблюдается и у ряда моновольтинных обитателей ростовых побегов и ветвей. Эти циклы наиболее близки к перлычным. Однако диапауза взрослых личинок у полициклических видов, связанных с ассимиляционными и генеративными побегами, несет на себе уже явные черты специализации. Она обусловлена как похолоданием, так и неустойчивостью кормовой базы вследствие осеннего усыхания одулетних побегов.

Более разнообразные моновольтинные циклы свойственны галлицам, поражающим почки деревьев и кустарников. У видов, развивающихся в зимующих почках зеленых побегов, трогающихся в рост один раз в году, имеет место летне-зимняя (*Haloxylorhaga salsolicola*, *Asiodiplosis vernalis*), реже - зимняя (*Asiodiplosis stackelbergi*) диапауза яиц, а в не имеющих периода покоя почках, закладывающихся весной в нижних узлах ростовых побегов - зимняя диапауза взрослых личинок (*Haloxylorhaga* sp.). Своеобразный цикл выработался у галлицы *Haloxylorhaga inornata*, связанной с зачаточными цветками саксаула. Начавшие питание в период бутонизации и цветения саксаула личинки *H. inornata* младшего возраста впадают в эстивацию, сроки которой в значительной мере совпадают с перерывом между цветением и плодоношением этого кустарника. С осенним вступлением саксаула в фазу плодоношения личинки становятся активными, сравнительно быстро достигают взрослого состояния и уходят в зимнюю диапаузу, окукливаясь в галлах ранней весной.

У моновольтинных обитателей цветков древесных растений с коротким периодом цветения весной и в начале лета наблюдалась летне-зимняя, а у полициклических форм на длительноцветущих кустарниках — зимняя диапауза взрослых личинок в почве.

КОМПЛЕКСЫ ЧЛЕНИСТОНОГИХ В ДРЕВЕСИНЕ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ

В Восточных Каракумах нами исследованы комплексы ксилобионтов, доминирующих в растительном покрове деревьев и кустарников: песчаной акации, кандымов, хвойника шишконосного, саксаулов и др., распространенных в подвижных и закрепленных песках.

Песчаная акация (*Ammodendron conollyi*). Типичное дерево с небольшими листьями и очень плотной, медленно разлагающейся древесиной. Высота до 5-7 м, диаметр ствола до 20-25 см. В генеративную фазу вступает в возрасте 7-8 лет. В Каракумах цветет во второй половине апреля — начале мая, плодоносит в мае-июне. Живет чаще до 30-35, реже до 55-60 лет (Михельсон, 1955; Нечаева, Василевская, Антонова, 1973). Эндемик песчаных пустынь Южного Турана. Оптимальные условия обитания складываются в барханных и барханно-бугристых песках. Исследование членистоногих, обитающих в древесине песчаной акации, проводилось в Репетекском заповеднике в уркачиселиновых кандымниках на барханно-мелкобугристых песках, где средняя численность вегетирующих особей *A. conollyi* составляла 144, сухих — 7 экз/га при сомкнутости крон 1,3%. В возрастном спектре ценопопуляций преобладали молодые генеративные особи (рис.2).

В древесине песчаной акации в уркачиселиновых кандымниках выявлено 12-15 видов членистоногих, преимущественно насекомых. В стволах и ветвях *A. conollyi* преобладают личинки туранских видов златок *Asmaederella repetekensis*, *Chrysobothris deserticola* и, по-видимому, юнготуранских *C. jakovlevi*, *Xantheremia* sp., питающиеся исключительно сухой корой и древесиной в первые годы после отмирания. *A. repetekensis* и *C. deserticola* в восточной части ареала, где отсутствует *A. conollyi*, развиваются на турано-гобийском виде акации *Ammodendron bifolium* (Сейтова, 1974). В толще коры развиваются личинки младших и средних возрастов указанных видов.

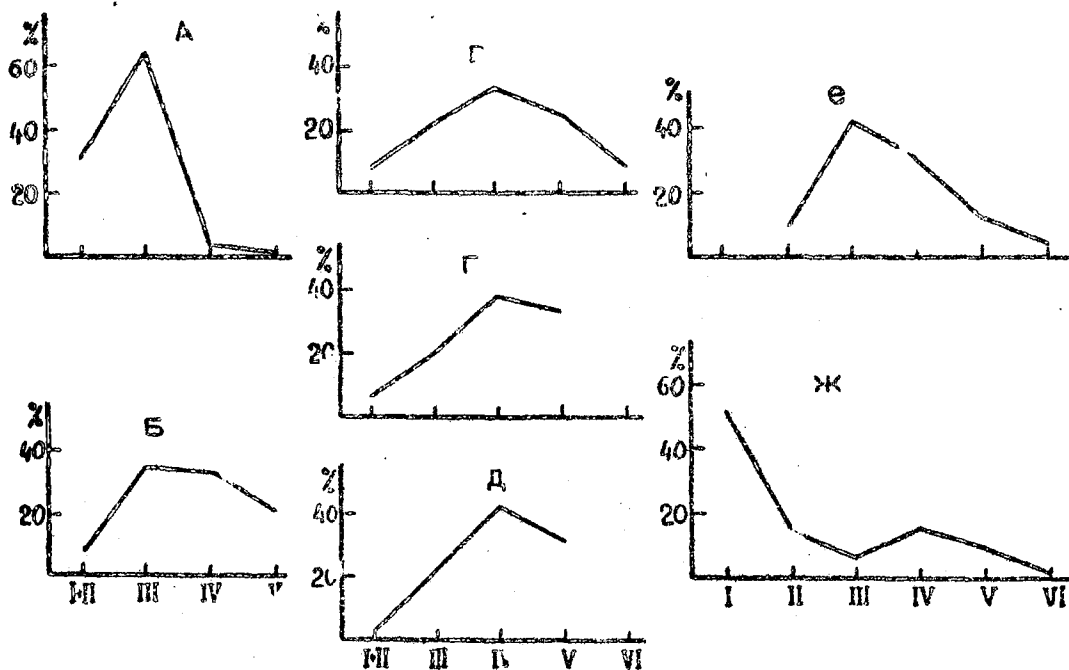


Рис.2.

Возрастные спектры ценопопуляций *Ammodendron conollyi* (А), *Calligonum carut-medusae* (Б) в уркачиселиновых кандыльниках; *Calligonum rubescens* (Г), *Calligonum setosum* (д), *Ephedra strobilacea* (Д) и *Haloxylon persicum* (Е) в илаковых белосаксаульниках; *Haloxylon aphyllum* (Ж) в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках Вос очных Каракумов. I - имматурные; II - молодые вегетативные; III - молодые генеративные; IV - средневозрастные генеративные; V - старые генеративные; VI - старые вегетативные особи.

Цикл онтогенеза *A. heretakensis*, *C. deserticola* и *C. jakovlevi* двухлетний, с зимней диапаузой незакончивших питание личинок (рис. 9 Б). В Каракумах личинки этих златок после дополнительного питания окукливаются в апреле-мае, а лёт жуков и откладка яиц происходят в конце мая - июне, в период плодоношения кормовых растений. В прикорневой части стволов и в корнях взрослых растений доминируют гусеницы древоточцев *Holcocerus* sp., являющиеся единственным фитоксифагом или потребителем живых древ зиги *A. conollyi*. Цикл онтогенеза трёхлетний с зимней диапаузой средневозрастных и взрослых личинок, лёт бабочек и откладка яиц во второй половине мая. Личин-

ки златок в надземных органах акации обнаружены, начиная с иматурного и виргинильного состояний, а гусеницы *Holcocerigus* sp. в корнях и прилегающей части стволов — лишь с средневозрастного генеративного. По-видимому, это обусловлено тем, что для крупных гусениц *Holcocerigus* sp., живущих большими группами в центральной части корней и имеющих многолетний цикл развития, молодые растения с тонкими стволами и корнями не могут обеспечить достаточного количества корма. Гусеницы *Holcocerigus* sp., заселяя деревца *A. conollyi*, вызывают их сравнительно быстрое усыхание и тем самым создают благоприятные условия для развития в сухих ветвях личинок златок. В среднем в комплексах ксилобионтов *A. conollyi* на биомассу гусениц приходится 71,7, а личинок златок 26,4 (табл. I7). В надземных органах взрослых растений изредка встречаются личинки рогахвостов, также трофически связанные с сухой древесиной, и облигатные хищники — личинки и имаго пестряков (*Cleridae*). Под отслаивающейся корой сухих акаций обычны щетинохвостки-сапрофиты *Stenoclerisma chaucitanicum*. Там же в большом количестве зимуют имаго кандымового листопада *Myctiphantus hirtus nocturnus*. В отмершей коре старых растений встречены личинки долгоносиков. Цикл онтогенеза однолетний. В естественных условиях отрождение жуков наблюдалось в первой половине мая. Внутри корней с ходами, проделанными гусеницами *Holcocerigus* sp., поселяются термиты *Amitermes rhizophagus*, питающиеся отмершей плотной и сильно разложившейся древесиной, пораженной грибами, муравьи *Crematogaster subdentata*. С сильно разложившимися тканями коры и древесины корней трофически связаны личинки пыльцеедов и хрущей *Pentodon* sp.

В процессе онтогенеза *A. conollyi* численность ксилобионтов увеличивается от 1 экз/дерево у иматурных и виргинильных до 70-110 — у старых генеративных и отмирающих особей, а их биомасса соответственно от 8 мг/дерево до 5-10 г/дерево в живом состоянии. В подземной сфере большая часть членистоногих сосредоточена в главном корне, а надземные органы полностью заселены ими. В ветвях и стволах иматурных и виргинильных особей наибольшее количество обитателей коры и древесины отмечено в горизонте 0-1 м, молодых и средневозрастных генеративных — 1-2 м, старых генеративных — 3-4 м, сухих — 2-3 м (рис. 3). У средневозрастных и старых особей дополнительный максимум численности наблюдается в нижнем метровом слое за счет гусениц *Holcocerigus* sp. В среднем для ценопопуляции *A. conollyi* максимум численности ксилобионтов приходится на гори-

Таблица 17

Численность и живая биомасса членистоногих животных, обитающих в древесине *Ammodendron conollyi* в уркахиселиновых каньонниках на баркано-мелнобугристых песках (данные учетов 23-27 марта 1979 г. на 20 деревьях)

Членистоногие	Подземная часть, 0-1 м				Надземная часть							
	0-1 м		1-2 м		0-1 м		1-2 м		био-масса			
	численность		биомасса		численность		био-масса		численность		био-масса	
	экз/дерево	экз/га	г/га	%	экз/дерево	экз/га	г/га	экз/дерево	экз/га	г/га	био-масса	
Isoptera												
<i>Amitermes rhizophagus</i>	0,1	6,0	0,1	0,1	-	-	-	-	-	-	-	
Coleoptera												
Scarabaeidae												
<i>Pentodon sp.</i> , 1	0,1	1,0	1,0	3,0	-	-	-	-	-	-	-	
Cleridae, 1, 1	-	-	-	-	-	-	-	0,1	0,4	0,1	-	
Buprestidae, 1												
<i>Asmaeoderella repetekensis</i>	-	-	-	-	1,0	149,6	1,2	2,1	302,7	2,4	-	
<i>Chrysobothris deserticola</i>	-	-	-	-	0,4	52,8	4,1	0,2	25,0	1,9	-	
<i>C. jakovlevi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Curculionidae, 1	0,1	1,6	0,1	0,3	-	-	-	-	-	-	-	
Lepidoptera, 1												
<i>Holcocerus sp.</i>	0,9	133,0	32,2	96,7	0,5	74,4	18,0	-	-	-	-	
Hymenoptera												
Siricidae, 1, 1	-	-	-	-	-	-	-	0,1	1,0	0,1	-	
Итого	1,0	141,6	33,3	100	1,9	276,8	23,3	2,4	329,1	4,3	-	

Членистоногие	Надземная часть											
	2-3 м			3-4 м			4-5 м			5-6 м		
	численность		био- масса	численность		био- масса	численность		био- масса	числен- ность		био- масса
	экз/ дере- во	экз/ га	г/га	экз/ дере- во	экз/ га	г/га	экз/ дере- во	экз/ га	г/га	экз/ дере- во	экз/ га	г/га
Isoptera <i>Amitermes rhizophagus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Coleoptera												
Scarabaeidae												
<i>Pentodon sp.</i> , 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cleridae, 1, 1	0,1	0,1	0,6	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-
Buprestidae, 1												
<i>Acmaeoderella repetekensis</i>	3,7	378,4	3,0	17,4	244,0	2,0	1,1	15,6	0,1	0,1	1,0	0,1
<i>Chrysobothris deserticola</i>	0,1	7,6	0,3	0,1	0,6	0,1	-	-	-	-	-	-
<i>C. jakovlevi</i>	0,2	21,0	1,6	1,6	21,0	1,6	-	-	-	-	-	-
Curculionidae, 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lepidoptera, 1												
<i>Dolicoeerus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hymenoptera												
Siricidae, 1, 1	0,1	6,6	0,1	1,5	21,0	0,2	-	-	-	-	-	-
Итого.	4,1	414,2	5,2	19,0	286,6	3,8	1,1	15,6	0,1	0,1	1,0	0,1

Членистоногие	Надземная часть				Всег			
	Итого							
	численность		биомасса		численность		биомасса	
	экз/ дерево	экз/га	г/га	%	экз/ дерево	экз/га	г/га	%
<i>Isoptera</i>								
<i>Amitermes rhizophagus</i>	-	-	-	-	0,1	6,0	0,1	0,1
<i>Coleoptera</i>								
<i>Scarabaeidae</i>								
<i>Pentodon sp.</i> , 1	-	-	-	-	0,1	1,0	1,0	1,4
<i>Cleridae</i> , 1, 1	0,1	1,0	0,1	0,1	0,1	1,0	0,1	0,1
<i>Buprestidae</i> , 1								
<i>Asmaeoderella repetekensis</i>	7,6	1091,3	8,7	23,7	7,6	1091,3	8,7	12,4
<i>Chrysobothris deserticola</i>	0,6	86,0	6,6	18,0	0,6	86,0	6,6	9,4
<i>C. jakovlevi</i>	0,3	42,0	3,2	8,7	0,3	42,0	3,2	4,6
<i>Curculionidae</i> , 1	-	-	-	-	0,1	1,6	0,1	0,1
<i>Lepidoptera</i> , 1								
<i>Holeocerus sp.</i>	0,5	74,4	18,0	49,0	1,4	207,4	50,2	71,7
<i>Siricidae</i> , 1, 1	0,2	28,6	0,2	0,5	0,2	28,6	0,2	0,3
Итого	9,2	1323,3	36,7	100	10,2	1464,9	70,0	100

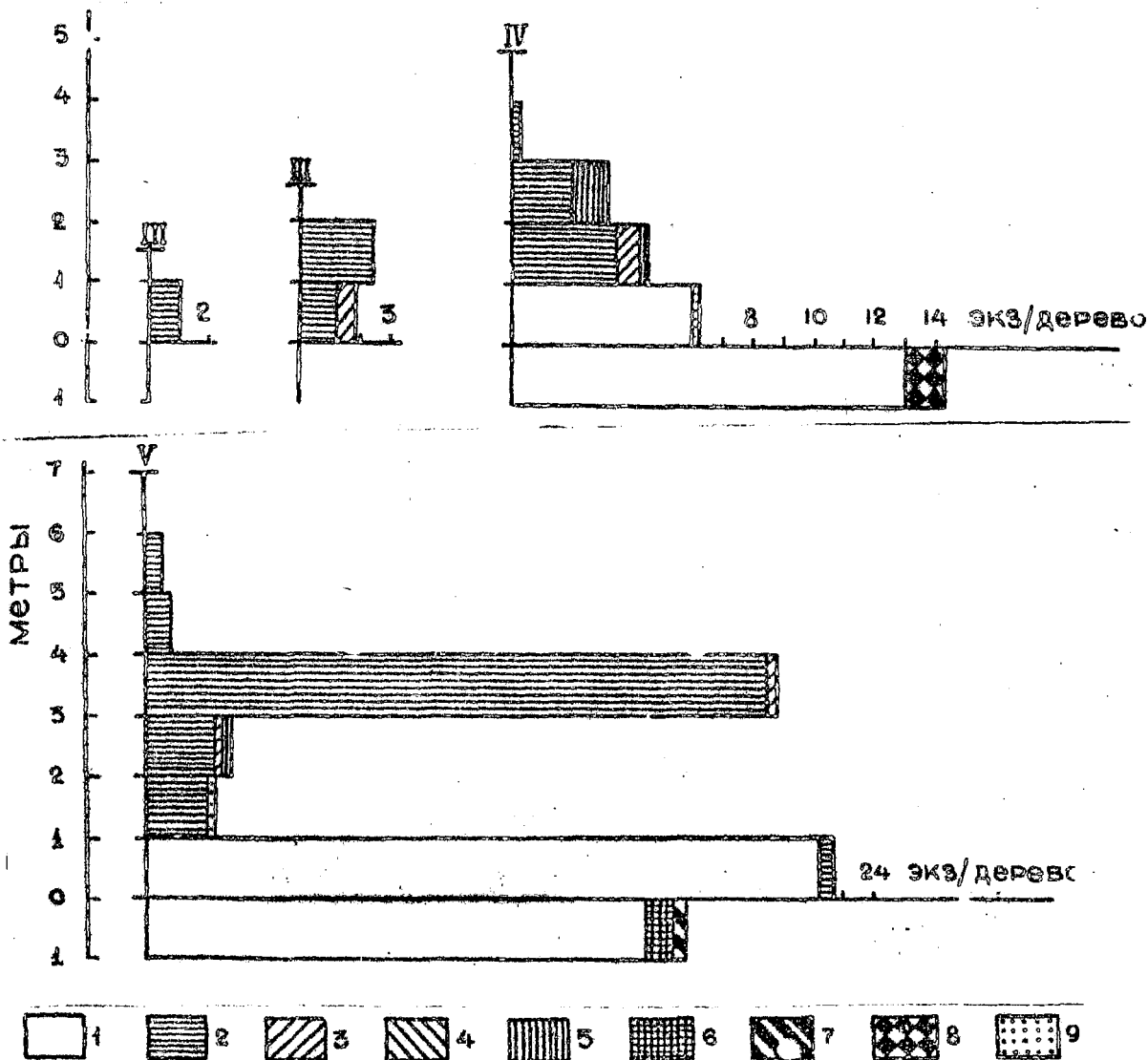
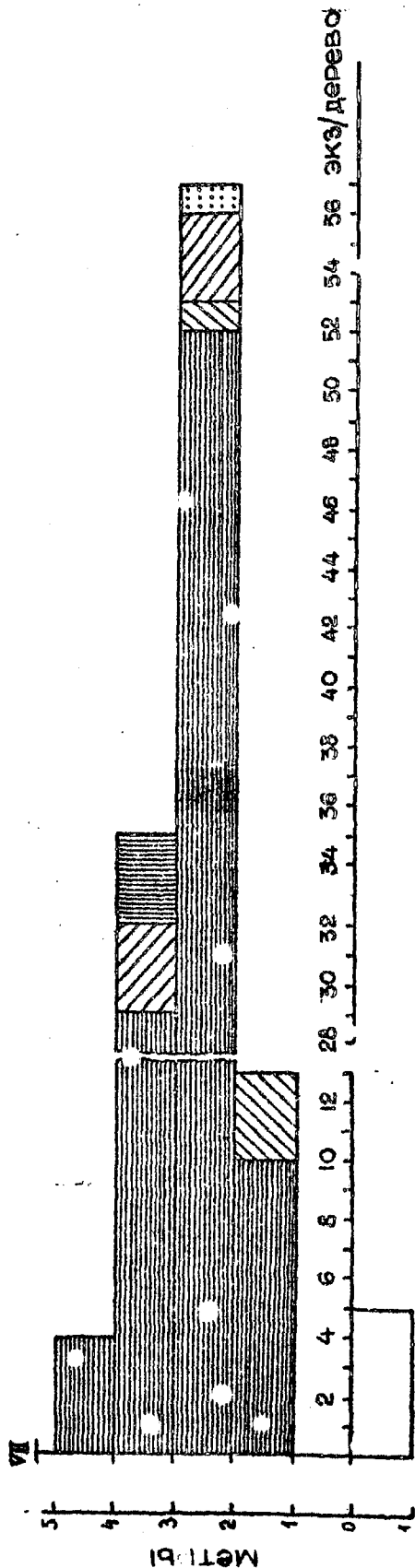


Рис.3.

Численность и вертикальное распределение членистоногих животных, обитающих в древесине *Amphodendron conollyi* в уркачиселиновых кандымниках. I - гусеницы *Poliosesagus* sp., 2 - личинки *Asmaeoderella geretakens's*, 3 - личинки *Chrysobothris conserticola*, 4 - личинки *Chrysobothris jakovlevi*, 5 - личинки *Siricidae*, 6 - личинки *Cuculionidae*, 7 - личинки *Pentodon* sp., 8 - термиты *Amitermes rhizophagus*, 9 - личинки *Cleridae*. Остальные обозначения, как на рис.2.



зонт 3-4 м, а биомассы - 0-1 и 2-3 м. Суммарная численность членистоногих в древесине песчаной акации составляет в среднем 10,2 экз/стволо (1465 экз/га), а их биомасса - 0,2 г/стволо (70 г/га) в живом состоянии. При этом масса ксилобионтов в надземных органах немного выше, чем в корнях, и их соотношение равно 1:0,9 (табл. 22). Однако ксилофаги воздействуют на корни акации более интенсивно, чем на стволы и ветви, несмотря на меньшие значения их биомассы в первом случае. Последнее обусловлено прежде всего тем, что у *A. conollyi* надземная фитомасса значительно превышает подземную (Нечлева, Василевская, Антонова, 1973). В надземной части отношение биомассы ксилофагов в живом состоянии к массе абсолютно сухой древесины составляет 1 : 11890, а в подземной (верхний метровый слой) - 1 : 5170. В среднем это отношение у *A. conollyi* приближается к 1 : 8700.

Таким образом, становление комплексов ксилобионтов у песчаной акации наблюдается в средневозрастном генеративном состоянии, когда в них представлены все основные компоненты, связанные с разными стадиями старения, отмирания и разложения древесины. По характеру онтогенеза в них имеются туган-

Рис. 3.

(продолжение)

ские и юнотуранские формы с трехлетним (*Holococcus* sp.), двухлетним (*A. repetekensis*, *C. deserticola*, *C. jakovlevi*) и однолетним (долгоносики, пыльцееды) циклам. Развитие протекает без эстивации, с зимней диапаузой преимущественно незакончивших питание и реже взрослых личинок. Нет имаго и откладка яиц у большинства видов приурочены к фазе цветения и плодоношения кормового растения. По составу доминирующих групп комплексы ксилобионтов акации относятся к бупрестидно-коссидному типу. У молодых растений членистоногие в корнях отсутствуют, а в надземных органах представлены исключительно личинками златок.

В процессе разрушения беспозвоночными коры и древесины *A. conollyi* выделяется ряд стадий. Сухую кору разрушают личинки златок младших и средних возрастов и личинки долгоносиков, живую древесину - гусеницы *Holococcus* sp., сухую древесину в первые годы после отмирания - личинки златок родов *Asmaeoderella*, *Kantheremia*, *Chrysobothris* и рогахвостов, разлагающуюся древесину, пораженную грибами - термиты *Amitermes rhizophagus*, влажную, сильно разложившуюся кору и древесину - личинки пыльцеедов и хрущей *Pentodon* sp. Среди хищников, участие которых в комплексах крайне незначительно, преобладают личинки и жуки *Cleridae*.

Общая биомасса ксилобионтов песчаной акации в Восточных Каракумах достигает небольших величин (менее 100 г/га в живом состоянии) и составляет около 0,01 % запасов сухой древесины.

Кандымы (*Calligonum*). В настоящее время род *Calligonum*, весьма характерный для Сахаро-Гобийской пустынной области (Лавренко, 1962), включает 27 видов, объединенных в 4 секции (Мусаев, Сосков, 1977). В Восточных Каракумах нами проведено исследование комплексов ксилобионтов *Calligonum arborescens*, *C. caput-medusae*, *C. rubescens* (секция *Medusa*) и *C. setosum* (секция *Calligonum*). *C. arborescens* и *C. caput-medusae* относятся к крупным (2-3 м), а *C. rubescens* и *C. setosum* - к средним (0,8-1,5 м) безлистным кустарникам, ассимиляционную функцию у которых выполняют зеленые побеги. В генеративную фазу кандымы вступают в возрасте 4-7 лет, живут до 20-35 лет (Исчаева, Василевская, Антонова, 1973; Стешенко, 1977а). В Каракумах цветут с середины апреля до начала мая, плодоносят в мае - первой декаде июня (Е. Михельсон, 1955).

Исследование членистоногих, обитающих в древесине *C. arborescens*, проводилось в эркекселиновых кандымниках на барханных пес-

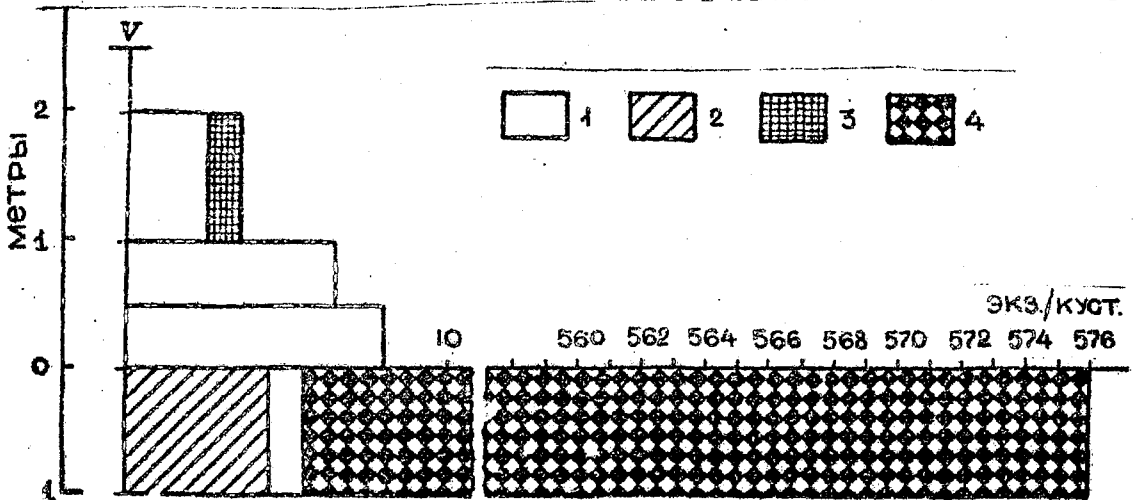
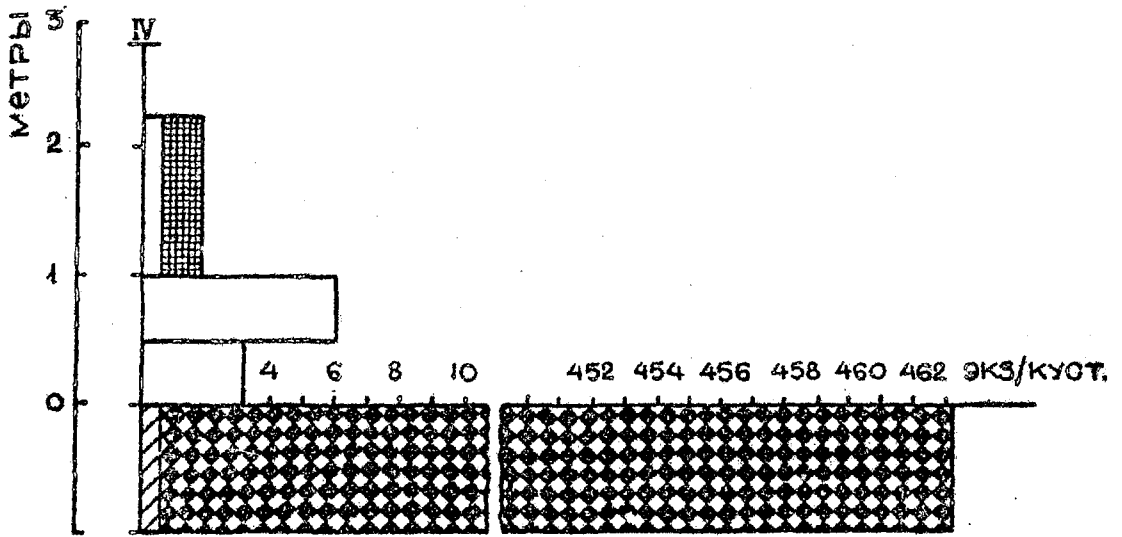
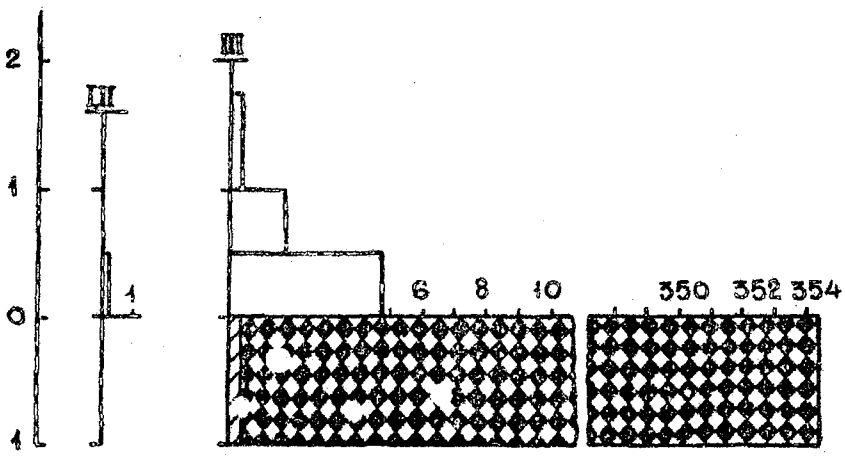
ках, *C. carput-medusae* - в уркачиселиновы кандымниках на барх нно-мелкобугристых песках, *C. rubescens* и *C. setosum* - в илаковых бело-саксаульниках на мелкобугристых песках, где их численность составляет соответственно 56, 90, 65 и 39 экз/га при сомкнутости крон 4,7, 6,3, 1,9 и 0,6 %. В возрастных спектрах ценопопуляций *C. arborescens* и *C. carput-medusae* преобладали молодые генеративные, а *C. rubescens* и *C. setosum* - средневозрастные генеративные особи (рис.2).

Из 15 видов членистоногих, обнаруженных в древесине кандымов, в ветвях и корнях повсеместно преобладают личинки златок соответственно южнотуранского вида *Sphenoptera schneideri* и ирано-туранского *Carpodis excisa*, питающиеся живой древесиной и заселяющие кормовые растения с имматурного и виргинильного состояний (рис.4, 5). Развитие личинок *C. excisa* длится не менее трех лет, а *S. schneideri* - два года. У *C. excisa* зимуют в состоянии диапаузы имаго и личинки, а у *S. schneideri* - личинки, окукливающиеся в апреле-мае. Эстивация у этих златок отсутствует. Самки *C. excisa* откладывают яйца в мае, а *S. schneideri* - в июне - первой половине июля, что соответствует периоду плодоношения и вегетации после плодоношения кормовых растений (рис.9 Г). На биомассу личинок златок приходится 50-88 % массы ксилобионтов (табл.18, 19).

В живой коре взрослых кустов *C. carput-medusae* спорадически встречаются клещи сем. *Eriophyidae*, вызывающие образование галлов. Возбудителем этих галлов Ю.В.Синадский (1959б) ошибочно считал долгоносиков рода *Arion*, а К.О.Елюбаев (1972) - гусениц бабочек. На самом деле личинки *Arion* и гусеницы бабочек являются лишь инквилингами галлов *Eriophyidae*. Максимальная численность клещей наблюдалась в мае, в течение весны и лета они развиваются, по-видимому, в нескольких поколениях.

Живую кору средневозрастных и старых кустов *C. arborescens*, *C. carput-medusae* и *C. rubescens* грызут гусеницы выемчатокрылых молей *Stomopteryx* sp. Численность гусениц небольшая. В году, по-видимому, одно поколение. В даракумах перезимовавшие гусеницы окукливаются в середине апреля, а лёт бабочек происходит в первой декаде мая.

Поврежденные личинками златок и другими фитоксиллофагами ветви и корни начинают отмирать. В древесине свежесрезанных ветвей в течение одного года развиваются зимующие в состоянии диапаузы личинки южнотуранских каношонников *Enneadesmus sinadskyi*, *Chonopate*



deserti, *P.cum-chan*. Значительного обилия достигают в сухих ветвях: лишь отдельных старых кустов *Calligonum arborescens*, *C.caput-medusae*, *C.rubescens*. В Каракумах лет жуков и откладка яиц у *E.sinadskyi* - в апреле, *P.cum-chan* - в мае, а у *P.deserti* - в начале июня в период цветения и плодоношения кандымов.

В барханных и барханно-бугристых песках внутри корней *C.arborescens* и *C.caput-medusae* с ходами личинок *Carpodis excisa*, начиная с молодого генеративного состояния в большом количестве поселяются термиты *Amitermes rhizophagus*, трофически связанные с отмершей древесиной, и муравьи *Crematogaster subdentata*. Оптимальные условия обитания для термитов складываются в барханно-бугристых песках. В мелкобугристых песках в сравнительно плотной отмершей древесине корней средневозрастных и старых кустов *C.rubescens*, разрушаемой трутовиками, обычны личинки древоедов *Asiocnemis moravitzii*. Иными словами, потребители отмершей древесины корней, разрушаемой грибами, реагируют в первую очередь не на вид кандымов, а на условия их произрастания. На биомассу термитов в древесине *C.caput-medusae* в уркачиселиновых кандымниках приходится 45-50 %, а личинок древоедов в древесине *C.rubescens* в илаковых белосаксаульниках - около 10 % массы ксилобионтов (табл.18, 19). Влажной сильно разложившейся древесиной кандымов повсеместно питаются личинки хрущей *Pentodon* sp. В задернованных песках к ним присоединяются личинки южнотуранской узкотелки *Homomorpha velzovi*. Однако встречаются они сравнительно редко.

Участие хищников в комплексах ксилобионтов незначительно. Среди них характерны личинки ктырей (*Asilidae*), щелкунов *Cardiophorus* sp. На личинок элаток *S.schneideri* и капошонников *E.sinadskyi* охотятся личинки двух видов пестряков.

В процессе онтогенеза кандымов численность ксилобионтов увеличивается от 0,1-0,3 у виргинильных до 6-340 кз/куст у старых генеративных и отмирающих особей, а их биомасса - соответственно от

Рис.4. Численность и вертикальное распределение членистоногих животных, обитающих в древесине *Calligonum caput-medusae* в уркачиселиновых кандымниках. 1 - личинки *Sphenoptera schneideri*, 2 - личинки *Carpodis excisa*, 3 - личинки *Bostrychidae*, 4 - термиты *Amitermes rhizophagus*. Остальные обозначения как на рис.2.

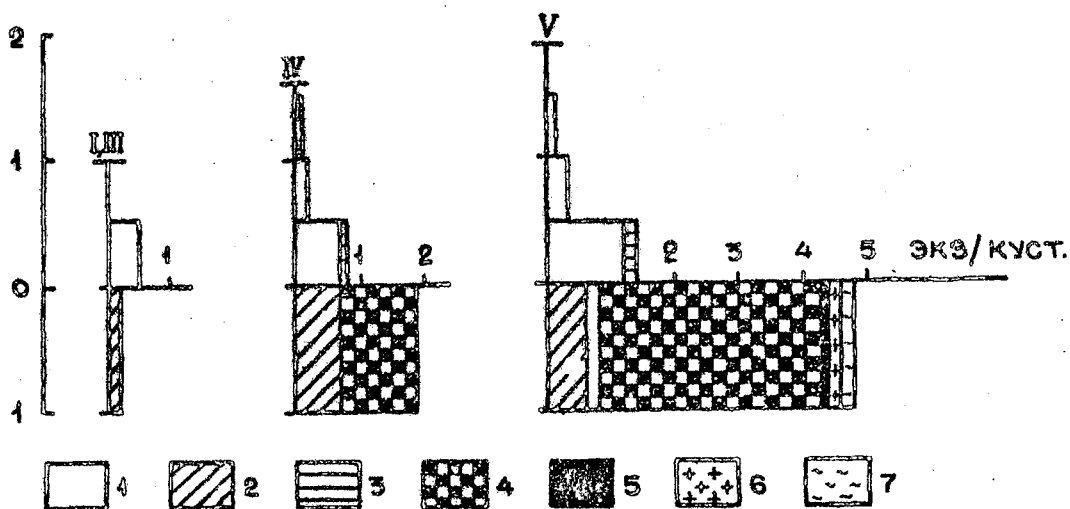


Рис.5.

Численность и вертикальное распределение членистоногих животных, обитающих в древесине *Calligonum rubescens* в илаковых белосаксаульниках. 1 - личинки *Sphenoptera schneideri*, 2 - личинки *Carpodis excisa*, 3 - гусеницы *Stomoxerux* sp., 4 - личинки *Asiocnemis moravitzii*, 5 - личинки *Homocidus venosus*, 6 - личинки *Cardiophorus variipennis*, 7 - личинки *Aphididae*. Остальные обозначения, как на рис.2.

0,1 до 0,4-4,5 г/куст в живом состоянии. Наименьшие показатели обилия ксилобионтов отмечены у *C.setosum*, наибольшие - у *C.carput-medusae*. В ветвях *C.arborescens* и *C.carput-medusae* членистоногие встречались до высоты 2 м, *C.rubescens* - 1,5 и *C.setosum* - 0,5 м. В ветвях иматурных, виргинильных, молодых и старых генеративных кустов *C.arborescens* и *C.carput-medusae* максимальное количество ксилобионтов сосредоточено в горизонте 0-50 см, а у средневозрастных генеративных - на высоте 50-100 см (рис.4, 5). В надземных органах кустов *C.rubescens* и *C.setosum* всех возрастных состояний максимум численности артропод отмечен соответственно в слое 0-50 и 0-20 см. В уркачиселиновых кандычниках суммарная численность ксилобионтов *C.carput-medusae* составляет 429 (38600) и в илаковых белосаксаульниках у *C.rubescens* - 3,5 (223),

Т а б л и ц а 18

Численность и живая биомасса членистоногих в древесине *Calligonum caprut-
medusae* в уркахиселиновых кандычниках на барханно-мелкобугристых песках
(данные учетов 21-22 марта 1979 г. на 26 кустах)

Членистоногие	Подземная часть				Надземная часть					
	0-1 м				0-0,5 м			0,5-1 м		
	численность		биомасса		численность		био- масса	численность		био- масса
	экз/ куст	экз/га	г/га	%	экз/ куст	экз/га	г/га	экз/ куст	экз/га	г/га
155 Isoptera <i>Amitermes rhizophagus</i>	408,4	36754	106,6	64,6	9,4	850	2,5	-	-	-
Coleoptera, 1										
<i>Bostrychidae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Buprestidae</i>										
<i>Capnodis excisa</i>	1,3	114	56,9	34,5	-	-	-	-	-	-
<i>Sphenoptera schneideri</i>	0,2	20	1,4	0,9	4,5	470	28,1	4,0	364	25,1
Итого	409,9	36888	164,9	100	13,9	1257	30,6	4,0	364	25,1

Членистоногие	Надземная часть							Всего			
	I-2 м			итого				численность		биомасса	
	численность	био- масса		численность	биомасса						
	экз/ куст	экз/ га	г/га	экз/ куст	экз/ га	г/га	%	экз/ куст	экз/га	г/га	%
<i>Isoptera</i>											
<i>Amitermes rhizophagus</i>	-	-	-	9,4	850	2,5	3,9	417,8	37604	109,1	47,8
<i>Coleoptera, 1</i>											
<i>Bostrychidae</i>	0,6	56	2,2	0,6	56	2,2	3,5	0,6	56	2,2	1,0
<i>Buprestidae</i>											
<i>Capnodis excisa</i>	-	-	-	-	-	-	-	1,3	114	56,9	24,9
<i>Sphenoptera schneideri</i>	0,9	78	5,1	9,4	849	58,6	92,6	9,6	869	60,0	26,3
Итого	1,5	134	7,6	19,4	1755	63,3	100	429,3	38643	228,2	100

Численность и живая биомасса членистоногих в древесине *Calligonum tubescens* в илаковых белосаксаульниках на мелкобугристых песках
(данные учетов 23-28 марта 1978 г. на 27 кустах)

Членистоногие	Подземная часть				Надземная часть					
	0-1 м				0-0,5 м			0,5-1 м		
	численность		биомасса		численность		био- масса	численность		био- масса
	экз/ куст	экз/га	г/га	%	экз/ куст	экз/га	г/га	экз/ куст	экз/ га	г/га
Coleoptera, 1										
Elate-idae										
Cardiophorus sp.	0,1	5	0,1	0,3	-	-	-	-	-	-
Eucnemidae										
<i>Asiocnemis moravitzii</i>	1,6	103	2,0	12,1	-	-	-	-	-	-
Brachystidae										
<i>Carphos excisa</i>	0,5	32	14,2	85,5	-	-	-	-	-	-
Sphenoptera schneideri	0,1	5	0,2	1,2	0,8	52	2,1	0,2	11	0,4
Oedemeridae										
<i>Homomorpha semenovi</i>	0,1	2	0,1	0,3	-	-	-	-	-	-
Итого	2,3	147	16,5	99,4	0,8	52	2,1	0,2	11	0,4
Lepidoptera, 1										
Gelechiidae										
<i>Stomopteryx</i> sp.	-	-	-	-	0,1	7	0,1	-	-	-
Diptera, 1										
Asilidae	0,1	2	0,1	0,6	-	-	-	-	-	-
Итого	2,4	149	16,6	100	0,9	59	2,2	0,2	11	0,4

Членистоногие	Наземная часть								Всего			
	I-2 м				Итого							
	численность		био- масса		численность		биомасса		численность		биомасса	
	экз/ куст	экз/ га	г/га	экз/ куст	экз/ га	г/га	%	экз/ куст	экз/га	г/га	%	
Coleoptera, 1												
Elateridae												
Cardiophorus sp.	-	-	-	-	-	-	-	0,1	5	0,1	0,2	
Eucnemidae												
Asiocnemis moravitzi	-	-	-	-	-	-	-	1,6	103	2,0	10,3	
Buprestidae												
Capnodis excisa	-	-	-	-	-	-	-	0,5	32	14,2	73,3	
891 Sphenoptera schneideri	0,1	4	0,2	1,0	67	2,7	96,4	1,1	72	2,9	15,0	
Oedemeridae												
Homomorpha semenovi	-	-	-	-	-	-	-	0,1	2	0,1	0,2	
Итого	0,1	4	0,2	1,0	67	2,7	96,4	3,3	214	19,2	99,0	
Lepidoptera, 1												
Gelechiidae												
Stomopteryx sp.	-	-	-	0,1	7	0,1	3,6	0,1	7	0,1	0,5	
Diptera, 1												
Asilidae	-	-	-	-	-	-	-	0,1	2	0,1	0,5	
Всего	0,1	4	0,2	1,1	47	2,8	100	3,5	223	19,4	1,0	

у *C. setosum* - 0,5 экз/куст (15 экз/га), а их биомасса соответственно 2,5 (228), 0,3 (19) и около 0,1 г/куст (3 г/а) в живом состоянии (табл. 18, 19). При этом масса членистоногих в корнях в несколько раз выше, чем в надземных органах. Отношение биомассы артропод, обитающих в древесине ветвей, к их массе в корнях составляет у *C. carut-medusae* 1:2,6, *C. rubescens* - 1:5,9 и у *C. setosum* - 1:7,4 (табл. 22). Это в значительной мере определяет существенные различия во влиянии ксилофагов на древесину в надземной и подземной сферах. В надземной части отношение живой массы ксилофагов к массе абсолютно сухой древесины составляет у *C. carut-medusae* - 1:18800, у *C. rubescens* - 1:66000 и у *C. setosum* - 1:192860, а в подземной (главный корень) соответственно 1:3325, 1:6450 и 1:14770. Иными словами, воздействие ксилофагов на корни у *C. carut-medusae* в 5,7, *C. rubescens* - в 10,2 и *C. setosum* в 13 раз выше, чем на ветви. В целом отношение биомассы ксилофагов к массе древесины составляет у *C. carut-medusae* - 1:7615, *C. rubescens* - 1:15050, *C. setosum* - 1:35900.

Таким образом, у кандымов так же, как и у песчаной акации, становление комплексов ксилобионтов наблюдается в средневозрастном генеративном состоянии. По характеру цикла онтогенеза в древесине кандымов в Каракумах преобладают южнотуранские, реже-ирано-южнотуранские моновольтинные формы (*E. sinadskyi*, *P. deserti*, *P. cum-chan*, *Stomopteryx*) и виды с многолетним циклом (*C. excisa*, *S. schneideri*, *A. moravitzii*, *Cardiophorus* sp., *Pentodon* sp.). Развитие протекает без эстивации, с зимней диапаузой личинок, реже личинок и имаго (*C. excisa*, *Pentodon* sp.). Лёт имаго и откладка яиц у большинства ксилобионтов наблюдается в период плодоношения, а у отдельных видов во время цветения (*E. sinadskyi*) или вегетации после плодоношения (*S. schneideri*) кормовых растений. По составу доминирующих групп в барханных и барханно-бугристых песках комплексы ксилобионтов кандымов относятся к термитидно-бупрестидному, а в бугристых - эукнеидно-бупрестидному типу. У молодых растений в древесине преобладают личинки златок. Достоверных качественных отличий в составе комплексов ксилобионтов, обусловленных систематическим положением кандымов, не обнаружено. Количество видов в комплексах, их численность и влияние на древесину заметно возрастают от кандымов секции *Calligonum* (*C. setosum*) к секции *Medusa* (*C. rubescens*, *C. arborescens*, *C. carut-medusae*).

В процессе разрушения беспозвоночными коры и древесины кандымов выделяются следующие стадии. Живую кору разрушают клещи сем. *Eriopuidae* и гусеницы вемчаточкрылых молей *Stomopteryx* sp. ; живую древесину - личинки златок *Carpodis excisa* и *Sphenoptera schneideri* ; сухую древесину в первые годы после отмирания - личинки капошонников *Enneadesmus sinadakyi*, *Phonopate deserti*, *P. sumchan* ; сухую и увлажненную древесину, пораженную грибами *Poria* - личинки древоедов *Asiocnemis moravitzii* ; слабо- и сильно разложившуюся - термиты *Amitermes rhizophagus* ; влажную сильно разложившуюся древесину - личинки хрущей *Pentodon* sp. и узкотелок *Neomorpho-semenovi*.

Общая биомасса ксилофагов кандымов незначительна (менее 230 г/га в живом состоянии) и составляет у *Calligonum setosum* - 0,003, у *C. rubescens* - 0,007 и у *C. caput-medusae* - 0,013 % о. запасов абсолютно сухой древесины.

Хвойник шишконосный (*Ephedra strobilacea*). Двудомный вечнозеленый кустарник высотой 1-2 м, с диаметром кроны до 5 м. Распространен в пустынях Средней Азии и Северного Ирана (Мусаев, 1978) на бугристых и барханно-бугристых песках, по окраинам солончаков. В генеративную фазу вступает в возрасте 5-6 лет, живет до 50-100 лет (Мухаммедов, 1972). В Каракумах цветет в апреле - начале мая, плодоносит в мае - начале июня (Е. Михельсон, 1955). Исследование членистоногих, обитающих в древесине хвойника, проводилось в Репетекском заповеднике в илаковых белосаксаульниках на мелкобугристых песках, где средняя численность его вегетирующих особей составляла 80-90 экз/га при сомкнутости кроны 6,2 %. В возрастном спектре ценопопуляций преобладали средневозрастные генеративные особи (рис.2).

В древесине *E. strobilacea* в илаковых белосаксаульниках выявлено 6 видов насекомых. В древесине иматурных и виргинильных особей *E. strobilacea* беспозвоночные не обнаружены. В корнях молодых генеративных кустов хвойника преобладают личинки жнотуранской златки *Chrysobothris globicollis* и гусеницы *Holcocerus* sp. , питающиеся живой древесиной, а средневозрастных и старых генеративных - личинки златок *C. globicollis* и древоедов *Asiocnemis moravitzii* развивающиеся 2-3 года с зимней диапаузой личинок. Лёт имаго и откладка яиц у *A. moravitzii* в мае, *Holcocerus* sp. - в мае-июне, а *C. globicollis* - в июне. Личинки *A. moravitzii* как указы-

валесь выше, развиваются в отмершей древесине, разрушаемой трутовиками. В корнях старых растений с ходами личинок *S. globicollis* поселяются термиты *A. rhizophagus* муравьи *Stenotogaster subdentata*. В сильно разложившейся влажной древесине корней преобладают личинки узкотелок *Homocidus veselovi* изредка встречаются личинки ирано-туранского хруща *Pentodon minutus* и южнотуранского усача *Friopsis komarovi*. Цикл онтогенеза у последних двух видов многолетний. У *F. komarovi* зимуют незакончившие питание личинки, а у *P. minutus* — личинки и имаго. В надземных органах ксилобионты обнаружены лишь в прикорневой части ветвей старых растений, где местами были обычны типичные корневые обитатели — личинки златок *S. globicollis* и древоедов *A. mohavitzii*. Под корой сухих ветвей изредка попадались личинки долгоносиков. В среднем в древесине *E. strobilacea* на биомассу личинок *S. globicollis* приходится 68, *A. mohavitzii* — 18 и гусениц *Holcosenus* sp. — около 7 % массы ксилобионтов (табл. 20).

В процессе онтогенеза хвойника численность ксилобионтов увеличивается от 2,7 у молодых генеративных до 38 экз/куст у старых генеративных особей, а их биомасса соответственно от 0,2 до 1,4 г/куст в живом состоянии (рис. 6). Суммарная численность членистоногих в древесине *E. strobilacea* в илаковых белосаксаульниках составляет 17 экз/куст (1550 экз/га), а их живая биомасса — около 0,7 г/куст (58 г/га) (табл. 20). Биомасса членистоногих в надземных органах в 7,7 раза меньше, чем в корнях (табл. 22). В связи с этим ксилофаги воздействуют на корни интенсивнее, чем на ветви. В надземной части отношение живой биомассы ксилофагов к абсолютно сухой массе древесины составляет 1:73610, а в подземной — 1:4120. В среднем это отношение составляет у хвойника 1:12070.

Таким образом, становление комплексов ксилобионтов у *Ephedra strobilacea* наблюдается лишь в старом генеративном состоянии. По характеру онтогенеза в древесине *E. strobilacea* преобладают южно-туранские, реже ирано-туранские виды членистоногих с многолетним циклом, зимовкой диапаузирующих личинок, реже имаго и личинок при отсутствии эстивации. Лёт имаго и откладка яиц у большинства видов происходят в период плодоношения и вегетации после плодоношения ормового растения (май-июль). По составу доминирующих групп комплексы ксилобионтов хвойника относятся к коssidно-эукнемидно-бупрестидному типу. Сухую кору разрушают личинки долгоносиков, живую

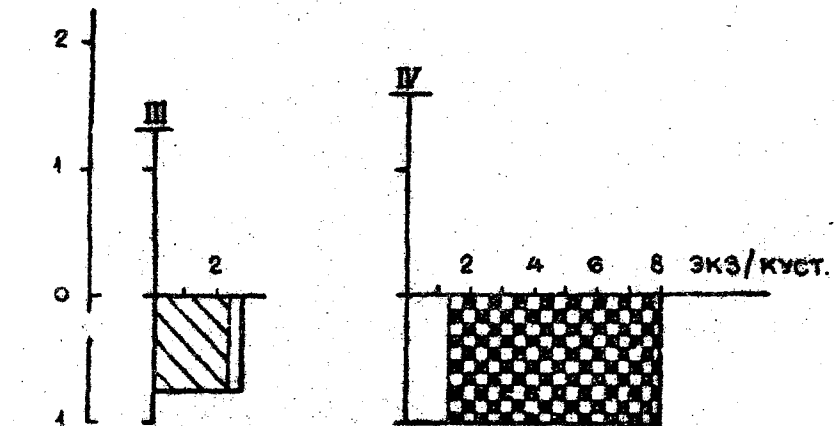
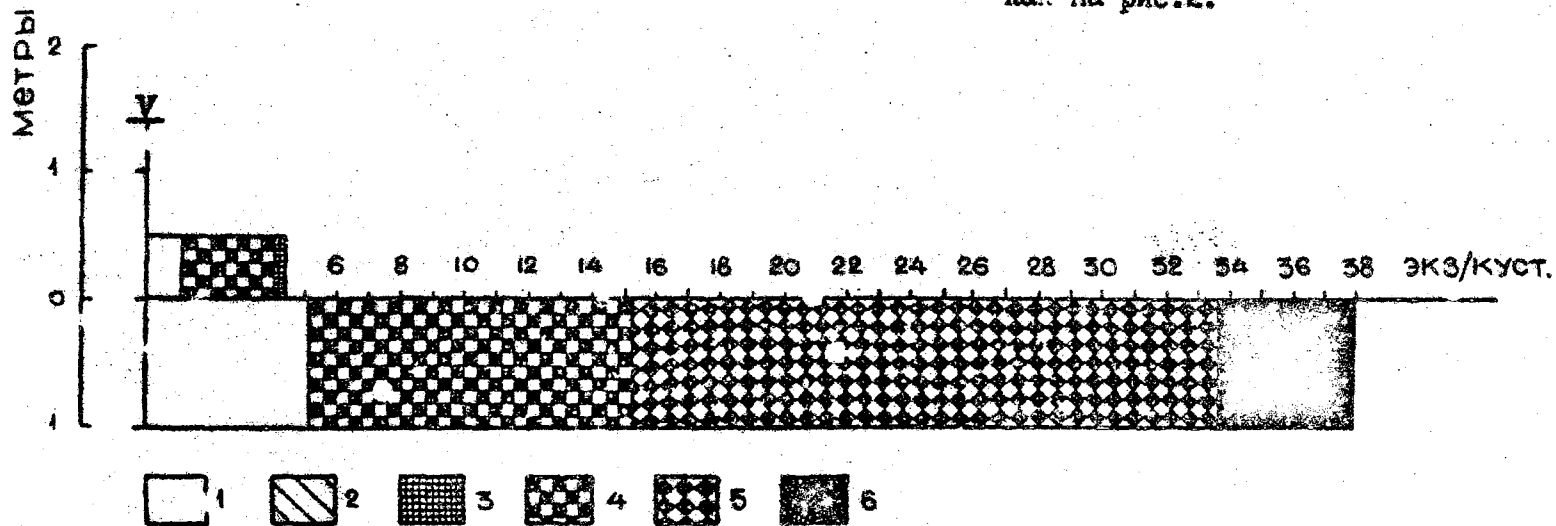


Рис. 6. Численность и вертикальное распределение членистоногих животных, обитающих в древесине *Eheda strobilacea* в илаковых белосаксаульниках. 1 - личинки *Chrysobothris globicillis*, 2 - гусеницы *Polecoserus* sp., 3 - личинки *Curgulionidae*, 4 - личинки *Asiospemis moravitzii*, 5 - термиты *Amitermes rhizophagus*, 6 - личинки *Homophra semenovi*. Остальные обозначения как на рис. 2.



Численность и живая биомасса членистоногих в древесине *Ephedra strobilacea* в илаковых белосаксаульниках на мелкобугристых песках (данные учетов 30-31 марта 1978 г. на 21 кусте)

Членистоногие	Подземная часть, 0-1 м				Надземная часть				Итого			
	численность		биомасса		численность		биомасса		численность		биомасса	
	экз/куст	экз/га	г/га	%	экз/куст	экз/га	г/га	%	экз/куст	экз/га	г/га	%
Isoptera												
<i>Amitermes rhizophagus</i>	5,7	512	1,5	2,9	-	-	-	-	5,7	512	1,5	2,6
Coleoptera, 1												
Eucnemidae												
<i>Asiocnemis moravitzii</i>	6,0	540	9,2	18,0	0,9	81	1,4	21,2	6,9	621	10,6	18,3
Buprestidae												
<i>Chrysobothris globicollis</i>	2,3	205	34,2	66,9	0,3	31	5,1	77,3	2,6	237	39,3	68,1
Oedemeridae												
<i>Homomorpha semenovi</i>	1,3	121	2,4	4,6	-	-	-	-	1,3	121	2,4	4,2
Curculionidae	-	-	-	-	0,1	8	0,1	1,5	0,1	8	0,1	0,2
Lepidoptera, 1												
<i>Holcocerus</i> sp.	0,5	48	3,8	7,5	-	-	-	-	0,5	48	3,8	6,6
Итого	15,8	1427	51,1	100	1,3	120	6,6	100	17,1	1547	57,7	100

д древесины - личинки *Chrysobothris globicollis* и гусеницы *Polioseta* вр. отмершую древесину, пораженную грибами рода *Poria* - личинка древоедов *Asiodesmia moravitzii* слабо- и сильно разложившуюся - термиты *Anitermes thiorhagus* влажную, сильно разложившуюся древесину - личинки узкотелок *Homocidrus zimmermani* хрущей *Pentodon minutus* усачей *Prion* : *angustatus*.

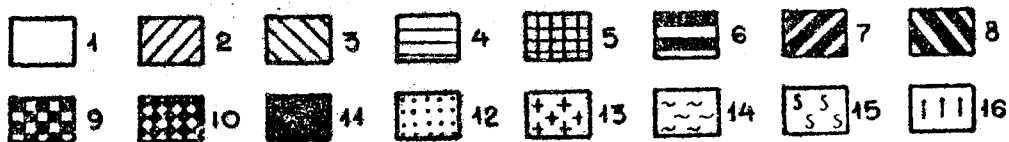
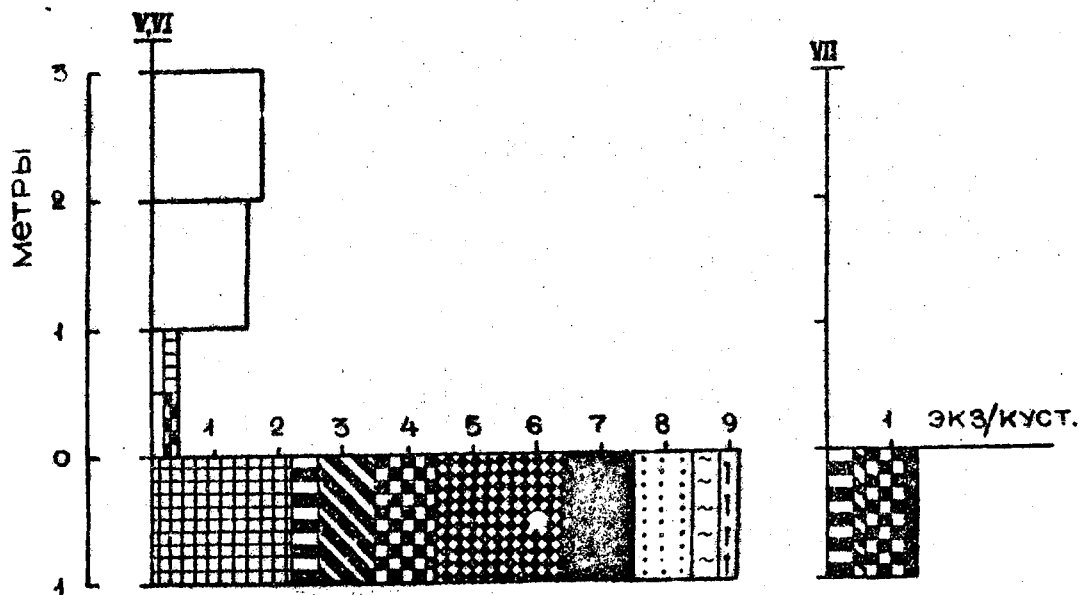
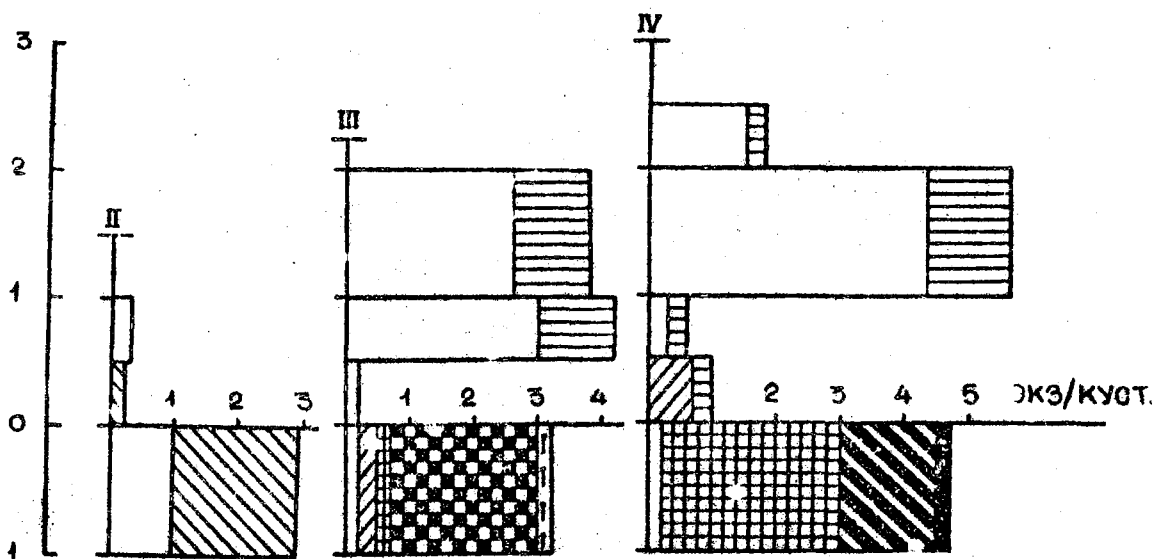
Общая биомасса ксилобионтов хвойника мала (менее 60 г/га в живом состоянии) и составляет 0,08 % от запасов сухой древесины.

Саксаулы (*Haloxylon persicum* и *H. aphyllum*) - крупные афильные кустарники высотой до 4-8 м, диаметр ствола у корневой шейки до 30-40 см и диаметром кроны до 6-7 м, распространенные в пустынях Ирана, Средней Азии и Казахстана. В благоприятных условиях имеют форму дерева. В генеративную фазу вступают в возрасте 7-9 лет. В Каракумах цветут с конца марта до начала третьей декады апреля, плодоносят в конце сентября - начале ноября (Михельсон, 1955). Белый саксаул живет до 30-40, черный - до 50-70 лет (Нечаева, Василевская, Антонса, 1973; Стещенко, 1977 а). Белый саксаул приурочен к полужакрепленным и закрепленным пескам, черный растет на песках с неглубоким залеганием слабоминерализованных вод, по окраинам солончаков, на тапировидных и серо-бурых пустынных почвах. В Восточных Каракумах исследование беспозвоночных, обитающих в древесине белого саксаула, проводилось в илаковых белосаксаульниках на мелкобугристых песках, черного - в илаково-разнотравно-однолетне-несолянковых черносаксаульниках по понижениям, где численность их вегетирующих особей составляла соответственно 82 и 790 экз/га, сухих - 9 и 60 экз/га, а сомкнутость крон - 6,4 и 33 %. В возрастных спектрах ценопопуляций белого саксаула преобладали молодые генеративные растения. Для ценопопуляций черного саксаула характерно доминирование иматурных растений. Слабо выраженный максимум образуют также средневозрастные генеративные особи (рис.2).

В древесине саксаулов выявлено около 35 видов членистоногих. Стволы и ветви саксаулов характеризуются бедным составом ксилобионтов. У черного саксаула среди них преобладают личинки туранской златки *Braconpota punctatissima* у белого, по-видимому, личинки ирано-туранского вида *S. hauseri* питающиеся живой древесиной и заселяющие кормовые растения с виргинийского состояния, предпочитая у белого саксаула молодые и средневозрастные, а у черного - средневозрастные и старые генеративные кусты (рис.7, 8). Цикл онтогенеза *S. punctatissima* и *S. hauseri* двухлетний. На первом и вто-

ром году зимуют в состоянии диапаузы незакончившие питание личинки. Эстивация у них отсутствует. В Каракумах лёт имаго и откладка яиц происходят в мае-июле в перерыве между цветением и плодоношением саксаулов (рис.9). Живую кору и верхние слои древесины генеративных и старых вегетативных особей белого и черного саксаулов грызут гусеницы выемчатокомых молей *Eurobipalpa* sp. Численность гусениц небольшая. Цикл онтогенеза, по-видимому, моновольтинный. Окукливание зимовочных гусениц, лёт имаго и откладка яиц - в апреле. Чаще встречались они на белом саксауле. В пустынях Турана в живой древесине 1-2-летних ветвей саксаула развиваются личинки галлиц *Stephaniola aurata* 2-3-летних - *S.deformans*, *S.accola*, *S.ramicola* а в 3-8-летних - *S.congregata*, образуя галлы. Среди них на белом саксауле преобладал галлы *S.aurata* а на черном - *S.deformans* и *S.ramicola*. Цикл онтогенеза этих галлиц моновольтинный. Зимуют взрослые личинки. Лёт имаго и откладка яиц в апреле, во время цветения саксаулов. В 1978-1980 гг. суммарная численность галлов *Stephaniola* на ветвях белого саксаула равнялась в среднем 27, черного - 60 тыс. экз/га, а их сырая фитомасса соответственно 0,8 и 3,8 кг/га, что составляло около 0,23 % массы ветвей диаметром менее 5-6 мм. Биомасса личинок галлиц в ветвях белого саксаула не превышала 24, черного 55 г/га в живом состоянии, или 10,4 и 3,4 % общей массы ксилобионтов.

В корнях саксаулов наблюдается сравнительно разнообразный состав ксилобионтов (табл.21). В корнях черного саксаула в среднем преобладают личинки ирано-туранских видов: златки *Lampetis argentata*, хруща *Pentod n minutus*, усача *Prionus angustatus*, у белого - туранского усача *Turkmenigena varentzovi*, хруща *P.minutus*. Цикл онтогенеза этих видов 3-4-летний. Развитие протекает с зимней диапаузой личинок (*P.angustatus*, *T.varentzovi*), а также личинок и имаго (*L.argentata*, *P.minutus*) при отсутствии эстивации. В Каракумах лёт жуков *L.argentata* и *P.minutus* - в апреле-июне, *P.angustatus* - в июне, а *T.varentzovi* - июне-августе. Личинки *L.argentata* и *T.varentzovi* питаются живой древесиной, а *P.minutus* разлагающейся, реже живой и *P.angustatus* - влажной, сильно разложившейся. Личинки *L.argentata* заселяют корни саксаула с виргинильного, *T. varentzovi* и *P.minutus* - молодого генеративного и *P. angustatus* - с средневозрастного генеративного состояния достигая максимума у первого и последнего видов - на старых вегета-



тивных, а у прочих - на средневозрастных и старых генеративных кустах (рис.7, 8). Местами существенное участие в комплексах корневых ксилобионтов белого и черного саксаулов принимают такие фитоксиллофаги, как личинки турано-гобийской элатки *Sphenoptera rotanini* предпочитающие молодые и средневозрастные растения, гусеницы турано-гобийского древоточца *Holcoserus sampicola* и, вероятно, туранского - *H. inspersus*. Цикл онтогенеза *S. rotanini*, *H. sampicola* и *H. inspersus* по-видимому, трехлетний (Парфентьев, 1958; Токгаев, 1959). Зимуют диапаузирующие личинки, эстивация у них отсутствует. В Каракумах лёт имаго в июне-июле, *H. sampicola* и *H. inspersus* преимущественно в мае-июне (Даричева, Свиридов, 1972). Гусеницы *H. sampicola* чаще встречались в корнях и прикорневой части стволов средневозрастных растений белого саксаула. Живущие группами гусеницы *H. inspersus* заселяют корни подроста и молодых генеративных кустов, доминируя в комплексах ксилобионтов виргинильных растений. В отмершей древесине корней и нижней части стволов генеративных и старых вегетативных кустов, разрушаемой жуковиками, более одного года развиваются личинки древоедов *Asiocnemis moravitzii*, однако их участие в комплексах ксилобионтов незначительно. Лёт имаго в мае. Во влажной, сильно разложившейся древесине изредка встречаются личинки туранского слоника *Valichanovia kostini* узкокрылки *Homomorpha semenovi* двукрылых *Timia* (Мамаев, 1977; Каленов,

* Рис.7. Численность и вертикальное распределение членистоногих животных, обитающих в древесине *Haloxylon persicum* в илаковых белосаксаульниках. 1 - личинки *Buprestidae*, 2 - гусеницы *Holcoserus sampicola*, 3 - гусеницы *Holcoserus inspersus*, 4 - гусеницы *Scrobipalpa* sp., 5 - личинки *Turkmenigena varentzovi*, 6 - личинки *Prionus komarovi*, 7 - личинки *Prionus angustatus*, 8 - личинки *Pentodon minutus*, 9 - личинки *Asiocnemis moravitzii*, 10 - личинки *Alleculidae*, 11 - мокрицы *Protracheoniscus orientalis*, 12 - личинки *Melanotus acuminatus*, 13 - личинки *Cardiophorus variipennis*, 14 - личинки *Asilidae*, 15 - личинки *Scenopinidae*, 16 - личинки *Salabidae*. Остальные обозначены как на рис.2.

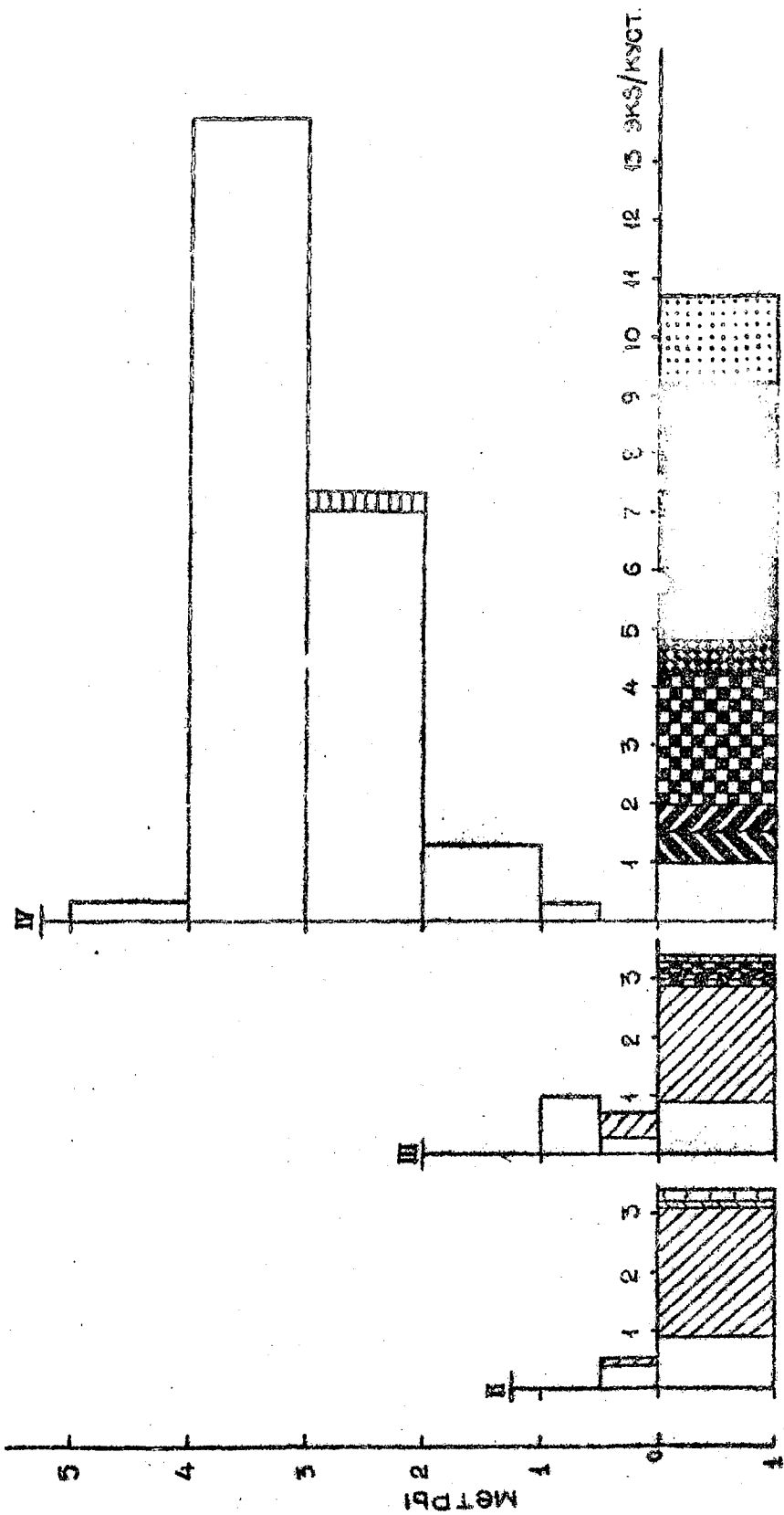


Рис. 8

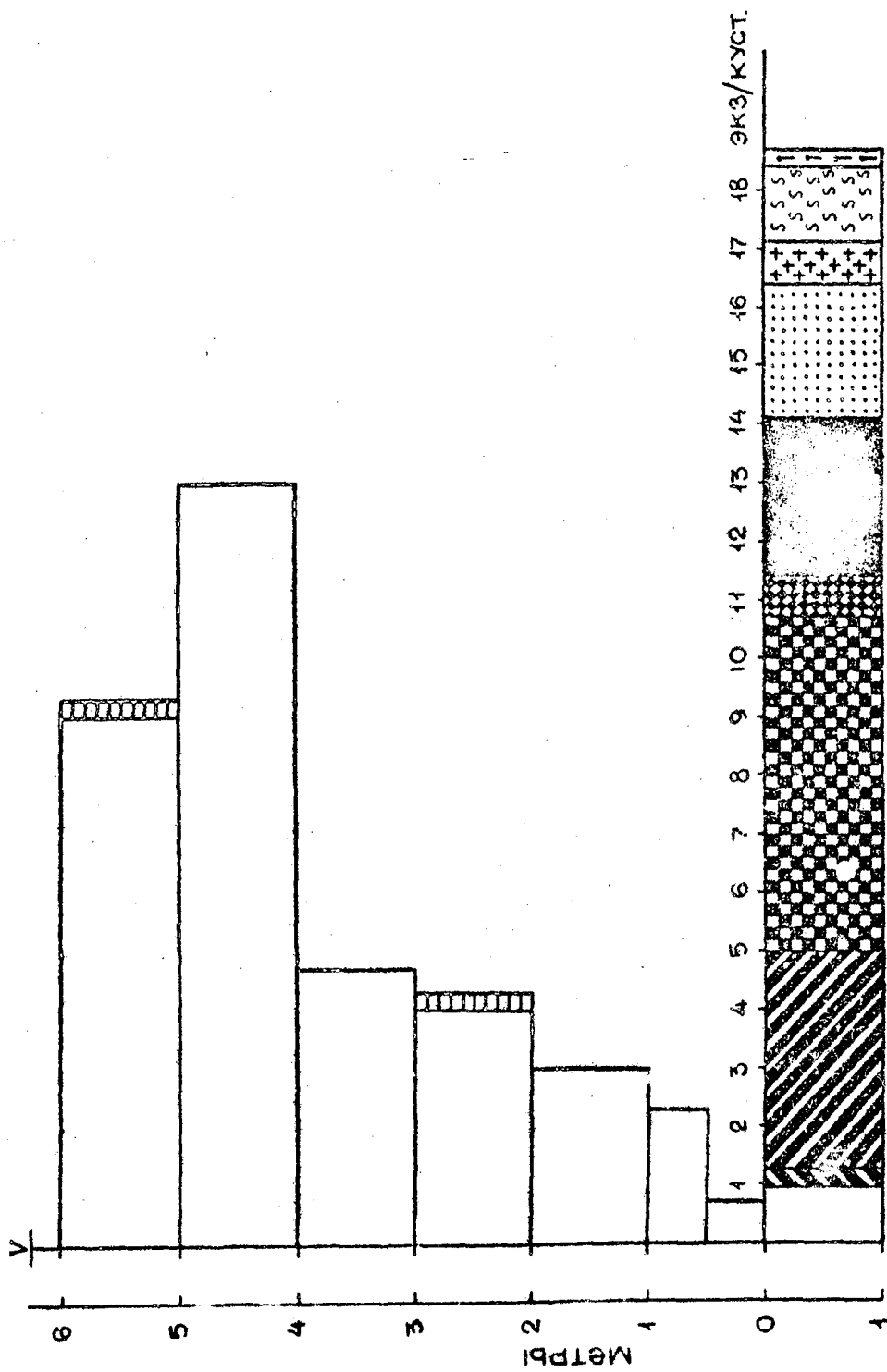


Рис.8 (продолжение).

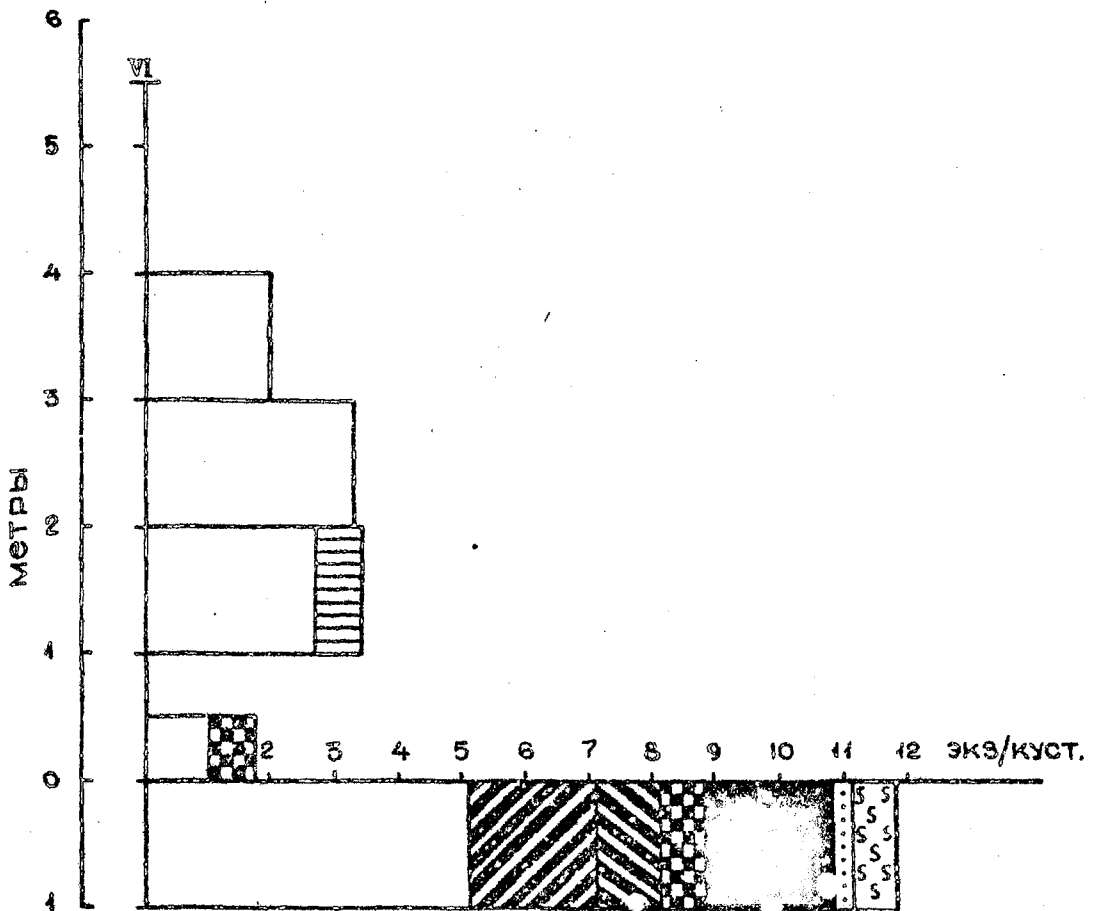


Рис.8. Численность и вертикальное распределение членистоногих животных, обитающих в древесине *Haloxylon aphyllum* в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках. Обозначения, как на рис.2 и 7.

Мамаев, Ягдыев, 1980) усачей *Prionus komarovi*. В потерявшей структуру рыхлой древесине корней, богатой микрофлорой, преобладают мокрицы туранского вида *Protracheoniscus orientalis*, личинки юнотуранских пылеце́дов *Mucetocharina deserticola* и *M. puncticollis*. Цикл онтогенеза пылеце́дов одногодичный. Зимуют личинки. В Каракумах лё́т имаго - в апреле - начале мая (Сабирова, Дубровина, 1973).

На биомассу хищников приходится 3-4 % массы ксилобионтов саксаулов. Среди них в живой и отмершей древесине с ходами личинок жуков преобладают личинки ктырей *Asilidae* в довольно плотной отмершей древесине - личинки юнотуранских шелкоунов *Melanotus acuminata*

tus, *M. avitus*; в сильно разложившейся древесине - личинки *Carabidae*, *Scenopinus desertus*, *Cardiophorus variipennis*. Наибольшее участие в комплексах ксилобионтов принимают личинки *M. acuminatus*. Цикл онтогенеза *C. variipennis* и *M. acuminatus* многолетний. Жуки отрождаются осенью, активны в апреле - начале мая.

В процессе онтогенеза саксаулов от виргинильных растений к старым генеративным и отмирающим численность ксилобионтов на белом саксауле увеличивается от 3 до 14 экз/куст, на черном - от 4 до 55 экз/куст, а биомасса - соответственно от 0,3 до 5 г/куст и от 1,5 до 11 г/куст в живом состоянии. Надземные органы практически полностью заселены ксилобионтами, за исключением верхнего 0,5-1-метрового слоя. В подземной сфере большая часть членистоногих сосредоточена в верхнем метровом слое главного корня. Максимум обилия членистоногих, обитающих в древесине надземных органов саксаулов, смещается вверх от 0-0,5 м у подростка до 2-3 (белый саксаул) и 4-5 м (черный саксаул) у старых генеративных растений и затем вновь снижается до 1-3 м у старых вегетативных кустов. В среднем максимум численности ксилобионтов в ценопопуляциях белого саксаула приходится на горизонт 1-2 м, а черного саксаула - 3-4 м. Суммарная численность членистоногих (без включения личинок галлиц) в древесине белого саксаула в илаковых белосаксаульниках составляет 11,7 (960), а в древесине черного саксаула в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках - 24,8 экз/куст (9550 экз/га), а биомасса - соответственно 2,6 (210) и 2 г/куст (1565 г/га) в живом состоянии. При этом основная масса ксилобионтов сосредоточена в корнях. Отношение биомассы членистоногих, обитающих в надземных органах, к их массе в корнях составляет у белого саксаула 1:4,1, у черного - 1:3,2 (табл. 22). Воздействие ксилофагов на корни у белого саксаула в 5,8 раз, а у черного в 5,6 раза больше, чем на надземные органы. В надземной части отношение биомассы ксилофагов в живом состоянии к массе абсолютно сухой древесины составляет у белого саксаула 1:37685, у черного - 1:50335, а в подземной (главный корень) - соответственно 1:5550 и 1:8940. В среднем это отношение приближается у белого саксаула к 1:11880, а у черного - к 1:18750.

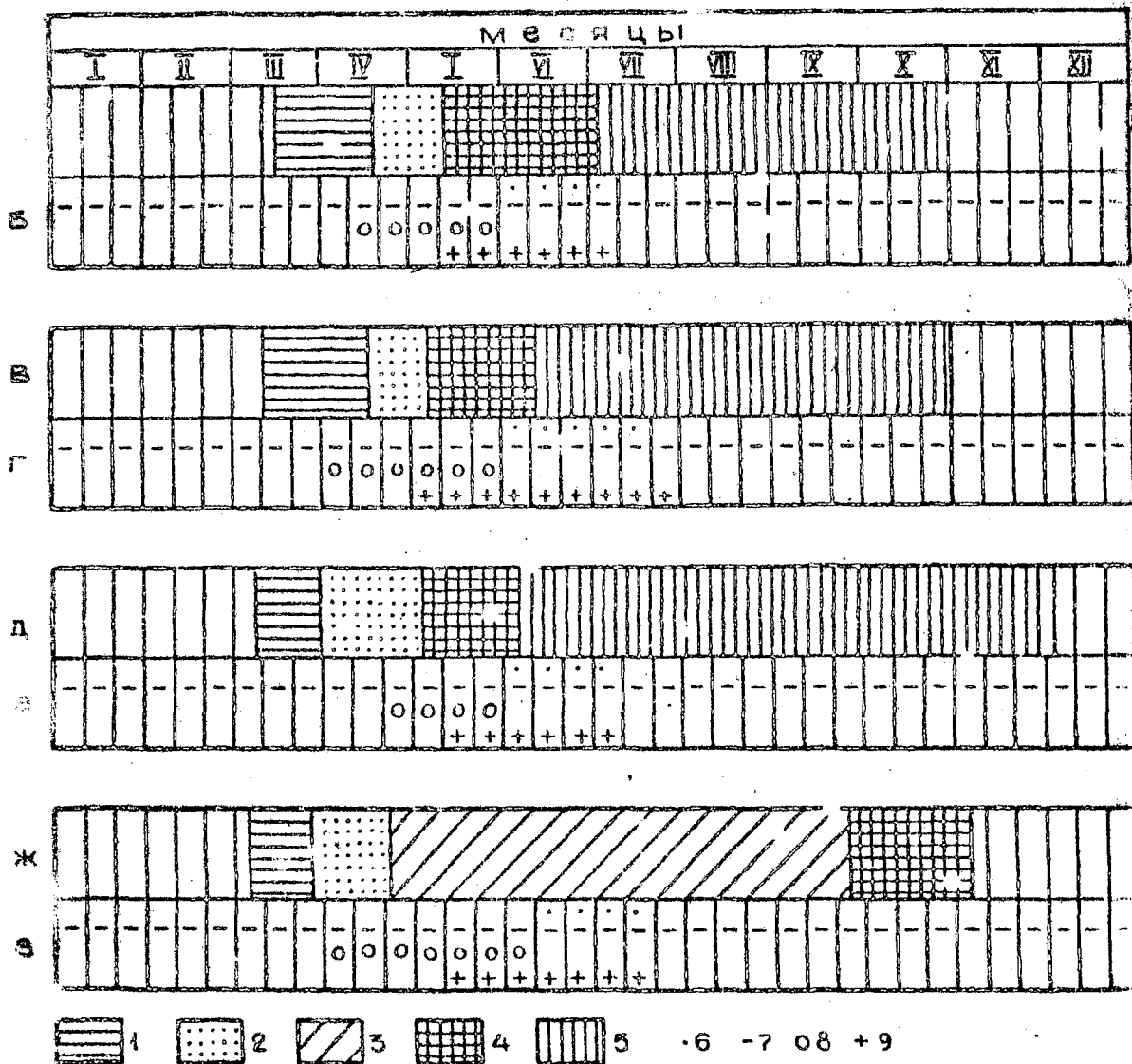


Рис.9. Фенология златок (Curculionidae) в связи с фенологией кормовых деревьев и кустарников.

Деревья и кустарники:

- А - *Ammodendro conollyi*,
- В - *Calligonum caput-medusae*,
- Д - *Ephedra strobilacea*,
- Ж - *Haloxylon aphyllum*,

Златки:

- Б - *Asmaeoderella repetekensis*
(1976-1980 гг.);
- Г - *Sphenoptera schneideri*
(1973-1978 гг.);
- Е - *Chrysobothris globicollis*
(1976-1980 гг.);
- З - *Sphenoptera punctatissima*
(1978-1980 гг.).

Таким образом, становление комплексов ксилобионтов у белого саксаула отмечено в конце молодого генеративного состояния, а у черного - в средневозрастном генеративном состоянии. Это, по-видимому, обусловлено меньшей продолжительностью жизни белого саксаула по сравнению с черным. По характеру цикла онтогенеза в древесине саксаулов широко представлены формы с однолетним (галлицы *Stephanicola*, бабочки *Scrobipalpa*, пыльцееды *Mycetocharina* и др.), двухлетним (златки *Sphenoptera punctatissima*, *S. hauseri*), трехлетним (златки *Sphenoptera rotanini*, бабочки *Holcocerus sampricola*, *H. in-vregeus*, шелкоуны *Cardiophorus variipennis*, вероятно, *Melanotus acuminatus*) и четырехлетним (хрущи *Pentodon minutus*, усачи *Turkmenigena varentzovi*, *Prionus angustatus*) циклами. Многолетнее развитие также у древоедов *Asiocnemis moravitzii*, усачей *Prionus kotsharovi*. На долю видов с однолетним циклом приходится 16 %, двухлетним - II и многолетним - 43 % фауны. Виды с 3-4-летними циклами обнаружены лишь в корнях. Среди них около 1/3 составляют ирано-туранские и турано-гобийские формы, прочие виды ксилобионтов относятся к туранским и южно-туранским. Имаго златок *L. argentata*, хрущей *P. minutus*, шелкоунов *C. variipennis*, *M. acuminatus*, *M. avitus* отрождаются осенью, а большинства прочих видов - весной и летом.

Фенология деревьев и кустарников (Михельсон, 1955):

1 - вегетация до цветения, 2 - цветение, 3 - перерыв между цветением и плодоношением, 4 - плодоношение, 5 - вегетация после плодоношения; фенология златок: 6 - яйцо, 7 - личинки, 8 - куколка, 9 - имаго.

Численность и живая биомасса членистоногих в древесине белого саксаула в илаковых белосаксаульниках и черного саксаула в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках (данные учетов 27 марта - 7 апреля 1975 и 1977гг. на 62 кустах)

Членистоногие	Белый саксаул											
	подземная часть, 0-1 м				надземная часть, 0-3 м				итого			
	численность		биомасса		численность		биомасса		численность		биомасса	
	экз/куст	экз/га	г/га	%	экз/куст	экз/га	г/га	%	экз/куст	экз/га	г/га	%
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Isopoda												
Protracheoniscus orientalis	0,3	22	1,1	0,7	-	-	-	-	0,3	22	1,1	0,5
Coleoptera, 1												
Carabidae	0,1	11	0,1	0,1	-	-	-	-	0,1	11	0,1	0,1
Scarabaeidae												
Pentodon minutus	0,6	51	53,6	32,3	-	-	-	-	0,6	51	53,6	26,0
Elateridae												
Melanotus acuminatus	0,2	14	2,0	1,2	-	-	-	-	0,2	14	2,0	1,0
Cardiophorus variipennis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eucnemidae												
Asiocnemis moravitzii	1,3	104	2,1	1,3	0,1	3	0,2	0,5	1,3	107	2,3	1,1
Buprestidae	0,2	20	1,6	1,0	4,9	403	32,2	79,3	5,1	423	33,8	16,4

Alleculidae	0,4	30	0,3	0,2	-	-	-	-	0,4	30	0,3	0,1
Cerambycidae												
Turlenigena varentzovi	1,3	108	94,2	56,8	-	-	-	-	1,3	108	94,2	45,7
Prionus angustatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P. kotarovi	0,1	6	1,8	1,1	-	-	-	-	0,1	6	1,8	0,9
	4,1	344	155,1	94,0	5,0	406	32,4	79,8	3,1	750	188,1	91,2
Lepidoptera, l												
Holcocerus campicola	0,1	12	2,9	1,7	0,2	10	5,2	12,8	0,3	22	8,1	3,9
H. inspersus	0,2	15	1,2	0,7	0,1	2	0,1	0,2	0,2	17	1,3	0,7
Scrobipalpa sp.	-	-	-	-	1,7	140	2,9	7,2	1,7	140	2,9	1,4
	0,3	27	4,1	2,4	1,9	152	8,2	20,2	2,2	179	12,3	6,0
Diptera, l												
Asilidae	0,1	6	4,8	2,9	-	-	-	-	0,1	6	4,8	2,3
Scenopinidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	4,8	399	165,7	100	6,9	558	40,6	100	11,7	957	206,3	100

Членистоногие	Черный саксаул											
	подземная часть, 0-1 м				надземная часть, 0-6 м				итого			
	числен- ность		биомасса		числен- ность		биомасса		числен- ность		биомасса	
	экз/ куст	экз/ га	г/га	%	экз/ куст	экз/ га	г/га	%	экз/ куст	экз/ га	г/га	%
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Isopoda												
<i>Protracheoniscus ori- entalis</i>	1,0	733	36,7	3,1	-	-	-	-	1,9	733	37	2,3
Coleoptera, I												
Carabidae	0,1	24	0,2	0,1	-	-	-	-	0,1	24	0,2	0,1
Scarabaeidae												
<i>Pentodon minutus</i>	1,0	370	370,8	31,1	-	-	-	-	1,0	370	371	23,7
Elateridae												
<i>Melanotus acuminatus</i>	1,0	377	56,6	4,8	-	-	-	-	1,0	377	57	3,0
<i>Cardiophorus variipen- nis</i>	0,1	55	0,3	0,1	-	-	-	-	0,1	55	0,3	0,1
Eucnemidae												
<i>Asiocnemis moravitzi</i>	1,9	742	14,9	1,2	0,1	7	0,6	0,2	1,9	749	16	1,0
Buprestidae	1,0	399	223,5	18,7	15,3	5928	36,8	98,3	16,3	6327	587	37,6

Alleculidae	0,5	180	1,6	0,1	-	-	-	-	0,5	180	1,6	0,1
Cerambycidae												
Turkmenigena varentzovi	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Prionus angustatus	0,3	106	365,1	30,6	-	-	-	-	0,3	106	365	23,3
P. komarovi	0,1	5	1,5	0,1	-	-	-	-	0,1	5	1,5	0,1
	5,9	2258	1034,5	86,6	15,3	5935	365,0	98,5	21,2	8183	1400	89,4
Lepidoptera, 1												
Holcocerus campicola	0,1	12	3,1	0,3	-	-	-	-	0,1	12	3,1	0,2
H. inspersus	1,0	373	115,6	9,7	0,1	12	3,9	0,5	1,1	385	120	7,6
Scrobipalpa sp.	-	-	-	-	0,2	92	1,8	1,0	0,2	92	1,8	0,1
	1,1	385	118,7	10,0	0,2	104	5,7	1,5	1,3	489	125	7,9
Diptera, 1												
Asilidae	0,1	25	4,0	0,3	-	-	-	-	0,1	25	4,0	0,3
Scenopinidae	0,3	110	0,2	0,1	-	-	-	-	0,3	110	0,2	0,1
	9,3	3511	1194,1	100	15,5	6039	370,7	100	24,8	9550	1566	100

Живая биомасса и состав преобладающих
Восточных

Урочище, вид растения	Сомкну- тость крон, %	Биомасса, килобионтов, г/га		
		корни	надзем- ные ор- ганы	всего
Уркачиселиновые кандымники на барханно-бугристых песках				
<i>Ammodendron conollyi</i>	1,3	33,3	36,7	70,0
<i>Calligonum caput-medusae</i>	6,3	164,9	63,3	228,2
Итого.	7,6	198,2	100	298,2
Илаковые белосаксаульники на мелкобугристых песках				
<i>Ephedra strobilifera</i>	6,2	51,1	6,6	57,7
<i>Calligonum tubescens</i>	1,8	16,6	2,8	19,4
<i>C. setosum</i>	0,6	2,6	0,4	3,0
<i>Haloxylon persicum</i>	6,4	165,7	40,6	206,3
Итого.	15,0	236,0	50,4	286,4
Илаково-разнотравно-однолетне-солянковые черносаксаульники по понижениям				
<i>Haloxylon aphyllum</i>	33,0	1194,1	370,3	1564,8

Имаго и личинки зимуют в состоянии диапаузы, эстивация у них отсутствует. Лёт имаго и откладка яиц у галлиц рода *Steraphiola* и бабочек рода *Scrobipalpa* в апреле, в период цветения саксаулов, у прочих видов - в конце цветения и в перерыве между цветением и плодоношением, а именно: у щелкунов *C. variipennis*, *M. acuminatus*, *M. avitus*, пыльцеедов *M. deserticola*, *M. puncticollis* - в апреле - первой половине мая; у хрущей *P. minutus*, златок *L. argentata* - в апреле-июне; древесодов *A. moravitszi* - в мае; бабочек *H. campicola*, *H. insperatus* - в мае-июне; златок *S. punctatissima*, *S. hauseri* - в мае-июле; усачей *P. angustatus*, златок *S. potanini* - в июне-июле; усачей *T. va-*

Групп ксилобионтов в основных урочищах
Наракумов

Отношение надземной биомассы ксилобионтов к подземной	Отношение живой биомассы ксилобионтов к массе сухой древесины	Преобладающие по биомассе группы ксилобионтов
I : 0,9	I : 8700	Cossidae, 1 - Buprestidae, 1
I : 2,6	I : 7615	Buprestidae, 1 - Termitidae
I : 2,0	I : 7870	
I : 7,7	I : 12 070	Buprestidae, 1 - Eucnemidae, 1 - Cossidae, 1
I : 5,9	I : 15 050	Buprestidae, 1 - Eucnemidae, 1
I : 7,4	I : 35 900	Buprestidae, 1
I : 4,1	I : 11 880	Cerambycidae, 1 - Scarabaeidae, 1 - Buprestidae, 1
I : 4,7	I : 12 375	
I : 3,2	I : 18 750	Buprestidae, 1 - Scarabaeidae, 1 - Cerambycidae, 1

rentzovi - в июне-августе, а P. komarovi - в конце июня - начале сентября.

В целом по составу доминирующих групп комплексы ксилобионтов белого саксаула относятся к бупрестидно-скарабеидно-церамбицидному, а черного - к церамбицидно-скарабеидно-бупрестидному типу. Однако в процессе онтогенеза состав комплексов существенно меняется. У подростка моложе 3-5 лет членистоногие в древесине не обнаружены. У виргинильных особей белого саксаула по биомассе преобладают гусеницы *Holcosenus inspersus* и личинки златок, у молодых генеративных кустов - личинки златок и усачей *Turkmenigena varentzovi*,

у средневозрастных, старых генеративных и отмирающих - личинки усачей *T. varentzovi* и хрущей *Pentodon minutus*. В древесине виргинильных и молодых генеративных кустов черного саксаула доминируют гусеницы *H. insperatus* и личинки элаток, а средневозрастных и старых кустов - личинки усачей *Prionus angustatus*, элаток и хрущей *P. minutus*. Беспозвоночные - ра рушители коры у саксаулов практически отсутствуют. В процессе разрушения ксилофагами древесины саксаулов выделяется ряд стадий. Живую кору и древесину разрушают гусеницы выемчатокрылых молей *Scrobipalpa* sp., живую древесину - личинки элаток *Lampritis argentata*, *Sphenoptera punctatissima*, *S. hauseri*, *S. rotanini*, усачей *Turkmenigena varentzovi*, гусеницы древо-тощев *Holcocerus campicola*, *H. dispersus*, разлагающуюся и отчасти живую древесину личинки хрущей *Pentodon minutus*, отмершую древесину, пораженную грибами рода *Poria* - личинки древоедов *Asiosnehis mogavitzii*, влажную, сильно разложившуюся древесину - личинки усачей *Prionus angustatus* и *P. komarovi*, долгоносиков *Valichanovia*, узкокрылок *Polomorphus*, двукрылых *T. mia*. С крайними стадиями разложения древесины саксаулов связаны личинки пыльцеедов, мокрицы *Prottracheoniscus orientalis*, стафилиныды. При этом отмершая древесина надземных органов, вероятно, ввиду ее высокой сухости, крупными членистоногими в пищу практически не используется. В корнях саксаулов с возрастом среди ксилобионтов уменьшается участие фитофагов и увеличивается роль потребителей разлагающейся древесины. Потребители уплотненной отмершей древесины заселяют саксаулы с молодого генеративного состояния, а членистоногие, обитающие в сильно разложившейся древесине, - в средневозрастном состоянии.

Роль мелких членистоногих (микроартропод) по сравнению с мезоартроподами, видимо, менее значительна. Среди них чаще отмечались акаридиевые клещи. Панцирные клещи и ногохвостки в большом количестве встречены в разлагающейся древесине корней лишь одного старого куста черного саксаула.

Ксилобионты саксаулов, интенсивно заселяя главные корни, способствуют их значительному ослаблению в области корневой шейки и обламыванию стеллов старых, реже средневозрастных растений во время сильных ветров.

Общая биомасса ксилобионтов белого саксаула составляет 0,008, черного - 0,005 % запасов сухой древесины.

Общая характеристика комплексов ксилобионтов песчаной пустыни

Комплексы членистоногих в древесине растений песчаной пустыни отличаются сравнительно богатым составом: это представители отрядов *Isopoda*, *Acariformes*, *Collembola*, *Thysanura*, *Isoptera*, *Coleoptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera*, *Diptera*, относящиеся почти к 30 семействам. Среди них преобладают насекомые, в частности личинки жуков, златок, долгоносиков, дровосеков, гусеницы чешуекрылых. В Восточных Каракумах нами выявлено около 90 обычных и второстепенных видов членистоногих, связанных с различными стадиями старения, отмирания и разложения древесины.

Число видов ксилобионтов, связанных с популяциями одного вида растения, меняется от 2-3 у полукустарников и полукустарничков до 15-35 - у деревьев и кустарников. Особенно богатая фауна обитателей древесины двойственна крупным кустарникам наиболее характерного для пустынь семейства маревых.

В становлении фауны членистоногих - разрушителей древесины деревьев и кустарников Каракумов-ведущую роль играли авлохтонные процессы видообразования. На долю туранских эндемиков в ней приходится около 70 % видов, в том числе юнотуранские формы составляют 39 %. Несколько выше число эндемиков в стволах и ветвях по сравнению с корнями. Ирано-туранских видов - 14 %, а турано-гобийских - 12,5 %. Из них около 2/3 связано с подземными органами растений. Видов непустынного происхождения - менее 2 %.

Трофические группы разрушителей древесины

Важная особенность комплексов ксилобионтов песчаной пустыни - малое участие в них разрушителей коры. Здесь практически отсутствуют такие потребители луба, как короеды. Живую кору разрушают клещи сем. *Eriophyidae* (*Calligonum*), личинки долгоносиков (*Eugenicodes* на *Salsola richteri*), гусеницы выемчатокрылых молей (*Stomopteryx* на *Calligonum*; *Scrobipalpa* на саксауле), а сухую кору - некоторые личинки златок родов *Asmaeoderella*, *Chrysobothris* (*A. repetekensis*, *C. deserticola* на песчаной акации), личинки долгоносиков. Членистоногие принимают наибольшее участие в разрушении коры песчаной акации. У прочих деревьев и кустарников на долю потребителей луба приходится менее 1-1,5 % массы ксилобионтов.

Более разнообразный состав и высокое обилие свойственно потребителям живой древесины или фитоксиллофагам, активно заселяющим надземные и подземные органы. Исключение составляют бобовые - песчаная акация, *Astragalus raucijugus*, в надземных органах которых фитоксиллофаги не обнаружены. В живой древесине развиваются личинки златок рода *Sphenoptera*, *Carpodis excisa* (*Calligonum*), *Lamproloma argentata* (черный саксаул), некоторых *Chrysobothris* (*C. globicollis* на хвойнике шишконосном), усачей *Turkmenigena varentzovi*, гусеницы древоотщепов рода *Holcoceratus*, несколько видов личинок галлиц рода *Stephanicola* (саксаул). В связи с преобладанием среди разрушителей живой древесины личинок златок эту стадию целесообразно называть бупрестидной. На биомассу фитоксиллофагов у исследованных растений чаще приходится 45-88 % массы ксиллобионтов (табл. 23).

Потребители сухой древесины на ранних стадиях ее омирания в Каракумах представлены заметно слабее фитоксиллофагов и почти исключительно в надземных органах. Среди них характерны личинки каплонников родов *Enneadesmus*, *Phonopate* (*Calligonum*), *Kylogenes* (*Tamarix*), златок родов *Asmaoderella* (*Aellenia subaphylla*, *Ammodendron conollyi*, *Astragalus raucijugus* и др.), *Chrysobothris*, рогахвостов (песчаная акация). Иными словами, комплекс членистоногих - разрушителей сухой древесины - наиболее полно выражен у песчаной акации. Сухая древесина свойственных пустыне маревых беспозвоночными используется в пищу крайне слабо. На биомассу названных потребителей сухой древесины у песчаной акации и астрагала малопарного приходится 20-27 % массы ксиллобионтов. У большинства прочих деревьев и кустарников их доля не превышает 1-2 % (табл. 23). Из хищников в сухой древесине песчаной акации и кандымов встречаются жуки и личинки сем. *Cleridae*.

Членистоногие, связанные с дальнейшими стадиями разрушения древесины, пораженной микроскопическими грибами, поселяются почти исключительно в свежей, увлажненной и влажной гниющей древесине. В связи с этим в условиях сухого и жаркого климата песчаных пустынь они практически не встречаются в разлагаемой грибами сухой древесине надземных органов и приурочены к корням и прикорневым частям стволов и ветвей. В саксаульниках на задернованных бугристых песках и по понижениям с песчаными и супесчаными почвами в свежей и увлажненной древесине, пораженной светлыми и светло-желтыми гнилями, развиваются личинки древоедов *Asiocnemis moravitzii*. Наиболее

Соотношение биомасс ксилобионтов различных трофических групп
в основных урочищах Восточных Каракумов (%)

Трофические группы ксилобионтов	Урочища селиновые кан- дымники на баркан- но-бугристых песках		Илаковые белосаксаульники на мелкобугристых песках		Илаково- разнотравно- однолетние со- лянки вче- рносаксау- льники по понижениям, Haloxylon arhyllum	
	Ammoden- dron o- nollyi	Calligo- num sa- put-medu- vae	Calligo- num r- bescens	Ephedra strobi- lacea	Haloxylon persicum	
Фитоксиллофаги или потребители живой древесины	71,7	51,2	88,8	74,7	68,0	45,5
Потребители сухой свежемор- шей древесины	26,7	1,0	-	0,2	-	-
Потребители древесины на на- чальных стадиях разложения	-	-	10,3	18,3	1,1	1,0
Потребители влажной полу- и сильно разложившейся древесины	1,5	47,8	0,2	6,8	26,9	47,1
Потребители потерявшей струк- туру древесины	-	-	-	-	0,6	2,4
Хищники и некрсапрофаги	0,1	-	0,7	-	3,4	4,0

благоприятные условия для личинок *A. moravitzii* складываются в гниющих корнях хвойника шишконосного и кандымов секции *Medusa* в илаков-х белосаксаульниках, где на их долю приходится 10-19 % массы ксилобионтов. В древесине саксаулов участие личинок *A. moravitzii* в комплексах ксилобионтов снижается до 1 %. В кандымниках на барханных и барханно-бугристых песках с примитивными рыхлопесчаными почвами личинки дрозедов не найдены. В свежей и увлажненной слабо и особенно сильно разложившейся почти черной древесине корней *Calligonum*, *Salsola richteri* с ходами личинок элаток здесь обычны термиты *Amitemes rhizophagus*, на биомассу которых приходится до 48 % массы ксилобионтов.

Во влажной полу- и сильно разложившейся бурой и почти черной древесине повсеместно распространены личинки хрущей рода *Pentodon*, по-видимому, иногда питающиеся и живой древесиной. В барханных песках к ним присоединяются личинки пыльцеедов (песчаная акация), в полузакрепленных и закрепленных - личинки усачей *Prionus komarovi*, а в закрепленных - личинки узкокрылок *Homomorpha semenovi*, усачей *Prionus angustatus*, долгоносиков *Valichanovia*, двукрылых *Timia*. Среди них наиболее влажные почвы предпочитают личинки *P. angustatus*, *Valichanovia* и *Timia*, чаще встречавшиеся в древесине черного саксаула (Мамаев, 1976; Каплин, 1979). На предпочтение влажных почв личинками *Valichanovia* указывают также их находки в древесине тамарисков на солончаках и туранги в тугаях. Личинки *Homomorpha* чаще встречались в сильно разложившейся древесине корней *Ephedra strobilacea* в илаковых белосаксаульниках со слабо увлажненными песчаными почвами. Участие потребителей сильно разложившейся древесины в комплексах ксилобионтов в среднем возрастает по мере увеличения степени увлажнения почвенного покрова. В барханных и барханно-бугристых песках, а также в черносаксаульниках где почвы отличаются повышенными запасами влаги в течение всего года, на их биомассу приходится 47-48 %, а в сухих почвах бугристых песков - лишь до 7-27 % массы ксилобионтов (табл. 23).

Среди хищников и некросапрофагов в гниющей древесине обычны личинки ктырей и щелкунов *Melanotus acuminatus*, реже *M. avitus*, чаще встречавшиеся в корнях саксаулов на закрепленных песках.

С крайними стадиями разложения древесины, потерявшей структуру, связаны мокрицы *Protracheoniscus orientalis*, личинки пыльцеедов, стафилиниды, хищные личинки *Cardiophorus*, *Scenopinidae*,

Carabidae. В отдельных корнях обычны нематоды, ногохвостки, панцирные и акаридиевые клещи.

Таким образом, в условиях сухого и жаркого климата песчаной пустыни в комплексах ксилобионтов по количеству видов и обилию чаще преобладают фитоксиллофаги и потребители увлажненной и влажной древесины, разрушаемой грибами. У отдельных кустарниковых пород существенное участие в комплексах принимают разрушители сухой свежееотмершей древесины (песчаная акация, астрагал малопарный, чогон) (табл.23). Питающиеся живыми тканями фитоксиллофаги сравнительно равномерно заселяют надземные и подземные органы растений. Потребители разлагающейся древесины, предъявляющие высокие требования к ее влажности, в пустыне приурочены почти исключительно к корням и прикорневым частям стволов. Разрушители сухой свежееотмершей древесины, напротив, обнаружены лишь в надземных органах. Освоению ими корней препятствует, вероятно, сравнительно быстрое загнивание последних в процессе более медленного усыхания по сравнению со стволами и ветвями. В среднем в надземных органах сосредоточено 47 %, а в подземных - 53 % фауны ксилобионтов. На долю обитателей живой коры и древесины стволов и ветвей приходится 26 %, сухой - 21 %, живой коры и древесины корней - 22 %, разлагающейся - 20 % и потерявшей структуру - 11 % видов. Из них хищные формы составляют около 14 % фауны.

Пищевая специализация ксилобионтов

Потребители живой и сухой свежееотмершей древесины, как правило, проявляют четкую специализацию по отношению к систематическому положению кормовых растений. В Каракумах на долю монофагов среди них приходится около 34 %, узких олигофагов - 63 %, а олигофагов и полифагов - менее 3 % фауны. При этом узкие олигофаги, олигофаги и полифаги заселяют разные виды растений, относящиеся к одной или близким жизненным формам. Наибольшее число монофагов выявлено на кустарниках семейства маревых. У видов кустарников сравнительно молодого рода *Calligonum* достоверных отличий в фауне ксилобионтов не выявлено.

Обитатели разлагающейся и особенно потерявшей структуру древесины не специализированы в отношении видов и родов растений (Ма-

гзев, 1977). Они реагируют прежде всего на экологические условия произрастания и жизненные формы растений, типы гнилей, вызываемых грибами, влажность и твердость древесины. В закрепленных песках Каракумов в сравнительно плотной древесине корней, пораженной трутовиками, разрушающими лигнин, обитают личинки древоедов рода *Avispaevia*. Прочие обитатели разлагающейся древесины более тесно связаны со степенью ее разложения, твердостью и влажностью, чем с типом гнили. Связь с совокупностью условий местообитания обуславливает в среднем более узкие ареалы потребителей разлагающейся древесины по сравнению с разрушителями живых и свежесотмерших тканей деревьев и кустарников.

Исторические особенности освоения древесины членистоногими

Становление трофических групп пустынных членистоногих, свойственных различным стадиям старения, отмирания и разложения древесины тесно связано с их эволюцией в целом.

Наиболее древние типы питания членистоногих — сапрофагия в широком смысле слова, или употребление в пищу разлагающихся остатков высших растений вместе с развивающейся на них микрофлорой, и зоофагия (Гильров, 1949). В этом плане сравнительно медленно разлагавшаяся древесина стволов и корней, преобладавших в древнем растительном покрове и имевших высокое обилие деревьев и кустарников, представляла собой весьма благоприятную и устойчивую среду для поселения многих почвенных сапрофагов и сопутствующих им хищников. Очевидно, на первых этапах осваивалась потерявшая структуру и сильно разложившаяся, а затем все более прочная отмершая и, наконец, живая древесина.

Разлагающаяся древесина сыграла выдающуюся роль в обособлении многих семейств грызущих метаморфных насекомых, где и поныне живут их самые примитивные представители. Они являются исходной средой обитания личинок хрущей, шелкоунов, древоедов, узкокрылок, пыльцеедов, дровосеков, долгоносиков и многих других жуков (Плавильщиков, 1936, 1958; Арнольди, Заславский, Тер-Минасян, 1965; Мамаев, Кривошеина, 1976; Гурьева, 1979; Данилевский, 1971 и др.). С сухой древесиной, по-видимому, исходно связаны капюшонники и

златки. Первично ксилофильны гусеницы многих семейств низших чешуекрылых, в частности стеклянниц и древоотщев (Кожанчиков, 1959). В гниющей древесине обитали предки и таких эпиморфных насекомых, как термиты (Жужиков, 1979). В потерявшей структуру древесине весьма обычны также исходно почвенные и подстилочные членистоногие (ногохвостки, клещи, некоторые двукрылые). Однако лишь немногие из них, например личинки галлиц, достигли заметных успехов в заселении неразрушенной древесины (Мамаев, 1960). Разумеется, в процессе освоения древесины во многих случаях осуществлялся вторичный переход членистоногих к обитанию в почве, рассмотрение которых выходит за рамки нашей работы. Заселение свежесмершей и живой древесины поставило ксилобионтов в тесную зависимость от биохимических особенностей деревьев и кустарников, что способствовало сужению их пищевой специализации в отношении круга кормовых растений.

Эволюция метаморфных насекомых – наиболее активных механических разрушителей древесины на всех стадиях ее старения, отмирания и разложения, в значительной мере коррелирует с эволюцией цветковых растений. Появление первых представителей тех и других относится к пермо-триасу, а их расцвет приходится на меловую и последующие эпохи (Основы палеонтологии, 1962; Тахтаджян, 1970). Обособление ксилобионтов среди эпиморфных насекомых происходило примерно в это же время. Так, термиты известны лишь с палеогена. Возможно, они существовали уже и в мелу. Очевидно, в условиях девона и карбона при отсутствии активных механических разрушителей древесины древних голосеменных деревьев и кустарников, процессы ее разложения с участием лишь микроорганизмов протекали довольно медленно, что, вероятно, явилось одним из важных факторов благоприятно сказавшихся на захоронении древесных растений. Иными словами, с появлением насекомых – разрушителей разлагающейся, сухой свежесмершей и живой древесины – существенно возросли темпы круговорота вещества и энергии в лесных экосистемах.

Циклы онтогенеза ксилобионтов

Продолжительность циклов. Обитателям разлагающейся, сухой и живой древесины деревьев и кустарников свойственны, как правило,

длительные циклы онтогенеза, большая часть которых приходится на стадию личинки. Их продолжительность связана с размерами ксилобионтов, питательностью, твердостью и состоянием заселяемых тканей. В более питательном лубе, по которому осуществляется основной ток пластических веществ, в сравнительно мягкой древесине молодых ветвей, не полностью утративших фотосинтетическую функцию, личинки насекомых растут быстрее, нежели в твердой живой и сухой, а также в малопитательной разлагающейся древесине сформированных ветвей, стволов и корней. В довольно мягких тканях полукустарников циклы онтогенеза ксилобионтов короче, чем в твердых органах кустарников. В надземных органах членистоногие заканчивают развитие в среднем быстрее, чем в корнях. У близких в систематическом отношении ксилобионтов в сходных средах обитания сроки питания крупных форм продолжительнее, чем мелких.

В песчаной пустыне чебольшим по размерам разрушителям коры деревьев и кустарников свойственны моновольтинные (долгоносики, бабочки сем. *Gelechiidae*), реже поливольтинные (клещи сем. *Eriophyidae* на кандымах) циклы. В одном поколении в году развиваются также мелкие обитатели живой и сухой древесины сравнительно тонких ветвей (галлицы *Stephanicola* на саксаулах, капюшонники *Eupaedanus* и *Rhoparata* на кандымах) и некоторые потребители полу- и сильно разложившейся древесины корней (пыльчеды рода *Mycetocharina*, двухлетние *Timia* и др.). Для большинства прочих ксилобионтов, трофически связанных со стволами и ветвями, характерны двухлетние циклы (златки *Asmaeoderella geretekensis*, *Chrysobothris deserticola*, *C. jakovlevi* на песчаной акации, *C. globicollis* на хвойнике, *Sphenoptera schneideri* на кандымах, *S. hauseri* и *S. punctatissima* на саксаулах, *S. ahageri* на черкеше и др.), а с корнями и прикорневыми частями стволов - 3-4-летние (хрущи рода *Pentodon*, усачи *Turkmenigena*, *Prionus*, бабочки *Holcocerus*, шелкокуны родов *Cardiophorus*, *Melanotus* и др.). В целом в фауне ксилобионтов деревьев и кустарников Каракумов поливольтинные виды составляют около 1,5%, моновольтинные - 40%, с двухлетним циклом - 27% и с 3-4-летним - 31,5%.

Типы циклов онтогенеза и их эволюция. Общеизвестно, что в условиях климата с хорошо выраженными сезонами развитие ксилобионтов, как правило, протекает с диапаузой, приуроченной к неблагоприятному периоду года. При этом в связи с практической неограни-

ценностью запасов пищи в многолетних органах деревьев и кустарников в течение всего года. Формирование диапаузы у обитающих в них членистоногих обусловлено преимущественно климатическими факторами. Разрушителям древесины в целом в подавляющем большинстве случаев свойственно наличие диапаузы на стадии имаго, незакончивших питание и взрослых личинок и ее отсутствие у яиц и куколок. Становлению жизненных циклов с эмбриональной диапаузой препятствуют прежде всего отрождение имаго многих ксилобионтов, в особенности жуков, с недоразвитыми половыми железами и невозможность созревания у них яиц без дополнительного приема пищи, обусловленные недостаточным накоплением питательных веществ личинками. По этой причине отродившиеся в начале неблагоприятного периода имаго ксилобионтов с указанным типом питания, который, по-видимому, наиболее примитивен в классе насекомых (Чумакова-Сафронович, 1951), уходят в диапаузу, приступая к размножению, лишь после его окончания. Важной предпосылкой к формированию эмбриональной диапаузы явилось сведение функций имаго ряда ксилобионтов к расселению и размножению, что мы наблюдаем у галлиц, ряда чешуекрылых, откладывающих яйца вскоре после отрождения без дополнительного питания. Однако и у них она, по-видимому, не получила реализации. Это связано с тем, что яйца обитателей древесины, как правило, неклеядоичны, то есть нуждаются в поступлении влаги извне, а если они и обеспечены влагой, то быстро теряют ее в сухой атмосфере вследствие слабых защитных свойств оболочек (Гиляров, 1949, 1970). С другой стороны, куколки большинства ксилобионтов открытые, с тонкими, легко проницаемыми покровами, неспособными противостоять даже небольшим колебаниям влажности. Они быстро развиваются и, в редким исключением, не диапаузируют (Кожанчиков, 1946). Важный этап на пути становления жизненных циклов с куколочной диапаузой — формирование у насекомых с полным превращением покрытых куколок и куколок с пупарием. Покрытые куколки характерны для обитающих в древесине чешуекрылых, двукрылых сем. *Cecidomyiidae*, *Scenopinidae*, *Asilidae* и др., однако и у них куколочная диапауза не получила распространения ввиду сравнительно слабых защитных свойств покровов этих куколок.

Основной особенностью сезонного развития ксилобионтов Каракумов являются приуроченность их яйцекладки к весенне-летнему периоду, отсутствие эстивации и наличие зимней диапаузы на стадии личинки и имаго. На долю видов с весенними сроками лёта имаго и

откладки яиц приходится около 22 %, раннелетними - 52, летними - 24 и позднелетними - менее 2 % фауны. В среднем виды с личиночной диапаузой летают позже, чем переживающие зиму в имагинальной стадии. Для ксилобионтов, зимующих в сходных стадиях, характерно смещение лёта имаго на более поздние сроки от мелких форм к крупным и от разрушителей надземных органов к обитателям корней. Случаи осеннего размножения, когда процессы роста и развития растений замирают, у потребителей древесины деревьев и кустарников не выявлены.

Виды с личиночной диапаузой составляют примерно 86 %, а с имагинальной - 14 % фауны ксилобионтов Каракумов. У первых на протяжении всего цикла чаще зимуют незакончившие питание личинки средних и старших возрастов, что определяет их сравнительно позднее окукливание и раннелетние и летние сроки лёта имаго. Этот цикл онтогенеза мы считаем наиболее близким к исходному непрерывному. Его широкое распространение в пустынях Турана связано с похолоданием, наступившим здесь со второй половины третичного периода. Усиление сезонных климатических различий привело к становлению жизненных циклов с зимней диапаузой на более стойких по отношению к воздействию внешних факторов стадиях выкормившейся личинки и имаго. Вполне понятно, что и в этих случаях у форм с многолетним циклом в первые годы жизни зимуют средневозрастные личинки. При этом циклы с имагинальной диапаузой не моложе, а, возможно, древнее циклов с диапаузой взрослых личинок. Они свойственны сравнительно теплолюбивым жукам, личинки которых в течение нескольких лет развиваются в корнях деревьев и кустарников часто на значительной глубине (*Lampetis*, *Carpodis*, *Pentodon*, *Melanotus*, некоторые *Cardiophorus*). Как известно, летом температура почвы с глубиной падает, что определяет в ней более поздние сроки наступления благоприятных для окукливания личинок термических условий, чем в надземных органах растений. В Каракумах в верхнем метровом слое почвы, где сосредоточена большая часть разрушающих корни артропод, падение температуры с глубиной продолжается до начала сентября, а затем начинается ее медленный рост. По этой причине отрождение имаго у ризобионтов происходит, когда приземные слои воздуха уже холоднее почвы и кормовые растения заканчивают вегетацию. Многие жуки, спровоцированные благоприятным температурным режимом в почве, покидают куколочные камеры и выходят на дневную поверхность, где они вынуждены

зимовать, прячась в подстилке, в верхних слоях почвы, в норах грызунов и т.д. с тем, чтобы весной и в начале лета приступить к полноценному питанию на вегетирующих кормовых растениях и успешно завершить цикл развития. Иными словами, описанный многолетний цикл развития с зимней имагинальной диапаузой на последнем году жизни является по сути производным от многолетнего цикла с диапаузой незаключивших питание личинок. Он формировался по мере перехода личинок жуков, нуждающихся в питании на стадии имаго, от обитания в надземных органах к жизни в корнях и является экологическим отражением законов о распространении тепла в глубь почвы. При этом происходило удлинение цикла на одну дополнительную зимовку в имагинальной стадии, смещение сроков лёта имаго и откладки яиц на весну и начало лета следующего года. Имагинальная диапауза ксилобионтов в рассматриваемом случае носит на себе уже черты специализации, так как она индуцирована неблагоприятными температурными и кормовыми условиями. Этот тип жизненного цикла получил распространение не только у ризобионтов, но и у многих педобионтов (*Chioneosoma*) в различных природных зонах.

Зимняя диапауза взрослых личинок чаще наблюдалась у моновольтинных форм в древесине сравнительно тонких ветвей, слабо защищающих их от воздействия внешних факторов (галлицы, долготносники и др.), реже у разрушителей корней с многолетним циклом (древоточцы).

Количественная характеристика комплексов ксилобионтов

Самыми многочисленными разрушителями древесины в пустыне являются личинки златок, заселяющие кормовые растения на протяжении почти всего жизненного цикла. Разрушают древесину пустынных растений также гусеницы древоточцев, личинки усачей, хрущей, древоедов, термиты. По составу доминирующих групп комплексов ксилобионтов в кандымниках на барханных и барханно-бугристых песках у песчаной акации и колючелистников относятся к бупрестидно-коссидному, кандымов - термитидно-бупрестидному типу; в илаковых белосаксаульниках на бугристых песках у хвойни и шишковатого - к коссидно-эукнемидно-бупрестидному, у кандымов - эукнемидно-бупрестидному и у белого саксаула - бупрестидно-скарбеидно-церамбицидному; а в ила-

ково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках у черного саксаула - к церамбицидно-скарабейдно-бупрестидному типу. В процессе онтогенеза растений становление комплексов ксилобионтов чаще наблюдается в средневозрастном, реже в конце молодого или в старом генеративном состоянии, что связано с особенностями старения и отмирания древесины у различных пород. У имматурных, виргинильных, а часто и молодых генеративных растений в древесине доминируют личинки златок и гусеницы древоотцев.

В процессе онтогенеза деревьев и кустарников численность и биомасса ксилобионтов возрастает от имматурных и виргинильных растений к старым, достигая 10-180, реже 500-650 экз/куст (в случае поселения термитов) и I-II г/куст в живом состоянии. Наибольшие показатели обилия ксилобионтов отмечены у старых и отмирающих особей песчаной акации, саксаулов, кандыма голова медузы. Суммарные значения численности и биомассы членистоногих, обитающих в древесине в экстрааридных условиях песчаной пустыни, достигают по сравнению с другими зонами небольших величин, что обусловлено как сравнительно небольшими запасами древесины, так и слабой ее заселенностью ксилобионтами вследствие высокого дефицита влажности. В урочищах селиновых кандымников и илаковых белосаксаульниках биомасса ксилобионтов не превышает 300 г/га, а в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках, самых высокопродуктивных сообществах песчаной пустыни - 1,6 кг/га в живом состоянии, составляя 0,005-0,013 % запасов абсолютно сухой древесины. Ксилофаги наиболее интенсивно воздействуют на древесину *Ammodendron conollyi*, *Calligonum caput-medusae*, а наименее - *Calligonum setosum*, *C. eriopodum*, *Haloxylon aphyllum*. В целом влияние ксилофагов на древесину уменьшается от кандымников на барханных и барханно-бугристых песках к бело- и черносаксаульникам на бугристых песках и по гонимиям (табл.22).

Важная особенность вертикального распределения ксилобионтов в песчаной пустыне - их концентрация в подземных органах. У большинства деревьев и кустарников биомасса ксилобионтов в корнях в 2,6-7,7 раза выше, чем в надземных органах. Особенно резко эта разница проявляется в илаковых белосаксаульниках на мелкобугристых песках с наименьшими значениями запасов влаги в верхних горизонтах почвы и относительной влажности воздуха в сухой и жаркий период по сравнению с другими урочищами песчаной пустыни (Гунин, Дедков, 1978).

КОМПЛЕКСЫ ЧЛЕНИСТОНОГИХ
В ЗЕЛЕННЫХ ПОБЕГАХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ

Среди однолетних фотосинтезирующих органов деревьев и кустарников песчаной пустыни членистоногими освоены преимущественно зеленые побеги афилльных растений. Минеры и галлообразователи листьев для пустыни мало характерны. Наиболее богатые комплексы галлообразователей свойственны побегам кандымов, саксаулов и других маревых.

Эрем спартон обвислый (*Eremosparton flaccidum*). Небольшое деревце (2-4 м) с прутьевидными сизовато-зелеными побегами. Эндемик баржанных песков Каракумов и Кызылкумов. Vegetирует с середины марта до октября, цветет в апреле - начале мая.

Почки зеленых побегов эремоспартона поражают клещи сем. *Eriophyidae*. В результате их сосания формируются разрастания из множества укороченных побегов, подобные "ведьминым метлам". В Каракумах клещи поражают эремоспартон спорадично, местами обычны, наибольшего обилия достигают в мае.

Кандымы (*Calligonum*). В галлах на зеленых побегах кандымов развиваются листовощки сахаро-гобийского рода *Pachypsyllodes*, клещи сем. *Eriophyidae*. Зеленые побеги в продольном направлении бурят гусеницы туранского вида *Ancylodes leucoserphala* младшего возраста.

У листовощек рода *Pachypsyllodes* в году до трех поколений, зимуют нимфы II-III возраста. Интенсивное образование примитивных двустворчатых галлов наблюдается лишь в апреле-мае, а к лету и осени их обилие резко снижается. Инквилинами галлов листовощек в Каракумах являются личинки турано-гобийских долгоносиков *Arion nevasiaticus* и *A. muschgroni*, развивающиеся более чем в одном поколении в году и зимующих в стадии имаго.

Клещи сем. *Eriophyidae* сосут верхние членики зеленых побегов кандымов, которые постепенно превращаются в бесформенные галлы, состоящие из плотно прилегающих друг к другу разрастаний паренхимы побегов. Распространены спорадично, развиваются с апреля до октября в нескольких поколениях. Зимуют, по-видимому, имаго. Галлы чаще встречаются на кандымах секции *Medusa* (*Calligonum arborescens*, *C. sarut-medusae*, *C. tubescens*). В одном галле небольших размеров питается более 500 клещей, концентрирующихся между стенками разра-

станий. Основным истребителем клещей сем. Eriophyidae являются хищные гамазовые клещи, постоянно и в большом количестве присутствующие в их галлах.

Гусеницы *Ancylodes leucoserphala* младшего возраста, выедающие сердцевину зеленых побегов, чаще встречались в апреле на *Calligonum caput-medusae*. В небольшом количестве они обнаружены также на *Calligonum arborescens*, *C. rubescens*, *C. exiopodum*.

В целом среди членистоногих, обитающих в зеленых побегах кандымов, абсолютно доминируют нимфы листоблошек рода *Rachuraulloidea*, на биомассу которых приходится до 99 % массы фитобионтов. В Восточных Каракумах в апреле-мае численность нимф и галлов листоблошек составляет в эркекселиновых кандымниках на барханных песках 38, в уркачиселиновых кандымниках и белосаксаульниках на барханно-бугристых песках - 247-291, в бело- и черносаксаульниках на закрепленных песках - 1-35 тыс. экз/га, биомасса галлов-соответственно 1,5, 11,7-13,3 и 0,1-1 кг/га (сырой вес) и биомасса нимф старшего возраста - 1, 86-97 и 0,2-10 г/г (живой вес) (табл.24,25). Столь резкие различия в биомассе галлов и нимф обусловлены тем, что масса одной живой нимфы старшего возраста в 136-150 раз меньше сырой и в 41-45 раз - сухой массы формируемого ею галла. Отношение биомассы галлов к массе зеленых побегов кандымов составляет в кандымниках на барханных песках у *C. arborescens* 0,7 %; в кандымниках и белосаксаульниках на барханно-бугристых песках у *C. caput-medusae* - 3,9-4,7, *C. setosum* - 8; в белосаксаульниках на бугристых песках у *C. rubescens* - 3,6, *C. setosum* - 8 и в черносаксаульниках по понижениям у *C. setosum* - 1,9 % (табл.29). Иными словами, наибольшие энергетические затраты кандымов на формирование галлов листоблошек рода *Rachuraulloidea* и других галлообразователей идут в барханно-бугристых и бугристых песках, а наименьшие - в крайних условиях произрастания кандымов - в барханных песках и долинообразных понижениях. Соответственно меняется и соотношение биомассы галлообразователей и массы зеленых побегов.

Хвойник шишконосный (*Ephedra strobilacea*). В оранжево-желтых галлах в основании члеников зеленых побегов хвойника в одном поколении в году развиваются галлицы внотуранского вида *Xerophedrozia bipartita*. Зимуют в галлах закончившие питание личинки. В Каракумах этот вид сравнительно редок и распространен спорадично. Осенью 1973 г. в илаковых белосаксаульниках Репетекского заповедни-

Численность и биомасса галлов (сырой вес) и их возбудителей (живой вес)
на кандымах в барханных и барханно-бугристых песках (данные учетов
апреле-мае 1973-1978 гг.)

Членистоногие	Барханные пески					Барханно-бугристые пески					
	эркекселиновые кандымники, <i>Calligonum arborescens</i>					уркачиселиновые кандымники, <i>Calligonum caput-medusae</i>					
	численность галлов	био- масса галлов	биомасса членистоногих			численность галлов	био- масса галлов	биомасса членистоногих			
	экз/м. тыс. ветвь экз/га	г/га	г/га	!	%	экз/м. тыс. ветвь экз/га	г/га	г/га	!	%	
Листоблошки											
<i>Pachypsyllodes patulus</i>	6,4	13,6	477	3,3	30,8	14,3	41,8	1463	10,0	10,3	
<i>P. probus</i>	3,1	6,6	231	1,6	15,0	11,5	33,6	1177	8,1	8,3	
<i>P. aemulus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>P. reverendus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>P. cornutus</i>	4,7	10,0	400	2,8	26,2	2,8	8,2	378	2,3	2,4	
<i>P. errator, P. citreus</i>	3,7	7,9	394	2,9	27,1	71,0	207,6	10380	76,8	78,8	
И т о г о	1,9	38,1	1502	10,6	99,1	99,6	291,2	13348	97,2	99,8	
<i>Eriophyidae</i>	0,2	0,4	85	0,1	0,9	0,3	0,9	175	0,2	0,2	

Барханно-бугристые пески

уркачиселинэ зые белосаксаульники

Членистоногие

*Calligonum caput-medusae**Calligonum setosum*

ИТОГО

	<i>Calligonum caput-medusae</i>			<i>Calligonum setosum</i>			ИТОГО							
	численность галлов	био-масса галлов	биомасса членистоногих	численность галлов	био-масса галлов	биомасса членистоногих	численность галлов	био-масса галлов	биомасса членистоногих					
	экз/м. ветвь	тыс. экз/га	г/га	г/га	%	экз/м. ветвь	тыс. экз/га	г/га	г/га	%	тыс. экз/га	г/га	г/га	%

Листоблок и
Rachysyalloides patulus

P. pr bus

P. renulus

P. reverendus

P. cornutus

P. errator, P. citreus

И т о г о

Eriophyidae

4,2	11,8	414	2,8	3,3	-	-	-	-	-	-	11,8	414	2,8	3,3
5,0	14,1	493	3,4	4,0	-	-	-	-	-	-	14,1	493	3,4	4,0
-	-	-	-	-	24,0	1,1	43	0,3	50	1,1	43	0,3	0,3	
-	-	-	-	-	26,0	1,2	47	0,3	50	1,2	47	0,3	0,3	
6,5	18,3	732	5,1	5,9	-	-	-	-	-	18,3	732	5,1	5,9	
71,2	200,6	1002,6	74,2	86,6	-	-	-	-	-	200,6	1002,3	74,2	85,8	
86,9	244,8	11667	85,5	99,8	50,0	2,3	90	0,6	100	247,1	11757	86,1	99,8	
0,2	0,8	169	0,2	0,2	-	-	-	-	-	0,8	169	0,2	0,2	

196

Численность и биомасса галлов (сырой вес) и их возбудителей (живой вес) на канцяхах и закрепленных песках (данные учетов 1977-1978 гг.)

Членистоногие	Илаковые белосаксаульники									
	Calligonum eriopodum					Calligonum tuberosum				
	численность галлов	био-масса галлов	био-масса членистоногих	численность галлов	био-масса галлов	биомасса членистоногих				
	экз/м. ветвь	тыс. экз/га	г/га	г/га	экз/м. ветвь	тыс. экз/га	г/га	г/га	%	
Листоблошки										
<i>Rachysyllodes argutus</i>	13,7	0,2	7	<0,1	-	-	-	-	-	
<i>R. probus</i>	-	-	-	-	7,0	6,3	222	1,5	21,1	
<i>R. aemulus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>R. reverendus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>R. scymnus</i>	-	-	-	-	18,9	17,1	685	4,8	67,4	
<i>R. errator, R. citreus</i>	-	-	-	-	2,3	2,1	104	0,8	11,2	
И т о г о	13,7	0,2	7	<0,1	28,2	25,5	1011	7,1	99,7	
Eriophyidae	-	-	-	-	0,1	0,1	18	0,1	0,3	

Членистоногие	Илаковые белосаксаульники									Илаково-разнотравно-однолетне-солянковые черносаксаульники				
	Calligonum setosum					ИТОГО				Calligonum setosum				
	численность галлов		био-масса галлов	биомасса членистоногих		численность галлов	био-масса галлов	биомасса членистоногих		численность галлов		био-масса галлов	биомасса членистоногих	
	экз/м. ветвь	тыс. экз/га	г/га	г/га	%	тыс. экз/га	г/га	г/га	%	экз/м. ветвь	тыс. экз/га	г/га	г/га	%
Листоблошки														
198 <i>Pachyrhynchus argutus</i>	-	-	-	-	-	0,2	7	0,1	0,5	-	-	-	-	-
<i>P. probus</i>	-	-	-	-	-	6,3	222	1,5	15,3	-	-	-	-	-
<i>P. aemulus</i>	20,6	5,2	207	1,5	57,2	5,2	207	1,5	15,3	13,5	0,7	27	0,2	95,2
<i>P. reverendus</i>	15,2	3,8	153	1,1	42,0	3,8	153	1,1	11,2	0,5	<0,1	1	<0,1	4,0
<i>P. cornutus</i>	-	-	-	-	-	17,1	685	4,8	49,0	-	-	-	-	-
<i>P. errator, P. citreus</i>	0,2	<0,1	3	<0,1	0,8	2,1	107	0,8	8,5	-	-	-	-	-
И т о г о	36,0	9,0	363	2,6	100	34,7	1381	9,8	99,8	14,0	0,7	28	0,2	100
Eriophyidae	-	-	-	-	-	0,1	18	<0,1	0,2	-	-	-	-	-

ка численность галлов *X. bipartita* составляла 0,22 экз/модельную ветвь с площадью сечения 1 см² (870 экз/га), в другие годы она была значительно ниже.

Саксаулы (*Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*). Среди деревьев и кустарников песчаной пустыни саксаулы обладают, пожалуй, самым богатым комплексом обитателей зеленых побегов. С саксаулов в настоящее время описано около 40 видов галлиц, 5 видов галлообразующих листоблошек сахаро-гобийского рода *Caillardia* (табл. 26, 27). В галлах на саксауле развиваются несколько видов клещей семейств *Eriophyidae* и *Phytoptipalpidae*.

Самки галлиц сахаро-гобийских родов *Asiodiplosis* и *Haloxylorhaga* (по 7 видов) с помощью телескопического яйцеклада-шупа поражают зимующие, редко не имеющие периода покоя, почки вегетативных и генеративных побегов саксаулов. В процессе питания личинок нарушается нормальная деятельность первичной меристемы и дифференциация почечных листьев, в результате чего формируются сидячие галлы, состоящие из одной или нескольких однокамерных чешуйчатых шишечек. Связь с почками, трогающимися в рост один раз в году, определяет у подавляющего большинства видов поливольтинные жизненные циклы с летне-зимней диапаузой яиц (*Asiodiplosis vernalis*), зимней диапаузой яиц (*A. stackelbergi*, *Haloxylorhaga biennis*) или взрослых личинок (*Haloxylorhaga* sp.) (рис. 10).

Самки около 17 видов почти вседневного рода *Stephenciola* имеющие вкладывающийся в анальный сегмент яйцеклад с мясистой центральной долей и дорсальной иглой, откладывают яйца внутрь зеленых побегов саксаула, на которых под влиянием отродившихся личинок формируются разнообразные галлы. Для большинства видов этого рода в пустыне характерны поливольтинные жизненные циклы с зимней диапаузой взрослых личинок в галлах, что обусловлено практически не прекращающимся ростом зеленых побегов саксаула в течение всего периода вегетации (рис. 10).

В галлах на зеленых побегах саксаула также развиваются 5 видов галлиц широко распространенного рода *Baldratia* и 1 вид туранского рода *Aridofavilla*. У большинства видов зимуют взрослые личинки в галлах. У туранского вида *B. kozlovi* и турано-гобийского *B. przewalskii* одно поколение в году.

Нимфы листоблошек рода *Caillardia* сосут зимующие и не имеющие периода покоя почки или концы трогающихся в рост основных и

Численность и биомасса галлов (сырой вес)
на саксауле в илаковых

Членистоногие	29 апреля 1978 г.						Дата	
	численность галлов		биомасса галлов		биомасса членистоногих		численность галлов	
	экз/м. ветвь	тыс. экз/га	кг/га	%	г/га	%	экз/м. ветвь	тыс. экз/га
Листоблошки								
<i>Caillardia</i> spp.	2,4	16,0	1,1	23,4	11,0	52,1	12,7	84,7
Галлицы								
<i>Stephaniola gigas</i> , <i>S. similata</i>	2,9	19,4	2,3	48,9	6,6	31,3	0,1	0,7
<i>Haloxylorhaga inornata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stephaniola</i> spp.	1,4	9,3	0,3	6,4	2,3	10,9	0,4	4,0
<i>Haloxylorhaga</i> sp.	-	-	-	-	-	-	0,8	5,3
Итого	4,3	28,7	2,6	55,3	8,9	42,2	1,5	10,0
Eriophyidae	0,7	4,7	1,0	21,3	1,2	5,7	0,2	1,3
Curculionidae	-	-	-	-	-	-	0,2	1,3
Всего	7,4	49,4	4,7	100	21,1	100	14,6	97,3

боковых ассимиляционных, реже генеративных побегов. Под их влиянием формируются сидячие или расположенные на верхушках побегов одиночные шишковидные галлы, состоящие из плотно прилегающих или оттопыренных чешуек. В галле под чешуйками держится чаще одна нимфа. В Каракумах листоблошки развиваются в трех, а в Прибалхашье - в двух поколениях с конца марта - апреля до августа-сентября, что связано со значительным верхушечным ростом и ветвлением вегетативных побегов саксаула в течение всего периода вегетации. Зимуют яйца, реже нимфы II-III возраста (рис.10).

Клещи сем. Eriophyidae деформирует тронувшиеся в рост почки, а также верхние членики побегов саксаула, способствуя образованию а

и. возбуждающих их членистоногих (живой вес)
белосаксаульниках

учета									
26 июня 1978 г.				19 сентября 1980 г.					
биомасса галлов		биомасса членистоногих		численность галлов		биомасса галлов		биомасса членистоногих	
кг/га	%	г/га	%	экз/м. ветвь	тыс. экз/га	кг/га	%	г/га	%
2,5	77,5	25,4	91,4	0,7	4,7	0,3	13,0	3,3	26,8
0,1	3,1	0,2	0,7	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	6,1	40,7	0,1	4,4	2,7	21,9
0,2	6,2	1,5	5,4	2,1	14,0	0,3	13,0	2,8	22,6
0,1	3,1	0,2	0,7	1,4	9,3	1,6	69,6	3,5	28,5
0,4	12,4	1,9	6,8	9,6	64,0	2,0	87,0	9,0	73,2
0,3	9,3	0,3	1,1	-	-	-	-	-	-
0,1	0,8	0,2	0,7	-	-	-	-	-	-
3,2	100	27,8	100	10,3	68,7	2,3	100	12,3	100

них бесформенных галлов. Поражают вегетативные и генеративные побеги. В Каракумах в собственных галлах развиваются в апреле-июне более чем в одном поколении, а затем переселяются в галлы листоблошек рода *Caillardia*, где питаются до осени и зимуют во взрослой стадии.

В конце марта - начале апреля спящие почки порослевых побегов на сравнительно толстых ветвях и стволах черного и редко белого саксаулов поражают ярко-красные клещи сем. *Phytoptiridae*, вызывая интенсивное ветвление почек и формирование множества мелких сидячих шишковидных галлов, состоящих из мясистых чешуй. Развиваются до октября в нескольких поколениях. В течение этого периода происходит усыхание одних галлов и образование новых. Зимуют взрослые клещи в

Численность и биомасса галлов (сырой вес)
на саксауле в илаково-разнотравно-

Членистоногие	I мая 1978 г.						Дата	
	численность галлов		биомасса галлов		биомасса членистоногих		численность галлов	
	экз/м. ветвь	тыс. экз/га	кг/га	%	г/га	%	экз/м. ветвь	тыс. экз/га
Листоблошки								
<i>Caillardia</i> spp.	19,3	632,4	50,3	44,0	442,7	61,1	9,2	301,5
Галлицы								
<i>Stephaniola gigas</i>	2,6	85,2	10,2	8,9	28,1	3,9	0,6	19,7
<i>S. similata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Haloxylophaga inornata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. pusilla</i>	-	-	-	-	-	-	0,2	6,6
<i>Stephaniola</i> spp.	0,9	29,5	1,1	1,0	7,9	1,1	3,5	114,7
<i>Asiodiplosis festinans</i>	8,6	281,8	11,3	9,8	197,3	27,3	-	-
<i>A. stackelbergi</i>	-	-	-	-	-	-	3,9	127,9
<i>Haloxylophaga</i> sp.	-	-	-	-	-	-	4,9	160,6
Итого	12,1	396,5	22,6	19,7	233,3	32,3	13,1	429,4
Eriophyidae	5,8	190,1	41,8	36,3	48,0	6,6	0,1	3,3
Curculionidae	-	-	-	-	-	-	0,2	6,6
Всего	37,2	1219,0	115,0	100	724,0	100	22,6	740,8

усохших галлах. Выходят из галлов и расселяются в конце марта - первых числах апреля. Под сильно пораженными кустами в это время на поверхности почвы и стволах образуют значительные по площади красные скопления. Распространены спорадично, но отдельные кусты поражают в течение многих лет, вызывая их гибель.

Летом на зеленых побегах саксаула изредка встречаются также слабовидимые галлы долгоносиков, по-видимому, рода *Apion*.

и возбуждающих их членистоногих (живой вес)
однолетнесолянковых черносаксаульниках

учета									
27 июня 1978 г.					19 сентября 1980 г.				
биомасса галлов		биомасса членистоногих		численность галлов		биомасса галлов		биомасса членистоногих	
кг/га	%	г/га	%	экз/м. ветвь	тыс. экз/га	кг/га	%	г/га	%
12,1	52,6	114,6	70,5	1,1	36,0	2,5	6,3	25,2	6,7
2,2	9,6	6,5	4,0	0,4	13,1	1,5	3,7	4,7	1,3
-	-	-	-	65,9	2159,5	4,3	10,8	142,5	37,8
40,1	0,1	0,8	0,5	1,8	59,0	0,2	0,5	8,3	2,2
4,5	19,5	31,0	19,1	2,5	81,9	1,6	4,0	16,4	4,3
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1,0	4,3	2,7	1,7	4,8	157,3	12,6	31,6	143,1	37,9
2,4	10,4	5,0	3,1	3,0	98,3	17,2	43,1	36,9	9,8
10,1	43,9	46,0	28,4	78,4	2569,1	37,4	93,7	351,9	93,3
0,7	3,1	0,8	0,5	-	-	-	-	-	-
0,1	0,4	1,1	0,6	-	-	-	-	-	-
23,0	100	162,5	100	79,5	2605,1	39,9	100	377,1	100

Весной (апрель - начало июня) в Каракумах в комплексах галлообразователей на черном саксауле преобладают нимфы листоблошек турано-гобийского вида *Caillardia robusta* и туранских форм *C. inedita*, *C. azurea*, клещи сем. Eriophyidae. Несколько меньше участие в них личинок галлиц родов *Asiodiplosis* и *Stephaniola* (табл.27). На белом саксауле весной доминируют нимфы туранских листоблошек *Caillardia notata*, *C. ascola* и турано-гобийской *C. robusta* личинки

галлиц рода *Stephaniola* и клещи сем. *Eriophyidae* (табл.26). В целом на этот период приходится развитие галлиц рода *Stephaniola*, листоблошек *Caillardia notata*, *C. accola*, *C. robusta*, *C. inedita* - первого, *C. azurea* - первого и второго поколений; клещей сем. *Eriophyidae* галлы которых сморщиваются и усыхают в июне, а численность их обитателей резко снижается.

Летний комплекс (июнь-август) на саксаулах складывается в основном за счет личинок галлиц рода *Stephaniola*, нимф листоблошек *C. robusta*, *C. inedita*, *C. notata*, *C. accola* - второго, а *C. azurea* - третьего поколений. Причем у галлиц летом наблюдается некоторая депрессия, а обилие листоблошек не только не снижается, а, напротив, в особенности на белом саксауле, - увеличивается.

В осенне-зимний и ранневесенний периоды (конец августа - март) в комплексах фитобионтов резко преобладают личинки галлиц, активно питающиеся осенью и, как правило, зимующие в галлах. Обилие галлов листоблошек к осени резко снижается, а их зимовка проходит преимущественно в стадии яйца. У черного саксаула в конце августа - сентябре доминируют личинки туранских видов *Asiodiplosis stachelbergi* и *Naloxylorhaga* sp., а у белого - личинки *Naloxylorhaga* sp. В октябре-марте на белом и черном саксаулах преобладают личинки *Naloxylorhaga* sp. и *Stephaniola* spp.

Таким образом, наиболее сложный состав комплексов членистоногих, обитающих в зеленых побегах саксаулов, наблюдается весной - в апреле-мае. К лету, осени и зиме происходит их постепенное обеднение. По составу преобладающих групп комплексы фитобионтов саксаулов весной относятся к эриофиидно-цецидомиидно-псилидному, летом - цецидомиидно-псилидному, а осенью, зимой и ранней весной - к цецидомиидному типам.

Суммарное обилие галлов членистоногих на саксаулах достигало максимума в период наибольшего развития комплексов фитобионтов, в конце апреля - мае (табл.26, 27). В это время их численность на черном саксауле в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках составляла I-I,5 млн. экз/га, на белом саксауле в илаковых белосаксаульниках - около 50 тыс. экз/га, а фитомасса соответственно II5 и 4,7 кг/га в сыром состоянии. При этом биомасса фитобионтов в черносаксаульниках достигала 724, а в белосаксаульниках - 21 г/га в живом состоянии. Одна из причин предпочтительности галлообразователями побегов черного саксаула по сравнению с белым, вероятно, кроется в их более высокой обводненности. Содержание влаги

в зеленых побегах черного саксаула составляет 69-70 %, а белого - 53-55 % (Гунин, Дедков, 1978). У более длительно вегетирующего черного саксаула наблюдалось уменьшение обилия галлообразователей в летнее время и второй его максимум осенью, заметно меньший весеннего. У белого саксаула отмечалось сравнительно равномерное снижение обилия галлов членистоногих от весны к осени.

Отношение биомассы галлов фитобионтов к массе зеленых побегов составляет весной у белого саксаула 2,9, у черного - 5,2 %, летом-соответственно 2 и 1 % и осенью-1,4-1,8 % (табл.29). Если учесть, что этим периодам соответствуют галлы возбудителей разных поколений, за исключением *Asiodiplosis stackelbergi* и *Haloxylophaga* sp., галлы которых попадают в летние и осенние учеты, то общее отчуждение галлообразователями фитомассы зеленых побегов у белого саксаула составит 6,2 %, а у черного - 7,9 %. По данным Б.М.Мамаева (1975), Акибае, Марыйской области галлообразователи в весенне-летнее время отчуждают 7-10 % фитомассы зеленых побегов черного саксаула. Галлы членистоногих на саксаулах вскоре после вылета хозяев усыхают, а часто сравнительно быстро опадают, что особенно свойственно галлам листоблошек. Иными словами, кроме общих энергетических затрат саксаулов на питание галлообразователей последние вызывают преждевременное высыхание и опадение у черного саксаула 175 кг/га зеленой массы в сыром или 54 кг/га в сухом состоянии, а у белого соответственно 10 и 4,5 кг/га за период вегетации.

Отношение биомассы галлообразователей в живом состоянии к сырой массе галлов весной у черного саксаула равно 1:160, у белого - 1:223 (табл.29). Столь значительные различия этого показателя у белого и черного саксаулов объясняются прежде всего его большим непостоянством у отдельных видов фитобионтов. Дело в том, что в начальный период развития галлы растут значительно быстрее своих возбудителей, на что обращали внимание Б.М.Мамаев и И.П.Кривошеина (1965). Так, у галлиц *Haloxylophaga* sp. соотношение массы личинок младшего возраста и их галлов составляет 1:482, а старшего - 1:41. У личинок младшего и среднего возраста *Stephaniola similata* это соотношение равно 1:398, а старшего - 1:143. Однако галлицы и листоблошки, как правило, прекращают рост раньше, чем личинки и нимфы закончат развитие. В связи с этим отношение массы нимф и личинок старшего возраста к массе их галлов у отдельных видов -

величина сравнительно постоянная, незначительно меняющаяся лишь у разных поколений и в разные по метеорологическим условиям годы. Так, у *Caillardia notata* она колеблется в пределах 1:57 - 1:68, а у *C. robusta* - 1:89 - 1:104 (табл.28). Близки ее значения у *Stephanicla pusilla*, *Haloxylorhaga* sp., *H. inornata*, *Asiodiplosis stackelbergi*, составлявшие 1:21 - 1:41. Значительно возрастает разница в массе личинок и деформированных ими тканей растений у крупногалловых видов (*S. similata*). Однако, несмотря на столь динамичную картину подобных соотношений, связанную с тем, что одни личи в момент учета находятся на начальных этапах онтогенеза, другие заканчивают развитие, все же удается уловить общую закономерность, выражающуюся в уменьшении разницы массы галлообразователей и их галлов от весны к лету и осени. У белого саксаула эта разница уменьшается в 1,2-1,9, а у черного - в 1,1-1,5 раза. Это объясняется, вероятно, максимальным по интенсивности ростом зеленых побегов саксаула в конце апреля - первой половине июня (Стещенко, 1977 б), обеспечивающим формирование весной более крупных галлов по отношению к массе развивающихся в них нимф и личинок, чем летом и осенью, когда темпы роста побегов существенно снижаются.

В целом отношение массы галлообразователей в живом весе к массе зеленых побегов в сухом состоянии у черного саксаула равно около 1:950, а у белого - 1:3410 (табл.29). Иными словами, членистоногие, развивающиеся в тканях побегов черного саксаула, воздействуют на них в 3,6 раза интенсивнее по сравнению с белым.

Черкез Рихтера (*Salsola richteri*) - кустарник высотой до 1,5-2 м, распространенный в Иране, Каракумах и Кызылкумах от барханных до бугристых песков, однако ни в одном из естественных фитоценозов песчаной пустыни не занимает доминирующего положения. Оптимальные условия обитания для черкеза складываются в барханно-бугристых песках, где его численность достигает 50-75 экз/га при сомкнутости крон 1-1,6 %.

Зимующие почки укороченных вегетативных и генеративных побегов черкеза сильно поражают галлицы туранских видов *Haloxylorhaga salsolicola* и *Asiodiplosis* spp., под воздействием личинок которых формируются сидячие галлы. У *H. salsolicola* они крупные, шаровидные, состоящие из множества палочковидных, однокамерных выростов, покрытых ворсинками. Галлы *Asiodiplosis* spp. шишковидные, у одного зиды они одиночные с густым ворсом, у другого располага-

Соотношение среднего веса галлов и возбуждающих их
насекомых на зеленых побеге кустарников

Насекомые	Средний сырой вес одного галла, мг	Средний живо- вес одной ли- чинки или ним- фы (мг) и их количество в галле	Отношение веса воз- будителя к весу галла
I	2	3	4

Л и с т о б л о ш к и

<i>Rachysylloloides errator</i> , нимфы старшего возраста (16 мая 1980 г.)	50,0	0,37 x I	I:135
<i>R. cornutus</i> , нимфы старшего возраста (16 мая 1980 г.)	40,0	0,20 x I	I:143
<i>Caillardia notata</i> : Нимфы старшего возраста перво- го поколения (11 мая 1980 г.)	56,5	1,0 x I	I:57
Нимфы старшего возраста второ- го поколения (20 июля 1980 г.)	41,5	0,61 x I	I:68
<i>Caillardia robusta</i> : Нимфы старшего возраста перво- го поколения (11 мая 1980 г.)	178,0	2,0 x I	I:89
Нимфы старшего возраста второ- го поколения (29 июля 1980 г.)	77,8	0,75 x I	I:104

Г а л л и ц ы

<i>Stephaniola similata</i> : Личинки старшего возраста перво- го поколения (18 мая 1980 г.)	171,0	1,20 x I	I:143
Личинки младшего и среднего возраста третьего поколения (20 сентября 1980 г.)	83,5	0,21 x I	I:398

I	!	2	!	3	!	4
<i>Stephaniola pusilla</i> , личинки старшего возраста (28 сентября 1980 г.)		3,0		0,14 x I		I:2I
<i>Haloxylorhaga inornata</i> , личинки старшего возраста (28 сентября 1980 г.)		2,1		0,07 x I		I:30
<i>Haloxylorhaga</i> sp.: Личинки младшего возраста (20 сентября 1980 г.)		168,8		0,063x5,6= =0,35		I:482
Личинки старшего возраста (29 февраля 1980 г.)		215,8		0,94x5,6= =5,26		I:4I
<i>Asiodiplosis stackelbergi</i> , личинки старшего возраста (15 сентября 1980 г.)		108,3		0,91x4,8= =4,36		I:25

ются одиночно или включают несколько шишечек с более редким ворсом. Жизненные циклы *H. salsolicola* и одного из исследованных видов рода *Asiodiplosis* - моновольтинные с зимовкой в стадии яйца. У другого вида рода *Asiodiplosis* в галлах зимуют личинки младшего возраста, что у пустынных галлиц наблюдается крайне редко. Наибольшее обилие галлов учитывалось в барханно-бугристых песках. В 1980 г. в уркахиселиновых белосакса, льниках Репетекского заповедника численность галлов *Asiodiplosis* spp. составляла 63,9, *H. salsolicola* - 8,8 экз/модельную ветвь с площадью сечения 1 см² (37,1 и 5,7 тыс. экз/га), а их фитомасса-соответственно 3,7 и 7,8 кг/га в сыром состоянии.

Общая характеристика комплексов членистоногих в зеленых побегах деревьев и кустарников

В песчаной пустыне членистоногими освоены побеги практически всех деревьев и кустарников. С популяциями одного вида растений связаны 1-40 видов фитобионтов. Самые богатые комплексы фитобионтов характерны для саксаулов, кандымов, в частности *Calligonum arborescens*, *C. caput-medusae*, черкезов, тамарисков и др.

В настоящее время в Каракумах и прилегающей части Кызылкумов выявлены 85 видов членистоногих, обитающих в тканях побегов. Из них на долю галлиц приходится 55 (64 %) видов, листоблошек - 16 (18,6 %), клещей семейств *Eriophyidae*, *Phytotritpalpidae* и долгоносиков - по 6 (7 %) и чешуекрылых - 3 (3,4 %) вида.

Основу фауны Каракумов составляют представители пустынных сахаро-гобийских (*Rachysylloides*, *Caillardia*, *Haloxylorhaga*, *Asiodiplosis*) и почти всецветных (*Stephaniola*, *Arion*) родов, образовавших в пустынях Турана эндемичные виды. Туранские эндемики в ней составляют около 77 %, из них почти половина не встречается за пределами Южного Турана. Значительную долю составляют также турано-гобийские виды.

Группы галлообразователей зеленых побегов

Личинки подавляющего большинства фитобионтов зеленых побегов деревьев и кустарников в процессе питания нарушают нормальную деятельность первичной и вторичной меристемы, способствуя образованию галлов. Участие форм, в процессе развития которых не происходит внешне заметных изменений побегов, незначительно. Галлообразователи песчаной пустыни по особенностям формирования и строения галлов могут быть разделены на пять основных групп, в которые не включены специфические случаи галлообразования у отдельных видов.

К группе наиболее слабых галлообразователей отнесены насекомые с неполным превращением, самки которых откладывают яйца на побеги, под чешуйки у их основания и т.д., а отродившиеся нимфы присасываются к поверхности побегов или между прилегающими друг к другу основаниями главных и боковых побегов. В процессе питания они стимулируют рост окружающих тканей, способствуя формированию дву-

счорчатых закрытых или полузакрытых галлов. В подобных галлах развиваются нимфы листоблошек рода *Pachypsyllodes* на кандымах, чер. ецы *Acanthosoccus orbicularis* на тамариске.

Самки метаморфных галлообразователей второй группы откладывают яйца внутрь сформированных побегов, возможно, также под чешуи в местах соединения члеников, а отродившиеся личинки развиваются внутри побегов, вызывая их простое вздутие или образование типичных галлов разнообразной формы. При этом личинки одних видов ведут в галле неподвижный образ жизни, всасывая жидкую пищу (личинки галлиц), другие грызут ткани галла и более подвижны (личинки долгоносиков). Окукливаются личинки, как правило, в галлах. Вокруг закончивших питание личинок галлиц происходит одревеснение тканей и они инкапсулируются, одревеснения стенок куколочных камер долгоносиков не наблюдалось. В пустыне такие галлы образуются под влиянием личинок галлиц родов *Stephaniola*, *Aridofavilla*, *Baldratia*, *Careopalpis*, *Xerophedromyia* и др., личинок некоторых долгоносиков рода *Lipon*.

Сосущие членистоногие следующей группы, представленные преимущественно клещами сем. *Eriophyidae*, поражают тронувшиеся в рост почки, не препятствуя дифференциации члеников, а также наиболее активно растущие верхние членики побегов. При этом происходит уродливое разрастание члеников в результате локализованной латеральной пролификации паренхимы (Слепян, 1958). Клещи в массе держатся между прилежащими стенками разрастаний, обычны на кандымах, саксаулах, тамарисках.

Членистоногие четвертой группы специализировались на поражении тронувшихся в рост почек основных и боковых побегов, а также конусов нарастания побегов. При этом под влиянием отродившихся нимф и личинок происходит нарушение точек роста пораженных органов, полное видоизменение почек и верхушек побегов и формирование сидячих или расположенных на концах побегов одиночных чешуйчатых галлов. Чешуйки представляют собой сильно развитые рудименты листьев (Слепян, 1958). В пустыне возбудителями подобных галлов, свойственных исключительно кустарникам с членистыми побегами, являются сосущие насекомые: листоблошки родов *Colpoclesia* и *Craetina* на тамарисках, *Caillardia* на саксаулах и анабазисах, некоторые личинки галлиц (вероятно, *Isosandalum* на тамариске).

К последней наиболее специализированной группе галлообразова-

телей относятся галлицы родов *Asiodiplosis* и *Haloxylorhaga*, поражающие зимующие, реже не имеющие периода покоя пазушные почки вегетативных и генеративных побегов. Отродившиеся в начальный период роста почек личинки способствуют их полной деформации и формированию сидячих, чаще однокамерных шишковидных галлов. При откладке в почку одного яйца образуются галлы из одной шишки. При заражении почки большим числом яиц происходит ее интенсивное ветвление на ранних стадиях роста и формирование галлов из нескольких шишек. У кустарников с членистыми побегами (*Haloxylon*, *Anabasis*) образуются чешуйчатые шишки, а с укороченными побегами, или брахибластами (*Salsola richteri*, *S. arbuscula*) — шишки имеют сплошные стенки и покрыты ворсинками или листиками. По мере роста личинок происходит их обрастание зачаточными листочками или тканями почки. По этой причине не происходит полного погружения личинок в растительные ткани, и к концу их онтогенеза одревесневают лишь нижняя, или нижняя и боковая части куколочной камеры, закрытой сверху чешуйками или ворсинками.

Иными словами, галлообразователи первых двух групп, составляющие 57 % фауны фитобионтов, поражают сформированные побеги, нарушают нормальную деятельность вторичной меристемы, что не приводит к коренной перестройке в строении побегов. Среди них преобладают виды, складывающие яйца внутрь побегов, вследствие чего их личинки полностью изолированы от окружающей среды. Галлообразователи четвертой и пятой групп, на долю которых приходится 35 % фауны, оказывают отрицательное влияние на функционирование первичной верхушечной меристемы почек и конусов нарастания побегов, вызывая их полное видоизменение. Их личинки ведут в галлах полускрытый образ жизни, причем в пятой группе они более изолированы от влияния внешних факторов, чем в четвертой. Клещи сем. *Eriophyidae*, образующие третью группу, специализировались на поражении вторичной, а также боковой и вставочной первичной меристемы. Их участие в фауне менее значительно (5 %).

Пищевая специализация обитателей зеленых побегов

Галлообразователи зеленых побегов деревьев и кустарников песчаной пустыни, значительная часть которых связана с жидкой пищей,

довольно чутко реагируют на биохимические особенности растений и отличаются весьма узкой пищевой специализацией. Среди них на долю монофагов приходится около 42 % фауны, остальные виды - преимущественно олигофаги, заселяющие близкие виды растений одной жизненной формы. Интересно отметить, что пищевая специализация галлообразователей, связанных с почками : конусами нарастания, несколько уже, чем видов, поражающих сформированные побеги. Пищевые связи с кормовыми деревьями и кустарниками у обитателей зеленых побегов, по-видимому, теснее, чем у потребителей живой древесины. Так, если фауна фитоксилофагов кустарников рода *Calligonum* крайне однородна, то в фауне галлообразователей отдельных видов и особенно секций кандымов имеются существенные отличия.

Исторические особенности освоения зеленых побегов галлообразующими членистоногими

Становление основных групп галлообразователей зеленых побегов деревьев и кустарников тесно связано с их эволюцией.

Прежде всего обращает на себя внимание значительная гетерогенность пустынных фитобионтов по происхождению, характеру питания и постэмбриональному развитию. Исходный образ жизни сосущих эпиморфных членистоногих - клещей сем. *Phytoptipalpidae*, *Eriophyidae* (Бэкер, Уартон, 1955), листоблошек сем. *Aphalaridae* - открытый. К полускрытому обитанию в галлах у них приспособились наиболее специализированные представители первоначально, по-видимому, в условиях засушливого климата. В одних случаях процесс освоения растительных тканей зашел довольно далеко, в других он выражен слабее. Так, органы растений сильно деформируют большинство клещей сем. *Eriophyidae*. У листоблошек в галлах развиваются нимфы немногих родов (*Caillardia*, *Pachysyllodes*) или даже отдельных видов (*Colpocsenia aliena*). Заселение тканей зеленых побегов грызущими (долгоносики, низшие чешуекрылые) и сосущими (галлицы) в личиночной стадии метаморфными насекомыми шло путем их перехода от жизни в более твердых многолетних органах растений к обитанию в более мягких зеленых частях. Освоение галлицами сформированных зеленых побегов и почек происходило, вероятно, полифилетически в двух рано разошедшихся ветвях их филогенетического развития, связанных с обособлением у са-

мок приспособленного к откладке яиц внутрь тканей вкладывающегося в анальный сегмент яйцеклада : мясистой вентральной долей и склеротизированной дорсальной иглой, с одной стороны (*Stephaniola*, *Baldratia* и др.) и телескопического яйцеклада-щупа с сильно редуцированными пластинами, сформировавшегося в процессе откладки яиц в трещины коры, пазухи листьев и т.д.; с другой (*Haloxulophaga*, *Asiodiplosis*).

Комплексы членистоногих, обитающих в зеленых побегах пустынных деревьев и кустарников, по-видимому, моложе комплексов ксилобионтов. По меньшей мере это справедливо в отношении развивающихся в тканях побегов метаморфных насекомых, предки которых были фитоксилофагами. Наиболее ранние палеонтологические находки отпечатков листьев растений с галлами клещей сем. *Eriophyidae* относятся к палеогену (Основы палеонтологии, 1962).

Циклы онтогенеза галлообразователей

Продолжительность циклов. Галлообразователям зеленых побегов деревьев и кустарников свойственно быстрое развитие. Это обусловлено их небольшими размерами, а также трофическими связями с соками растений или мягкими и питательными фотосинтезирующими тканями. Наиболее продолжительно (до 6-7 месяцев) питаются личинки галлиц в желтых галлах-вадутиях (*Baldratia*, *Xerophedrochyla*), в образующихся из почек саксаула беловатых чешуйчатых галлах (*Haloxulophaga*) с ослабленной функцией фотосинтеза. Сроки питания личинок и нимф в зеленых галлах составляют от 1 до 1,5-2 месяцев.

Большая продолжительность вегетации деревьев и кустарников песчаной пустыни (конец марта, апрель-октябрь), а также практически не прекращающийся рост и ветвление зеленых побегов в течение этого периода обеспечивают большинству галлообразователей, связанных со сформированными побегами, конусами их нарастания и не имеющими периода покоя почками, благоприятные условия для заселения побегов, интенсивного развития в течение нескольких месяцев, и определяют их поливольтинные жизненные циклы. В Каракумах до трех поколений в году наблюдалось у листоблошек родов *Pachypsyllodes*, *Caillardia* галлицы рода *Stephaniola*, долгоносиков *Apion mecasiticus* A. жуков *Chrysomelidae*. Несколько поколений дают клещи сем. *Eriophyi-*

дае. Моновольтинные циклы наиболее характерны для галлиц, поражающих зимующие, реже не имеющие периода покоя почки, трогающиеся в рост один раз в году. В целом, в фауне членистоногих, обитающих в зеленых побегах деревьев и кустарников Каракумов, моновольтинные виды составляют 30%, а поливольтинные – 70%. Весь цикл онтогенеза у моно- и поливольтинных видов протекает в галлах.

Типы жизненных циклов и их эволюция. Исходные циклы онтогенеза галлообразователей зеленых побегов деревьев и кустарников в условиях климата со слабо выраженными сезонами – поливольтинные и непрерывные. В процессе эволюции с увеличением сезонных различий, сокращением сроков вегетации растений, смещением периода интенсивного роста и развития поражаемых органов на весну и начало лета, у галлообразователей происходило формирование приспособлений к переживанию неблагоприятного периода года в состоянии диапаузы и становление моновольтинных циклов.

У пустынных галлообразователей диапауза протекает на стадиях личинки или нимфы, имаго и яйца. В Каракумах на долю видов с диапаузой нимф и личинок младших и средних возрастов приходится 19%, закончивших питание личинок – 45%, имаго – 12% и яиц – 24% фауны обитателей зеленых побегов. При этом у личинок и имаго наблюдается лишь зимняя диапауза, а у яиц – зимняя и летне-зимняя. Зимняя диапауза отмечена у 88%, а летне-зимняя – 12% видов.

Жизненные циклы с зимней диапаузой свойственны поливольтинным, реже длительно питающимся моновольтинным членистоногим, связанным с непрерывающимися рост и развитие в течение почти всего периода вегетации побегами, конусами их нарастания, зимующими и не имеющими периода покоя почками одновременно. На стадии незакончившего питания нимф чаще зимуют листоблошки рода *Pachypsyllodes*, взрослых личинок – галлицы родов *Stephaniola*, *Baldratia*, иногда *Haloxylytraphaga*, имаго – клещи и долгоносики рода *Arion*. Эти циклы сравнительно близки к исходным. Приостановка в развитии членистоногих в данном случае обусловлена похолоданием и прекращением вегетации растений в зимнее время. На территории пустынь Турана они получили широкое распространение, по-видимому, еще до формирования здесь пустынного климата. У долгоносиков рода *Arion* имагинальная диапауза протекает вне кормовых растений во вторичных укрытиях. Саксауловые клещи сем. *Eriophyidae* зимуют в галлах листоблошек рода *Caillardia*, а сем. *Phytoptipalpidae* в собственных сухих галлах.

Эмбриональная диапауза у галлиц моложе личиночной. Она связана с их переходом к полукрытому и открытому способу откладки яиц в покоящиеся почки. При поражении почек с зимним покоем формируется зимняя, а с летне-зимним — летне-зимняя диапауза яиц. Зимняя эмбриональная диапауза у первично открытоживущих листоблещек, как правило, обусловлена суровыми экологическими условиями холодного периода года. При повышении температуры воздуха в зимние месяцы она сменяется нимфальной диапаузой. У пустынных галлообразователей циклы онтогенеза с диапаузой яиц получили развитие, по-видимому, с четвертичного периода в связи с нарастанием континентальности климата.

Таким образом, у менее изолированных от влияния окружающей среды и тесно связанных с особенностями вегетации кормовых растений обитателей зеленых побегов деревьев и кустарников Каракумов по сравнению с ксилбионтами, увеличивается доля видов с устойчивой к воздействию неблагоприятных факторов диапаузой взрослых личинок. Появляются жизненные циклы с эмбриональной диапаузой, отмеченные у четверти видов, наряду с зимней приостановкой в развитии получает распространение летне-зимняя диапауза, протекающая на стадии яйца.

Количественная характеристика комплексов галлообразователей

По составу доминирующих групп комплексы фитобионтов зеленых побегов энемоспартона относятся к эриофиидному, кандымов — псиллидному, саксаулов — эриофиидно-псиллидно-цецидомиидному, анабазиса — псиллидно-цецидомиидному, черкеза, боялыча, чогона, хвойника — цецидомиидному типам. Иными словами, сравнительно простые комплексы фитобионтов свойственны растениям барханных песков, а в закрепленных песках их состав усложняется. Для барханных песков, где в кустарниковом ярусе преобладают кандымы, характерны членистоногие, вызывающие образование на сформированных побегах сравнительно простых полукрытых или закрытых двустворчатых чаллов или бесформенных разрастаний. При продвижении к закрепленным пескам увеличивается число видов и обилие членистоногих, специализирующихся на поражении почек и конусов нарастания побегов, спо-

собствуя их полному видоизменению и образованию сложных чешуйчатых галлов. Наибольшее участие принимают они в комплексах фитобионто черносаксаульников.

В песчаной пустыне комплексы фитобионтов зеленых побегов достигают максимального расцвета в количественном и качественном отношении в апреле-мае, а к лету и осени происходит снижение их обилия и обеднение в видовом отношении. При этом в течение периода вегетации у одних растений не происходит смены преобладающих групп фитобионтов на уровне семейств, родов и видов, у других - наблюдается четкая сезонная смена доминантов. Первая закономерность свойственна кустарникам, в побегах которых преобладают преимущественно поливольтинные виды, а для растений второй группы характерно значительное участие в комплексах фитобионтов поли- и моновольтинных форм. Например, у кандымов с апреля до сентября в зеленых побегах преобладают нимфы листоблошек рода *Pachyrhynchus*, личинки долгоносиков *Apion muschrovi*, *A. mesasiaticus*, клещи сем. *Eriophyidae*, развивающиеся не менее чем в трех поколениях в году. У саксаулов комплексы фитобионтов весной относятся к эриофиидно-цецидомиидно-псилидному, летом - цецидомиидно-псилидному, а осенью и зимой - цецидомиидному типам. При этом у галлиц с моно- и поливольтинными жизненными циклами наблюдается также довольно значительная смена видового состава. Выпадение из состава доминантов поливольтинных членистоногих - клещей сем. *Eriophyidae* летом и осенью и листоблошек рода *Caillardia* - осенью объясняется лишь резким снижением их обилия в эти сезоны.

Суммарная сырая биомасса галлов в период максимального развития комплексов фитобионтов (апрель-май) составляет в эркексселиновых кандымниках на барханных песках 1,6, в уркачиселиновых кандымниках на барханно-бугристых песках - 13,5, уркачиселиновых белосаксаульниках - 32,8, илаковых белосаксаульниках - 6,1 и илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках 115 кг/га, а живая биомасса галлообразователей соответственно 10,7, 97,4, 214,1, 30,8 и 724 г/га (табл.29). Иными словами, обилие галлов и их возбудителей в общих чертах изменяется пропорционально изменению массы зеленых побегов, составляющей в эркексселиновых кандымниках - 246, в уркачиселиновых кандымниках - 324, в уркачиселиновых белосаксаульниках - около 600, в илаковых белосаксаульниках - 193 и в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках - 2222 кг/га в

Биомасса галлов (сырой вес) и их возбудителей (живой вес) на зеленых побегах кустарников в основных урочищах песчаной пустыни в апреле-мае (данные учетов 1973-1980 гг.)

Урочище, вид растения	Био-масса зеленых побегов сырой вес), кг/га	Био-масса галлов, кг/га	Био-масса членистоногих, г/га	Отноше-ние биомас-сы гал-лов к сырой массе побе-гов, %	Отношение жи-вой биомассы членистоногих к массе гал-лов в числи-теле - сырой, в знаменателе сухой	Отношение жи-вой биомассы членистоногих к сухой массе побегов	Преобладающие по биомассе группы членистоногих
1	2	3	4	5	6	7	8
Эркекселиновые кан-дымники на среднебар-ханских песках, <i>Calli-gonum arborescens</i>	246	1,6	10,7	0,7	$\frac{1:150}{1:45}$	1:6890	<i>Psyllinea</i>
Уркачиселиновые кан-дымники на барханно-бугристых песках, <i>Cal-ligonum carut-medusae</i>	324	13,5	97,4	4,2	$\frac{1:139}{1:42}$	1:1000	<i>Psyllinea</i>
Илаковые белосаксауль-ники на мелкобугрис-тых песках:							
<i>Haloxylon persicum</i>	160	4,7	21,1	2,9	$\frac{1:223}{1:95}$	1:3410	<i>Cecidomyiidae - Psyl-linea - Eriophyidae</i>
<i>Calligonum rubescens</i>	28	1,0	7,1	3,6	$\frac{1:141}{1:42}$	1:1175	<i>Psyllinea</i>

	I	2	3	4	5	6	7	8
<i>Calligonum setosum</i>	5	0,4	2,6	8,0	<u>I:154</u> I:46	I:520	<i>Psyllinea</i>	
Итого	193	6,1	30,8	3,2	<u>I:198</u> I:79	I:2650		
Илаково-разнотравно-однолетнесолянковые черносаульнички по понижениям:								
<i>Haloxylon aphyllum</i>	2220	115,0	724,0	5,2	<u>I:160</u> I:46	I:950	<i>Cecidomyiidae - Psyllinea - Eriophyidae</i>	
<i>Calligonum setosum</i>	2	0,1	0,2	1,9	<u>I:140</u> I:42	I:2250	<i>Psyllinea</i>	
Итого	2222	115,0	724,2	5,2	<u>I:160</u>	I:950		

Примечание. Данные по биомассе зеленых побегов приведены по П.Д.Гунину и В.П.Дедкову (1978) с дополнениями.

сыром состоянии. В кандымниках и белосаксаульниках к лету и осени биомасса галлов и их возбудителей в целом снижается. При этом в кандымниках происходит более резкое падение этих показателей в связи с уменьшением обилия листовлошек рода *Pachypsyllodes* второго и третьего поколений на кандымах, а в белосаксаульниках, в особенности илаковых, в отдельные годы летом отмечено небольшое увеличение массы галлообразователей по сравнению с весенним за счет высокой численности листовлошек рода *Caillardia* второго поколения на саксауле. В черносаксаульниках наблюдается значительное снижение биомассы галлов и их возбудителей в летнее время, сменяющееся некоторым повышением ее значений осенью, что обусловлено наложением на тенденцию общего уменьшения к осени обилия поливольтинных форм на черном саксауле, развития на том весной и осенью ряда моновольтинных видов галлиц, отсутствующих летом.

Отношение биомассы развивающихся галлов к массе зеленых побегов в апреле-мае составляет у *Calligonum arborescens* 0,7, *C. capit-medusae* - 3,9-4,7, *C. rubescens* - 3,6, *C. setosum* - 2-8, *Naloxylon persicum* - 2,9-5,0, *N. arhyllum* - 5-5,5, *Salsola richteri* - 10-25 % (табл.29). К лету и осени это отношение снижается в 1,5-5 раз, а иногда и более. С учетом галлов всех моновольтинных видов, а также разных поколений поливольтинных форм галлообразователи за период вегетации отчуждают в эркекселиновых кандымниках на барханных песках - 1-1,2 %, в уркачиселиновых кандымниках и белосаксаульниках на барханно-бугристых песках (с включением черкеза) - 8-9 , в илаковых белосаксаульниках - 6-6,5 и в черносаксаульниках - около 8 % массы зеленых побегов.

Отношение биомассы галлообразователей в живом состоянии к сырой массе галлов в обследованных урочищах менялось незначительно и составляло в апреле-мае 1:139 - 1:223. К лету и осени в связи с уменьшением интенсивности роста побегов эта рачица уменьшалась в 1,1-1,9 раз.

В целом отношение биомассы галлообразователей в живом состоянии к сухой массе зеленых побегов в период максимального развития комплексов фитобионтов (апрель-май) составляло в барханных песках 1:6890, в бархано-бугристых - 1:1000, в бугристых песках - 1:2650 и в долинообразных понижениях - 1:950, что также свидетельствует о существенных пространственных различиях в воздействии галлообразователей на популяции деревьев и кустарников.

КОМПЛЕКСЫ ЧЛЕНИСТОНОГИХ В ГАЛЛАХ НАСЕКОМЫХ

Инквилины галлообразователей привлекали внимание многих исследователей (Мариковский, 1955д; Митяев, 1961; Данциг, Сугоняев, 1969; Мамаев, 1975; Логинов, 1978б и др.). В настоящее время сравнительно хорошо изучена фауна членистоногих, экологически связанных с галлами ряда видов насекомых песчаной пустыни. Однако пока очень мало данных по количественной характеристике инквилинов.

Общие сведения об инквилинах пустынных галлообразователей

В долинах рек Каратай и Ити в галлах двукрылых *Isoandalum poxum* на тамариске в двух поколениях в году развиваются личинки долгоносиков *Apion* sp. (Митяев, 1961). В одном галле встречается 3-8 личинок слоника, не оказывающих отрицательного влияния на личинок галлиц. На северо-востоке Кызылкумов и в Прибалхашье в галлах листоблошек рода *Rachysylloides* на кандымах живут личинки трех видов долгоносиков: *Apion mesasiaticus* и *Apion* spp. В одном галле бывает до 2 личинок (Елюбаев, 1972). В Репетекке М.М. Логинова (1978б) неоднократно наблюдала выведение долгоносиков *Apion mesasiaticus* и *A. шушгочум* из галлов 5 видов листоблошек рода *Rachysylloides*. Личинками слоников заселены 20-30 % галлов. При низкой численности галлов личинки долгоносиков развиваются в непораженных зеленых побегах. В галлах саксауловых листоблошек рода *Caillardia* выявлено 40 видов членистоногих (Мариковский, 1955д; Данциг, Сугоняев, 1969; Мамаев, 1975; Каплин, 1981а).

Комплексы членистоногих в галлах саксауловых листоблошек рода *Caillardia*

В 1974-1976 гг. в Репетекском заповеднике нами была предпринята попытка количественного изучения обитателей галлов саксауловых листоблошек *Caillardia azurea*, *C. notata*, *C. ascola*, *C. lobusta* и *C. inedita*, развивающихся в трех поколениях в году (рис. 10).

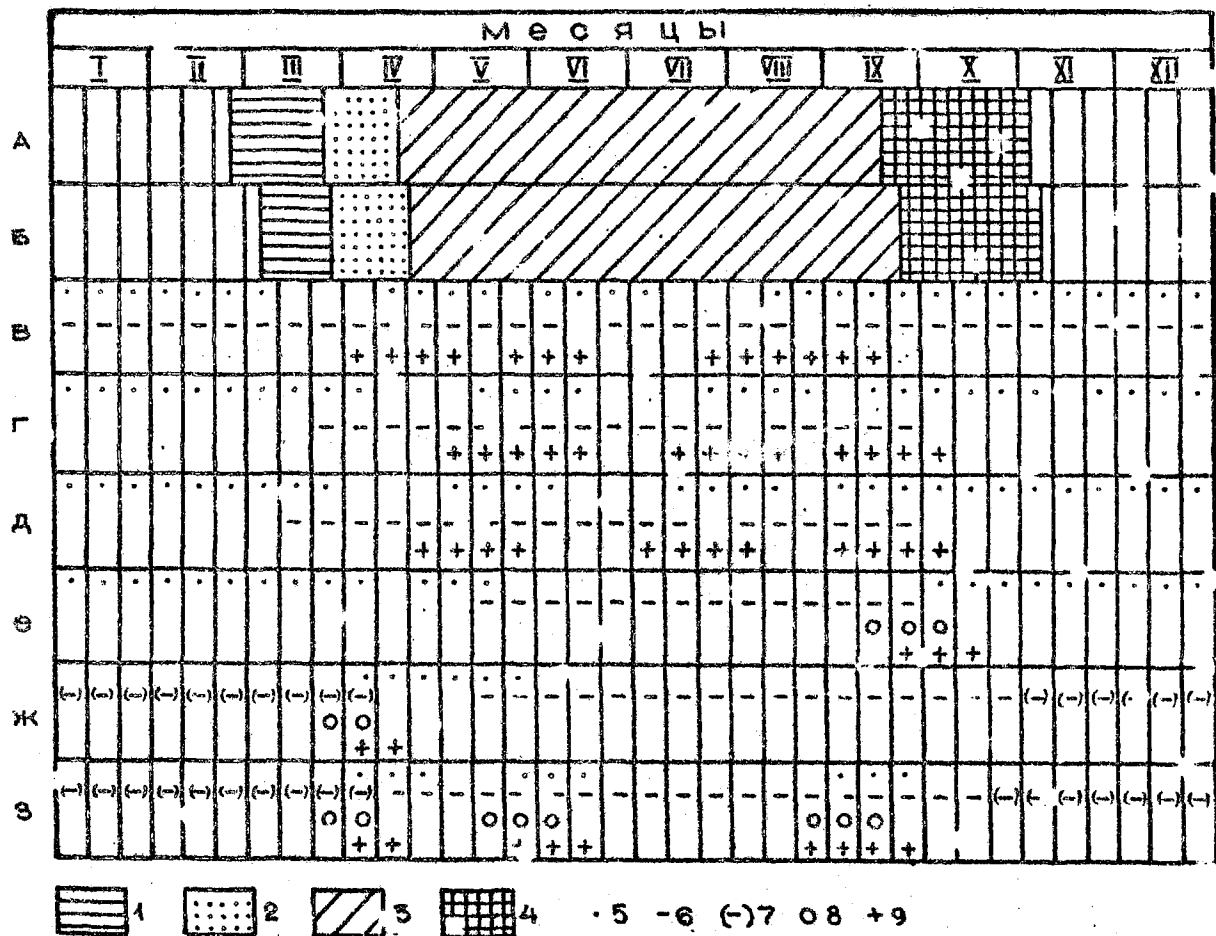


Рис.10.

Фенология листоблошек *Caillardia azurea* (В), *S.robusta* (Г), *S.notata* (Д) и галлиц *Asiodiplosis stackelbergi* (Е), *Haloxylorhaga* sp. (Ж) и *Stephaniola gigas* (З) в связи с фенологией корневых растений белого (А) и черного (Б) саксаулов.

Фенология саксаулов (Михельсон, 1955): I - вегетация до цветения, 2 - цветение, 3 - террыв между цветением и плодоношением, 4 - плодоношение; фенология листоблошек (1975, 1980 гг.) и галлиц (1973, 1980 гг.): 5 - яйцо, 6 - личинка или нимфа, 7 - закончившая питание личинка в состоянии диапаузы, 8 - куколка, 9 - имаго.

Встречаемость, численность и биомасса обитателей галлов. В Восточных Каракумах для галлов *Caillardia* на протяжении всего цикла развития характерна высокая степень заселенности гиквилинами. Встречаемость членистоногих в зеленых галлах *C. notata*, *C. ascola*, *C. robusta* и *C. inedita*, включая хозяев, составляет 95-100%. У *C. azurea* в теплое время года она также приближается к 100 %, а в холодный период колеблется от 35 до 86 %. Во всех поколениях листовлошек численность членистоногих в галлах возрастает по мере их развития, достигая максимума в момент вылета хозяев. В начале поколений средняя численность членистоногих в одном галле не превышает 1-2 особей. У *C. azurea* к концу первого поколения она возрастает до 23-57, второго - 12-13, третьего - 10 экз/галл; у *C. robusta* и *C. inedita* - до 3-9, 8-12 и 20 экз/галл. Максимально в одном галле *C. azurea* встречалось до 55-118, *C. robusta* и *C. inedita* - 45-97, *C. notata* и *C. ascola* - до 46-53 особей членистоногих. Наибольшая численность членистоногих в открытых галлах *C. azurea*, *C. notata* и *C. ascola* наблюдалась в конце первого поколения, в апреле-начале мая, а в закрытых галлах *C. robusta* и *C. inedita* - во втором и третьем поколениях, летом и в начале осени. Сезонная динамика абсолютной численности инквилинов имеет сходный характер. Максимальные ее значения у первых видов наблюдались в конце первого, а у последних двух - в конце второго поколений. Однако наибольшие показатели биомассы инквилинов у всех видов *Caillardia* наблюдались в конце первого поколения, в апреле - начале мая. Это объясняется тем, что повышение численности инквилинов в галлах второго поколения *Caillardia robusta* и *C. inedita* происходит за счет мелких форм с низкими значениями биомассы, прежде всего клещей сел. *Eriophyidae*, трипсов и их яиц.

Среди обследованных урочищ общая численность и биомасса инквилинов листовлошек в черносаксаульниках были выше, чем в белосаксаульниках, возрастая от илаковых черносаксаульников к илаково-разнотравно-однолетнесолянковым и от илаковых белосаксаульников к уркачиселиновым по мере увеличения фитомассы зеленых побегов саксаулов и обилия галлов (табл.30). Численность членистоногих в галлах *C. azurea* в илаковых черносаксаульниках в период пиков достигала 833, в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых - 3107 тыс. экз/га, а биомасса соответственно 80 и 152 г/га в живом весе. Общее количество обитателей галлов *C. notata* и *C. ascola* менялось от 533 (73) в илаковых белосаксаульниках до 1146 тыс. экз/га

(156 г/га) – в урках селиновых. Численность и биомасса членистоногих в галлах *S. robusta* и *S. inedita* в илаково-разнотравно-однолет-несолянковых чегусаксаульниках составляли 839 (160), в урках селиновых белосаксаульниках – 56 тыс. экз/га (43 г/га). В илаковых белосаксаульниках эти показатели снижались до 61 (13), в илаковых черносаксаульниках – до 430 тыс. экз/га (99 г/га).

Состав, обилие и экология основных инквилинов. В восточных Каракумах в галлах саксауловых листовлошек кроме хозяев и их паразитов, полный цикл развития от яйца до имаго проходят четырехногие клещи сем. *Eriophyidae*, тли *Brachyungius saxaulica*, червец *Phenacoccus arthrophyti*, трипсы *Harlothrips mordvilkoii*, чехлоноски *Coleorhoga gallivora*, галлицы *Echorellomyia zumbia*, мух-серебрянки *Leucopis auraria* и др.

По биомассе в октябре-мае в галлах первого поколения преобладали нимфы хозяев и тли *Brachyungius saxaulica*. Максимальная биомасса тлей отмечена в конце апреля – начале мая, когда она составляла в открытых галлах *Caillardia notata*, *S. ascola* и *S. azurea* – 50-60 %, а в закрытых – *S. robusta* и *S. inedita* – 5-15 % общей. В это время в одном галле держалось до 50 тлей. Оптимальные условия обитания для саксауловой тли складываются в галлах *S. notata* и *S. ascola* в урках селиновых белосаксаульниках. До конца мая – начала июня в галлах развивается не менее трех поколений *B. saxaulica*. К этому времени в связи с наступлением сухого и жаркого периода численность тлей повсеместно резко падает и вновь начинает возрастать лишь в конце сентября – начале октября. Питание тлей в галлах продолжается до глубокой осени. В конце ноября – начале декабря при среднесуточной температуре воздуха около +5-7°C взрослые тли приступают к яйцекладке. Яйца откладывают преимущественно в зеленые галлы *Caillardia azurea* первого поколения, начавшие развитие в сентябре, и в усыхающие галлы *S. notata* и *S. ascola*, приклеивая их к внутренней стороне чешуек. В одном галле встречалось от 1 до 40 яиц. Открыто на побегах саксаула обнаружены лишь отдельные яйца, да и те чаще встречались вблизи галлов. Яйца черные, блестящие, часто склеены друг с другом. Их размеры 0,5-0,7 x 0,3-0,4 мм. В 1975 г. отрождение первых личинок основательниц наблюдалось 20 февраля при среднесуточной температуре воздуха выше +5-6°C и совпадало с началом вегетации саксаулов. Отродившиеся тли питаются преимущественно в галлах *S. azurea*, а во второй половине марта –

начале апреля заселяют зеленые побеги саксаула, галлы прочих видов листоблошек.

В галлах *Caillardia* в течение всего года встречаются 2-3 вида трипсов, среди которых наиболее обычен *Harlothrips mordvilkoii*. С конца мая до начала октября трипсы, наряду с нимфами хозяев, почти повсеместно преобладают над другими инквилинами. В это время на их долю приходится в галлах *S. azurea* - 66-80 %, *S. notata*, *S. accola* - 13-60 %, *S. robusta* и *S. inedita* - 8-31 % общей массы членистоногих. Трипсы *H. mordvilkoii* зимуют в стадии имаго. С конца октября по март в галлах встречаются единичные взрослые особи этого вида. Яйца начинают откладывать во второй половине марта, прежде всего в зеленые перезимовавшие галлы *S. azurea*, располагая их с внутренней стороны чешуек. Из яиц вскоре отрождаются личинки. В галлах прочих видов *Caillardia*, трогающихся в рост весной, яйца *H. mordvilkoii* отмечены с начала апреля. В году, по-видимому, несколько поколений, так как жизнеспособные яйца учитывались в течение всего теплого периода до сентября. Трипсы *H. mordvilkoii* вне галлов *Caillardia* на саксауле практически не встречаются. К обитанию в галлах они перешли, по-видимому, сравнительно давно, возможно, в дочетвертичное время с близких к саксаулу листовых кустарников, где жили, вероятно, во влагалищах листьев. В апреле-сентябре среднее количество яиц трипсов в галлах *S. azurea* составляло 0,6-18, *S. notata*, *S. accola* - 0,1-5,4, *S. robusta*, *S. inedita* - 0,2-2,7, достигая максимума в сентябре. В одном галле *S. azurea* встречалось до 55, прочих видов - до 30 яиц. Численность личинок и имаго трипсов в галлах *Caillardia* заметно возрастает от начала развития поколений хозяев к концу. В открытых галлах *S. azurea*, *S. notata* и *S. accola* пик численности и биомассы трипсов наблюдался в конце первого поколения - во второй половине апреля - мае, а в закрытых галлах *S. robusta* и *S. inedita* их было несколько больше в конце второго поколения - в июле - начале августа. В период пиков среднее число трипсов в галлах *S. robusta* и *S. inedita* не превышало 1-1,5, *S. notata*, *S. accola* - 3,4-4,1 и *S. azurea* - 10-17,7 особей. Максимально в одном галле *S. azurea* держалось до 45, прочих видов - 10-15 трипсов.

Существенным компонентом комплексов членистоногих, обитающих в галлах саксауловых листоблошек являются червецы *Phenacoccus arthrophyti*, питающиеся также и открыто на зеленых побегах сакса-

ула, но откладывающих яйца преимущественно в галлы *Caillardia*. Встречаемость червецов в галлах *C. azurea* составляет 1-9 %, *C. robusta* и *C. inedita* - 1-18 %, *C. notata*, *C. accola* - 5-43 %. На предпочтительность галлов *C. notata* червецами этого вида указывает и Е. М. Данциг (1968). В одном галле *C. notata* встречалось до 8 личинок старшего возраста и взрослых самок *P. arthrophyti*. В теплое время года в галлах *C. notata* и *C. accola* на биомассу червецов приходится 0,5-23 %, *C. robusta*, *C. inedita* - 0,1-1,5 %, *C. azurea* - 0,2-1,1 % массы членистоногих. Наибольшее их участие в комплексах артропод отмечалось в августе-сентябре. В галлах *C. notata* и *C. accola* в уркачиселиновом белосаксаульнике в сентябре 1975 г. червецы по биомассе заметно преобладали над трипсами. В Восточных Каракумах *P. arthrophyti* развивается в трех поколениях в году. Массовое отрождение бродяжек последнего поколения наблюдалось в галлах *C. notata* в конце сентября - первой декаде октября 1974 г. Ряд самок были еще с кладками. К концу октября личинки младшего возраста стали покидать усыхающие галлы, уходя на зимовку. По Б. Б. Базарову и А. М. Нурмаматову (1975), личинки *P. arthrophyti* зимуют в прикорневой части саксаула. Наряду с личинками младшего возраста, в отдельных случаях зимуют, по-видимому, и яйца. Так, 20 февраля 1975 г. в двух из 100 просмотренных галлов *C. notata* были обнаружены кладки *P. arthrophyti*. Личинки вновь появляются в развивающихся зеленых галлах в конце марта - начале апреля. Откладка яиц первого поколения наблюдалась в первой половине мая; 4-6 мая 1975 г. из 69 самок *P. arthrophyti*, собранных в галлах *C. notata* и *C. accola*, 25 (36,2 %) - были с кладками. В Кызылкумах и Шахкумах яйцекладка первого поколения отмечена во второй половине мая, а в Таджикистане - в третьей декаде мая (Данциг, 1968; Базаров, Нурмаматов, 1975). В Восточных Каракумах в 1968 г. самки с кладками второго поколения обнаружены в июле, из которых отрождение бродяжек происходило в конце июля - первых числах августа.

В апреле-октябре в галлах *Caillardia* встречались гусеницы мехлоносок *Coleophora gallivora*, живущие также за счет плодов саксаула, реже на зеленых побегах (Фалькович, 1973), и, по-видимому, гусеницы выемчатокрылых молей (*Gelechiidae*). Чаще учитывались гусеницы в галлах *C. robusta* и *C. inedita*, где на их долю приходилось до 10-23 % биомассы членистоногих. В мае и сентябре они по биомассе не уступали трипсам. В это время в одном галле держалось до 3-6 гусениц. В галлах *C. notata* и *C. accola* биомасса гусениц не превышала 6-7 %, а *C. azurea* - 1 % общей массы артропод.

Галлы саксауловых листоблошек имеют существенное значение в экологии клещей сем. Eriophyidae. В апреле-июне эти клещи развиваются в собственных бесформенных галлах на ассимиляционных и реже генеративных побегах саксаула. К середине июня галлы клещей сморщиваются и усыхают, и они в массе переселяются в галлы листоблошек. Зимуют взрослые особи. В ноябре - начале марта клещи в большом количестве встречались в зеленых, начавших развитие с осени галлах *S. azurea*. В это время в одном галле учитывалось до 100 клещей. Во второй половине марта - начале апреля большая часть клещей мигрирует на зеленые побеги. На биомассу клещей сем. Eriophyidae в галлах *Caillardia* приходится, как правило, менее 1% массы арthropод.

Во второй половине апреля - начале мая в галлах *Caillardia notata* и *S. accola* много тлей потребляют личинки мух-серебрянок *Leucopis auraria*. В одном галле отмечались 1-2 личинки. Окукливание личинок этого вида в 1975 г. происходило в первых числах мая, а лёт имаго наблюдался с 10 мая. Обитание личинок *Leucopis auraria* в галлах *Caillardia* установлено впервые.

Общая характеристика комплексов инквилинов в галлах Caillardia

В Каракумах основу комплексов инквилинов в галлах саксауловых листоблошек составляют сосущие членистоногие: клещи сем. Eriophyidae, тли *Brachyungius saxaulica*, червецы *Phenacoccus arthropyti*, трипсы *Neplothrips mordvilkoii*, личинки галлиц *Echorpyleomyia zymbia* и грызущие гусеницы чехлоносок *Coleophora galivora*. Большая часть развивается и вне галлов листоблошек, на зеленых побегах саксаула, в собственных галлах и т.д. По-видимому, лишь сравнительно мезофильные трипсы *N. mordvilkoii* практически утратили связи с первичными условиями обитания вне галлов *Caillardia* в связи с исчезновением этих условий в процессе аридизации климата.

Состав, структура и сезонная динамика комплексов членистоногих, обитающих в галлах *Caillardia* на саксауле, связаны прежде всего с особенностями жизненного цикла листоблошек и строения их галлов. Наиболее богатые комплексы инквилинов характерны для раз-

вивающихся в течение почти всего года открытых галлов *S. azurea* с оттопыренными мясистыми чешуйками. Несколько беднее они в приуроченных к теплomu периоду года открытых галлах *S. notata* и *S. ascola* с жесткими чешуйками и сравнительно бедные - в отсутствующих зимой закрытых галлах *S. robusta* и *S. inedita* с плотно прижатыми чешуйками, препятствующими проникновению в галлы многих членистоногих. Иными словами, по меньшей мере на растениях одного рода и близких по жизненной форме дифференциация комплексов инквилинов галлообразователей обусловлена становлением морфологических типов галлов и жизненных циклов их возбудителей.

Трипсы *Neplothrips mordvilkoii*, саксауловые клещи сем. *Eriophyidae* обнаруживают наиболее тесные экологические связи с галлами *S. azurea*; тли *Brachyungius saxaulica* - *S. azurea*, *S. notata* и *S. ascola*; червецы *Phenacoccus arthrophyti* - *S. notata* и *S. ascola*; гусеницы *Coleophora gallivora* - *S. robusta* и *S. inedita*, где они проходят весь цикл развития и откуда расселяются в галлы других видов *Caillardia*, на зеленые побеги или плоды саксаула, способствуя формированию близкого состава доминирующих групп инквилинов. Жизненные циклы указанных инквилинов поливольтинные с зимней диапаузой яиц (*B. saxaulica*), имаго (*N. mordvilkoii*, клещи *Eriophyidae*), личинок младшего возраста (*P. arthrophyti*), взрослых гусениц (*C. gallivora*), что обусловлено длительными сроками вегетации саксаулов и полициклическим развитием листоблошек.

В сравнительно влажное и прохладное время года (октябрь-май) в галлах всех видов *Caillardia* преобладают нимфы хозяев и тли *B. saxaulica*, а в сухое и жаркое (июнь-сентябрь) - нимфы хозяев и трипсы *N. mordvilkoii*. В апреле-сентябре существенное участие в комплексах артропод принимают в галлах *S. notata* и *S. ascola* - червецы *P. arthrophyti*; *S. robusta* и *S. inedita* - гусеницы бабочек. По-иному, с функциональной точки зрения, галлы *Caillardia* на саксауле вместе с заселяющими их инквилинами представляют собой микроконсорции. Ведущее место в них занимают открытые галлы *S. azurea*, обеспечивающие устойчивое существование в течение всего года значительному числу инквилинов, а наиболее второстепенное - закрытые галлы *S. robusta* и *S. inedita*, где комплексы инквилинов формируются преимущественно за счет расселения членистоногих из галлов *S. azurea*, *S. notata*, *S. ascola*. Очевидно, что отсутствие одного из видов листоблошек обусловит изменение микроконсорций в целом.

Численность и биомасса галлов (сырой вес) саксауловых листовлошек первого поколения и обитающих в них членистоногих (живой вес в основных урочищах Восточных Каракумов (данные учетов в апреле-начале мая 1975 г.)

Урочища	Caillardia azurea					Caillardia notata, C. accola				
	численность галлов		био-масса галлов	био-масса членистоногих	отношение массы членистоногих к массе галлов, %	численность галлов		био-масса галлов	био-масса членистоногих	отношение массы членистоногих к массе галлов, %
	экз/м. ветвь	тыс. экз/га	кг/га	г/га		экз/м. ветвь	тыс. экз/га	кг/га	г/га	
Уркачиселиновые белосаксаульники на барханно-бугристых песках	-	-	-	-	-	4,9	69,6	3,1	156,0	5,0
Илаковые белосаксаульники на мелкобугристых песках	-	-	-	-	-	4,6	30,7	1,4	73,0	5,2
Илаковые черносаксаульники в понижениях	3,3	60,0	4,5	79,8	1,8	-	-	-	-	-
Илаково-разнотравно-однолетнесолянковые черносаксаульники в понижениях	4,2	137,6	10,3	151,8	1,5	-	-	-	-	-

Урочища	Caillardia robusta, C. inedita					Итого					Био- масса зеле- ных побе- гов, ц/га (сырой вес)	Отноше- ние био- массы галлов к массе побегов, %
	численность галлов		био- масса гал- лов, кг/га	био- масса чле- нис- тоно- гих, г/га	отно- шение массы члени- стоно- гих к галлов %	численность галлов		био- масса гал- лов, кг/га	био- масса чле- нис- тоно- гих, г/га	отно- шение массы члени- стоно- гих к галлов %		
	экз/м. ветвь	тыс. экз/ га				экз/м. ветвь	тыс. экз/ га					
Уркачселиновые бе- досаксаульники на Сарханно-бугристых песках	2,9	41,1	3,3	49,0	1,5	7,8	110,7	6,4	205,0	3,2	3,0	2,1
Илаковые белосакса- ульники на мелгубу- ристых песках	1,8	12,0	1,0	13,4	1,3	6,4	42,7	2,4	86,4	3,6	1,6	1,5
Илаковыя черносак- саульники. пониже- ниях	5,7	103,6	8,3	98,6	1,2	9,0	163,6	12,8	178,4	1,4	14,4	0,9
Илаково-разнотравно- однолетчесолянковые черносаксаульники в понижениях	5,8	190,0	15,2	159,6	1,1	10,0	327,6	25,5	311,4	1,2	22,2	1,1

Примечание. Данные по биомассе зеленых побегов пригедены по П.Д.Гунину и В.П.Ледкоу (1978) с дополнениями...

Максимальная численность инквилинов в открытых галлах *S. azurea*, *S. notata* и *S. accola* наблюдалась в конце первого, а в закрытых галлах *S. robusta* и *S. inedita* - в конце второго поколений. Наибольшие значения биомассы инквилинов у всех видов отмечены в конце первого поколения.

В обследованных урочищах показатели численности и биомассы комплексов членистоногих в галлах *Caillardia* в период максимума колебались соответственно от 0,6 до 3,4 млн. экз/га и от 86 до 311 г/га в живом весе, возрастая по мере увеличения массы зеленых побегов саксаула и обилия галлов. Из них на долю инквилинов приходилось 49-83 %, а хозяев - 17-51 %. По численности и биомассе инквилины галлов *Caillardia* принимают максимальное участие в комплексах зеленых побегов саксаула в илаковых белосаксаульниках на мелкобугристых песках с наименее благоприятными экологическими условиями для произрастания кустарников. Абсолютная численность артропод в открытых галлах *S. notata* и *S. accola* в белосаксаульниках и *S. azurea* в черносаксаульниках была в 3-II раз выше, чем в закрытых галлах *S. robusta* и *S. inedita*. Отношение биомассы инквилинов и хозяев к массе заселенных галлов составляет у *S. notata* и *S. accola* - 1,1-1,5 %. В целом степень воздействия членистоногих на галлы саксауловых листовощек в белосаксаульниках в 2,3-3 раза выше, чем в черносаксаульниках (табл.30).

Галлы *S. azurea*, развивающиеся с осени, являются одним из основных мест локализации зимующих яиц тлей *V. saxaulica* и имаго клещей *Eriophyidae* и тем самым играют большую роль в поддержании высокой численности этих широко распространенных и массовых вредителей саксаула.

На основании изложенного можно сделать ряд выводов.

I. Состав комплексов инквилинов галлообразователей зависит от биохимических особенностей кормовых растений, и их формирование чаще происходит за счет более мелких, исходно самостоятельно живущих на этих же растениях фитофагов и их хищников, занимающих с хозяевами близкие экологические ниши, для которых в галлах складываются более благоприятные микроклиматические условия. Иными словами, галлы членистоногих, как среда жизни, за редким исключением, не имеют существенного значения в видообразовании инквилинов.

2. Дифференциация комплексов инквилинов обусловлена становле-

нием морфологических типов галлов и жизненных циклов их возбудителей. Наиболее богатые комплексы инквилинов характерны для сложных галлов, представляющих собой полное видоизменение пораженных органов, а сравнительно бедные — для простых галлов — в дуплах на нормально развитых побегах, листьях и т.д. Чем сложнее галл, тем выше обилие и морфоэкологическое разнообразие поселяющихся в нем инквилинов.

3. С функциональной точки зрения, по меньшей мере, сложные галлы вместе с обитающими в них животными представляют собой микроконсорции, имеющие большое значение в поддержании численности многих инквилинов, а иногда и в существовании их отдельных видов, обеспечивая тем самым более устойчивое существование консорций в целом. При этом чем экстремальнее условия произрастания растений, тем выше стабилизирующая роль микроконсорций, образуемых галлообразователями. Наиболее организованные микроконсорции формируются на базе сходных по строению галлов, образованных различающимися по срокам развития и жизненным циклам близкими видами галлообразователей. По мере усиления связей инквилинов с галлами возрастает степень сопряженности их циклов с циклами ситогенеза возбудителей.

4. Численность инквилинов в галлах, как правило, возрастает по мере развития последних, достигая максимума в период вылета хозяев. При этом резко увеличивается их влияние на галлы, а следовательно и на кормовые растения. Так, если отношение биомассы нимфы *Caillardia* старшего возраста к массе их галлов не превышает 1—1,8 %, то с учетом инквилинов этот показатель возрастает до 5 %. Общее обилие инквилинов меняется чаще пропорционально численности галлов.

КОМПЛЕКСЫ ЧЛЕНИСТОНОГИХ В ЦВЕТКАХ, ПЛОДАХ И СЕМЕНАХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Многие анто- и карпобионты песчаной пустыни оказывают значительное влияние на семенную продуктивность растений, однако они стали привлекать внимание исследователей сравнительно недавно, и по ним пока накоплено мало данных.

В завязи и семенных коробочках т. марского обитают личинки пло-

довых слоников *Nanophyes pallidus*, *N. marmoratus*. В Прибалхашье они ежегодно уничтожают около 50 % плодиков *Tamarix gracilis*, *T. gamszissima* и почти 100 % - *T. elongata* и *T. hispida* (Митяев, 1958). В сообществах тамарисков, цветущих в разное время, эти слоники дают несколько поколений в год.

С цветками черного, реже белого саксаулов трофически связаны личинки туранской галлицы *Haloxylorhaga inornata*, преобразующие их в мелкие туповершинные, чешуйчатые галлы. В году одно поколение. Самки откладывают яйца в зачаточные цветки саксаула в марте. Отродившиеся вскоре личинки младшего возраста с наступлением сухой и жаркой погоды впадают в эстивацию, которую изживают в сентябре, что совпадает с началом плодоношения саксаула. Зимуют взрослые личинки в галлах, окукливающихся весной следующего года. Осенью 1980 г. в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черных саксаульниках Репетекского заповедника численность галлов этой галлицы составляла 60-70 экз/модельную ветвь с площадью сечения 1 см².

К карпобионтам *Aellenia subaphylla*, *A. glauca* относятся личинки ирано-туранских галлиц *Stephaniola excelsa*, *S. fructua*; *Salsola rigida* и *Salsola richteri* - туранского вида *Careopalpis davletshinae* (Мариковский, 1957; Möhn, 1971; Бекназарова, 1979). С плодами белого саксаула трофически связаны гусеницы туранской чехлоноски *Coleophora saxauli*, не строящие чехликов, а *Salsola richteri*, по-видимому, южнотуранского вида *Coleophora ammodyta* (Фалькович, 1973). В 1972 г. в Акибайском лесхозе Марыйской области личинки галлиц уничтожили 78 % семян *Aellenia subaphylla* (Бекназарова, Антонова, 1976). В 1977 г. в Репетекском заповеднике у *Salsola richteri* и *S. paletzkiana* личинками галлиц было повреждено 32-40 %, гусеницами бабочек - 2-7 % семян, а у *Aellenia subaphylla*, черного и белого саксаулов-соответственно - 4-7 и 22-27 % (табл.31). В среднем наименее поврежденными оказались семена, собранные со средневозрастных кустов. Иными словами, в комплексах анто- и карпобионтов кустарников семейства маревых в песчаной пустыне преобладают личинки галлиц и гусеницы бабочек.

С бутонами и цветками бобовых *Ammodendron conollyi*, *Eremosparton flaccidum*, *Smirnowia turkestanica* трофически связаны личинки галлиц рода *Contarinia*, а содержимое их зеленых плодов выедают гусеницы бореально-тропической акациевой огневки *Etiella zinkenella*. Степень поражения цветков *A. conollyi* личинками туранского ви-

Степень повреждения семян маревых (*Chenopodiaceae*) гусеницами бабочек и личинками галлиц в Восточных Каракумах (%) (данные анализа 5,6 тыс. семян, собранных 7-12 ноября 1977 г.)

Семена	Урочища и растения					
	эркекселиновые канцымники на барханных песках		уркачиселиновые белосаксаульники на барханно-бугристых песках		илаковые черносаксаульники по понижениям	
	<i>Salsola richteri</i>	<i>Salsola paletzkiana</i>	<i>Salsola richteri</i>	<i>Haloxylon persicum</i>	<i>Aellenia subaphylla</i>	<i>Haloxylon aphyllum</i>
Поврежденные						
гусеницами бабочек	2,3	6,7	2,8	4,7	6,6	3,6
личинками галлиц	35,3	31,8	39,8	17,2	20,8	22,6
Итого	37,6	38,5	42,6	21,9	27,4	26,2

Др *Contarinia psammophila* составляет 8-23 %, а цветков *E.flaccidum* и *S.turkestanica* личинками *Contarinia* spp. , как правило, не превышает 5-10 %. В году одно поколение. Летом и зимой диапаузируют взрослые личинки в почве. В 1975 г. в Репетекском заповеднике количество плодов, поврежденных гусеницами *E.zinkenella* составило у *A.conollyi* 17-34 %, *E.flaccidum* - 39 % и *S.turkestanica* 48 %. Созревающими и зрелыми семенами *S.turkestanica* питаются также личинки долгоносиков, которые обнаружены в 10-15 % сухих семян. В Восточных Каракумах в зеленых и созревающих плодах *Astragalus paucijugus* развиваются личинки южно уранской зерновки *Acanthoscelides semenovi*. В 1975 г. личинки *A.semenovi* повсеместно уничтожили 55-70 % семян *A.paucijugus*. В году одно поколение. Лето и зиму жуки проводят в разнообразных укрытиях. Около 3-5 % зеленых плодов астрагала выедают гусеницы бабочек. Таким образом, среди анто- и корпобионтов пустынных бобовых у астрагалов преобладают личинки зерновок, а у большинства прочих видов - гусеницы бабочек и личинки галлиц, реже личинки долгоносиков.

В зеленых и созревающих плодах кустарников рода *Calligonum* (*Polygonaceae*) развиваются гусеницы узкокрылых молей южнотуранского вида *Calycobathra calligoni* (Фалькович, 1969; Синев, 1980). В Восточных Каракумах гусеницы отдают предпочтение плодам *C.carputhedusae*, степень повреждения которых в 1975 г. в кандымниках составляла 21 %, а в белосаксаульниках - 32 %. В это же время гусеницами бабочек повсеместно было повреждено лишь 2-6 % плодов *C.rubescens*, *C.arborescens* и *C.setosum*. С цветками кандымов трофически связаны личинки галлиц *Contarinia turkmenica* (Бекназарова, Мамаева, 1981).

Семенами *Ephedra strobilacea* питаются преимущественно личинки южнотуранского долгоносика *Euxoanopus inornatus*. В Центральных Каракумах они повреждают около 30 % семян этого кустарника (Токгаев и др., 1967). Во второй половине апреля 1980 г. в илаковых белосаксаульниках Репетекского заповедника численность жуков *E.inornatus* на *E.strobilacea* составляла около 9 тыс. экз/га, а их биомасса - 21 г/га и живом весе.

В зеленых и зрелых плодах *Nitraria schoberi* развиваются личинки зерновок *Rhaebus mannerheimi* (Лукьянович, Тер-Минасян, 1957).

Таким образом, в генеративных органах древесных растений и Каракумов установлено развитие около 20 видов насекомых, относящихся

к 6 семействам трех отрядов *Holometabola* (жуки, двукрылые, чешуекрылые). Среди них по количеству видов преобладают галлицы (52,6%). Основу фауны составляют туранские виды (69%), из них 3/7 пока не обнаружены за пределами Южного Турана. Ирано-туранских форм - 23%. На долю насекомых, поражающих зачаточные цветки (*Haloxylorhaga inornata*), приходится 5,3%, потребителей завязи (*Contarinia*, *Dasyneura*) - 31,6%, зеленых плодов на начальных стадиях их формирования (*Stephaniola*) - 15,8%, зеленых и созревающих плодов (*Coleophora*, *Eucoxyonux*, *Acanthoscelides* и др.) - 36,8%, зеленых и зрелых плодов (*Rhaebus*) - 10,5% фауны. Для представителей всех трофических групп анто- и карпобионтов характерна узкая пищевая специализация. В целом узкие олигофаги составляют среди них 81,2%, монофаги - 12,5%, а олигофаги - 6,3%.

Формирование комплексов членистоногих животных, развивающихся в генеративных органах пустынных древесных растений, в большинстве случаев происходило за счет обитателей их почек, зеленых побегов, листьев по линии: зачаточные и сформированные цветки, завязь - зеленые и созревающие плоды - зрелые плоды, что хорошо прослеживается на примере многих групп насекомых. В песчаной пустыне большинство видов рода *Stephaniola* являются типичными галлообразователями зеленых побегов, однако его наиболее специализированные формы приспособились откладывать яйца в едва начавшие формироваться зеленые плоды многих кустарников сем. маревых, способствуя их деформации. Среди галлиц рода *Haloxylorhaga*, связанных преимущественно с почками зеленых побегов, имеется ряд весьма специализированных видов, поражающих зачаточные цветки. В пустыне отмечены примеры даже отдельных видов насекомых, одинаково успешно развивающихся на вегетативных и генеративных органах. Гусеницы чехлоноска *Coleophora gallivora*, *C. saroxylis*, живущие в течение лета в галлах *Cecidomyiidae*, *Caillardia*, осенью питаются в плодах саксаула, кейреука. В зеленых побегах, завязи и плодах обитают многие долгоносики (*Apion*, *Nanophyes* и др.).

Генеративные органы деревьев и кустарников в пустыне, как и в других зонах, освоили преимущественно насекомые с полным превращением: жуки, чешуекрылые, двукрылые и др. Наибольших успехов в этом добились, пожалуй, личинки жуков. Завязь и особенно зеленые и созревающие плоды, как среда жизни, сыграли важную роль в происхождении многих видов, родов и даже отдельных семейств жуков (*Bruchidae*, *Bruchelidae*, *Rhinomaceridae*).

Личинки насекомых, развивающиеся в высокопитательных цветках и плодах деревьев и кустарников, заканчивают питание в крайне короткие сроки, часто не превышающие 2-6 недель. Однако из-за небольшой продолжительности цветения и плодоношения большинства пустынных растений, среди их анто- и карпобионтов преобладают моноциклические виды, переживающие большую часть года в состоянии диапаузы. Изредка встречающиеся полициклические виды связаны с завязью и плодами древесных растений с большим периодом цветения (некоторые *Nanophyes* в сообществах тамарисков, включающих виды, цветущие в разное время года).

Типы жизненных циклов обитателей генеративных органов деревьев и кустарников обусловлены, в первую очередь, особенностями цветения и плодоношения кормовых растений. У анто- и карпобионтов кустарников, заканчивающих цветение и плодоношение до наступления жары (апрель-май), наблюдается летне-зимняя диапауза взрослых личинок в почве (*Contarinia*) или имаго во вторичных укрытиях (*Бюхуопух*, *Acanthosceides*). У чехлоносок, питающихся формирующимися осенью плодами солянок, имеет место зимне-летняя диапауза выкормившихся гусениц (Фалькович, 1973). Зерновкам *Rhaebus mannerheimi*, развивающимся в костянках селитрянки в летнее время, свойственна зимняя диапауза незакончивших питание личинок (Лукиянович, Тер-Минасян, 1957). Своеобразный жизненный цикл выработался у галлицы *Haloxylorhaga cornata*, поражающей зачаточные цветки саксаула. В перерыве между цветением и плодоношением этого кустарника у нее приурочена эстивация отродившихся весной личинок младшего возраста, возобновляющих питание в осенние месяцы с началом образования плодов кормового растения и зимующих в галлах во взрослой стадии.

По численности в плодах *Calligonum* доминируют гусеницы бабочек, в цветках и плодах большинства маревых и песчаной акации - гусеницы бабочек и личинки галлиц, у тамарисков, хвойника шишконосного - личинки долгоносиков, у селитрянки, кустарниковых и полукустарниковых астрагалов - личинки зерновок. Уничтожая до 30-90 % цветков и плодов, они оказывают значительное влияние на семенную продуктивность и возобновление пустынных кустарников.

КОМПЛЕКСЫ ЧЛЕНИСТОНОГИХ В ТКАНЯХ МНОГОЛЕТНИХ ТРАВ

Многолетние травы составляют около 20 % флоры песчаных пустынь, однако значительно меньшее их число входит в состав эдификаторов и соэдификаторов растительных сообществ. В Каракумах произрастает 62 вида многолетних трав, относящихся к 19 значенным формам (Исхаева, Василевская, Антонова, 1973). В Восточных Каракумах нами исследованы членистоногие, обитающие в стеблях и корнях наиболее характерных многолетников песчаной пустыни: *Stipagrostis karelinii*, *S. pennata*, *Carex physodes*, *Heliotropium argusoides*, *H. grande*, *Tournefortia sogdiana*, *Dorema sabulosum*, *Ferul litwinowiana*, *Jurinea derderioides* и др.

Уркачи- и эркекселин (*Stipagrostis karelinii*, *S. pennata*).

Длительно вегетирующие (март-сентябрь, октябрь), рыхлокустовые дерновинные злаки высотой соответственно 0,4-0,7 и 0,8-1,3 м и диаметром куста - 0,4-0,9 и 0,9-1,5 м. В генеративную фазу вступают на 1-2 году жизни, живут до 8-15 лет. В Каракумах цветут с конца апреля до начала третьей декады мая, плодоносят в конце мая - июне (Михельсон, 1955). *S. karelinii* - эндемик песчаных пустынь Турана, характерный для барханных песков, *S. pennata* распространена в пустынях Центральной Азии, Казахстана, Средней Азии, Ирана, где предпочитает барханно-бугристые пески (Лавренко, 1932). Численность *S. karelinii* в эркекселиновых кандымниках Восточных Каракумов - 400-400, а *S. pennata* в уркачиселиновых кандымниках и белосаксаульниках - 800-2700 экз/га. В ценопопуляциях преобладают молодые вегетативные и молодые генеративные особи.

Комплекс членистоногих в тканях селинов, как и многих других однодольных, отличается крайней бедностью. В живых надземных побегах *S. karelinii* и *S. pennata* развиваются личинки южнотуранской златки *Clema deserti*, чаще встречающиеся в вегетативных побегах вегетативных и молодых генеративных кустов. По-видимому, формирование *C. deserti* происходило на *S. pennata* в условиях барханно-бугристых песков, а затем она заселила более молодой вид - *S. karelinii*. Цикл онтогенеза *C. deserti* одногодичный. В Каракумах лёт жуков и откладка яиц происходят со второй декады мая до конца июня и совпадают со временем цветения и плодоношения селинов (рис. II В, Г). Отродившиеся вскоре личинки питаются до конца августа.

М е с я ц ы

	І	ІІ	ІІІ	ІV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
А			1	2	3							
Б	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)
			+	+	+	+	+					

В				1	2	3						
Г	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)
				0	0	+	+	+	+	+		

Д				1	2	3						
Е	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)
				0	0	+	+	+	+	+		
Ж	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
						0	0	0	0	0		
						+	+	+	+	+		

З				1	2	3						
И	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)
				0	0	0	+	+	+			

К				1	2	3						
Л	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
М	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
Н	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)

- 1
- 2
- 3
- 4
- 5
- 6
- 7
- (-) 8
- 0 9
- (+) 10
- (+) 11

К этому времени они достигают взрослого состояния и впадают в диапаузу в нижней части побегов, окукливаясь во второй половине апреля - мае. При этом верхняя и средняя части побегов с ходами личинок к августу отмирают. Средняя численность личинок *Clema deserti* старшего возраста в селиновых кандымниках на барханных и барханно-бугристых песках Восточных Каракумов составляет 0,2-0,4 экз/куст (183-507 экз/га), а их биомасса - 2-5 г/га в живом состоянии.

Рис. II.

Фенология златок (*Buprestidae*), усачей (*Cerambycidae*) и долгоносиков (*Curculionidae*) в связи с фенологией кормовых многолетних трав.

Многолетние травы:

Насекомые:

- | | |
|---|--|
| А - <i>Carex physodes</i> , | Л - <i>Cylindromorphus pubescens</i>
(1977-1980 гг.); |
| В - <i>Stipagrostis karlinii</i> , | Г - <i>Clema deserti</i> (1976-1980 гг.); |
| Д - <i>Heliotropium grande</i> , | Е - <i>Phytoecia transcaspica</i>
(1979-1980 гг.); |
| З - <i>Heliotropium arguloides</i> , | Ж - <i>Asmaeoderella nivosecta</i>
(1976-1978 гг.); |
| И - <i>Phytoecia repetekensis</i>
(1979-1980 гг.); | Л - <i>Larinus bardus</i> (1976, 1980 гг.); |
| К - <i>Jurinea derderioides</i> , | М - <i>Lixus strangulatus</i>
(1979-1980 гг.); |
| | Н - <i>Asmaeoderella caspica suturifera</i> (1978-1980 гг.). |

Фенология многолетних трав (Михельсон, 1955; Акыева, 1972; Нечаева, Василевская, Антонова 1973): 1 - вегетация до цветения, 2 - цветение, 3 - плодоношение, 4 - вегетация после плодоношения;

Фенология насекомых: 5 - яйцо, 6 - личинка, 7 - незакончившая питание личинка в состоянии диапаузы, 8 - закончившая питание личинка в состоянии диапаузы, 9 - куколка, 10 - имаго, 11 - имаго в состоянии диапаузы.

Несмотря на столь низкие показатели обилия, под влиянием личинок *S. deserti* ежегодно погибает в среднем около 3 % (0,5 кг/га, сухой вес) побегов, а также 1-2 % молодых вегетативных и молодых генеративных кустов. Отношение биомассы личинок *S. deserti* в живом состоянии к сухой массе побегов *S. karelinii* (без учета листьев) в эркекселиновых кандымниках составляет 1:7650.

В крупнобарханых песках подземными частями мощных усыхающих и сухих побегов старых и средневозрастных кустов *Stipagrostis karelinii* питаются термиты *Amitermes rhizophagus*, однако поражают они этот злак сравнительно редко.

Песчаная осока, илак (*Carex physodes*). Корневищный эфемероид, широко распространенный в белосаксаульниках и кандымниках на закрепленных песках Ирана, Афганистана, Средней Азии и Казахстана. Вегетирует с конца февраля до первой декады мая, цветет с середины марта до начала апреля, плодоносит в апреле - начале мая (Михельсон, 1955). В илаковых белосаксаульниках Восточных Каракумов численность илака составляет 100-175 экз/м², площадь, занятая им, - до 85 %, а биомасса - 68-193 кг/га в сухом состоянии. В ценопопуляциях повсеместно преобладают вегетативные побеги.

К обитанию в тканях *C. physodes* приспособились лишь отдельные виды насекомых. В Каракумах в вегетативных побегах этой осочки развиваются личинки очень мелкой туранской златки *Cylindromorphus pubescens*. Более узкий ареал *C. pubescens* по сравнению с областью распространения *C. physodes*, вероятно, обусловлен тесными связями этой златки, как и многих других корневых златок, не только с особенностями кормового растения, но и с характером поверхности субстрата, по которому она передвигается, редко прибегая к полету. Цикл онтогенеза *C. pubescens* одногодичный. В Каракумах лёт жуков и откладка яиц у этой златки протекают в конце марта - начале мая во время цветения и плодоношения кормового растения (рис. II А, Б). Отродившиеся вскоре личинки младшего возраста минируют вегетирующие листовые пластинки, личинки среднего возраста трофически связаны с живыми влагаллищами листьев. К концу мая личинки среднего возраста достигают нижнего основания побегов, повреждая при этом конус нарастания и вызывая их гибель, и впадают в эстиvacию, которую изживают в конце октября. Перелиняв, личинки продолжают питание теперь уже отмершими влагаллищами листьев до середины марта с небольшим перерывом в развитии в наиболее холодное

время (январь). Окукливаются во второй половине марта - начале апреля. Иными словами, *S. pubescens* является одним из немногих видов фитобионтов, в питании которых значительную долю составляют как живые, так и сухие ткани растений.

В Восточных Каракумах в илаковых белосаксаульниках без участия мха *Tortula desertorum* численность личинок *S. pubescens* старшего возраста составляет 16-26 тыс. экз/га, а их биомасса - 13-26 г/га в живом весе. Отношение биомассы личинок *S. pubescens* в живом весе к массе побегов илака в сухом состоянии составляет в илаковых белосаксаульниках 1:4260 - 1:7530, а в уркачиселиновых белосаксаульниках с пятнами *S. physodes* 1:1950 (табл.36). Однако при столь больших различиях в массе продуцента и его потребителя, под влиянием *S. pubescens* отмирает в среднем 3-13 % (2,5-5,8 кг/га, сухой вес), а в отдельные годы - до 20 % побегов *S. physodes*. Это объясняется тем, что одна живая личинка весом 0,8-1 мг вызывает гибель побега в 0,35-0,40 г в сыром весе, или 0,13-0,14 г в сухом.

Златка *S. pubescens*, вызывая наибольшее отмирание побегов в уркачиселиновых белосаксаульниках с небольшими пятнами илака, где для нее складываются оптимальные условия обитания, тем самым препятствует распространению *S. physodes* в барханно-бугристых песках.

Ревень туркестанский (*Rheum turkestanicum*). Стержнекорневой эфемероид, поликарпик высотой 40-60 см. В Каракумах вегетирует в марте-мае, цветет в конце марта - начале апреля, плодоносит в апреле-мае. В генеративную фазу вступает в возрасте 6-8 лет, живет до 20 лет (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973). Распространен в закрепленных песках Каракумов и Афганистана.

С тканями ревеня трофически связаны два южнотуркестанских вида жуков. В живых и сочных отмирающих черешках листьев и стеблях в прикорневой части развиваются личинки слоника (*Clontocoeliodes dentimanus*), а в созревающих плодах - личинки зерновки *Saryedon lagonyshi*. В Каракумах жуки-долгоносики после зимовки появляются в конце марта - начале апреля во время бутонизации ревеня, а зерновки - в конце апреля - начале мая, в период его массового плодоношения и вскоре приступают к откладке яиц. Личинки *O. dentimanus* гниют до последней декады мая, что совпадает с концом вегетации ревеня, а *S. lagonyshi* - до конца июня. У первого вида они окукливаются в почве в песчаных коконах, у второго - в разнообраз-

ных укрытиях вне плодов в белых коконах. Жуки проводят лето и зиму в состоянии диапаузы вне куколочных коконов. В Восточных Каракумах личинки зерновок уничтожают до 90 % плодов ревеня.

Ферула Литвинова (*Ferula litwinowiana*). Стержнекорневой эфемероид семейства зонтичных (*Umbelliferae*): поликарпик, вегетирующий с начала второй декады марта до конца мая – начала июня. Цветет во второй половине апреля – начале мая, плодоносит в мае (Михельсон, 1955). Высота растения 0,7 м, диаметр генеративного стебля у основания 1–1,2 см. Ткани стебля мягкие, неодревесневшие. В генеративную фазу вступает в 10–12 лет, живет до 20–22 лет (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973; Каплин, 1976). Распространена в песчаных пустынях Турана. В уркахиселиновых белосаксаульниках и кандымниках на барханно-бугристых песках Восточных Каракумов численность *F. litwinowiana* составляет 300–350 экз/га, из них 35–40 % приходится на генеративные особи.

Живые стебли и корни *F. litwinowiana* членистоногими практически не освоены. По-видимому, это объясняется сильной реакцией вегетирующих особей *F. litwinowiana* и многих других зонтичных на любое механическое воздействие извне, выражающееся в обильном выделении млечного сока. Отмершие корни детально не исследованы, так как закончившие жизнедеятельность растения очень быстро засыпаются песком. Содержимое нескольких обнаженных корней было полностью съедено, по-видимому, личинками ирано-туранского усача *Plocaederes scapularis*. В сухих генеративных стеблях выявлены три вида насекомых. Среди них преобладают личинки горбатов *Mordellistena* sp. и златок *Asmaeoderella* sp. Реже встречаются личинки ирано-южнотуранского вида *Anthaxia lucidiceps* (табл. 32). В Каракумах лёт имаго и откладка яиц у *Mordellistena* sp., *Asmaeoderella* sp. и *A. lucidiceps* в апреле-мае, во время цветения и плодоношения кормового растения. Отродившиеся вскоре личинки питаются до конца июня, а затем впадают в эстивацию. У *A. lucidiceps* эстивируют личинки старшего возраста, окукливающиеся в сентябре – начале октября. Отродившиеся в конце сентября – октябре имаго проводят зиму в куколочных камерах в состоянии диапаузы. У *Mordellistena* sp. и *Asmaeoderella* sp. эстивируют личинки среднего возраста, продолжающие питание с конца сентября до весны с перерывом в наиболее холодное время года (конец декабря – начало февраля) и окукливающиеся в конце марта – начале апреля. Основная масса личинок

Численность и живая биомасса членистоногих в сухих генеративных стеблях *Ferula litwinowiana* в уркахиселиновых белосаксаульниках (данные учетов 15 февраля 1980 г. на 23 растениях. Численность генеративных особей - 2⁰⁴ экз/га)

Членистоногие	0-20 см			20-40 см			40-60 см			Итого			
	численность		био- масса мг/га	численность		био- масса мг/га	численность		био- масса мг/га	численность		биомасса	
	экз/ сте- бель	экз/ га		экз/ сте- бель	экз/ га		экз/ сте- бель	экз/ га		экз/ сте- бель	экз/ га	мг/га	%
Coleoptera, 1													
Asmaeoderella sp.	0,09	18,4	144	0,04	8,2	64	-	-	-	0,13	26,6	208	21,1
Anthaxia lucidi- seps	0,05	10,2	34	0,05	10,2	34	-	-	-	0,10	20,4	68	7,0
Mordellistena sp.	0,22	44,9	324	0,17	34,7	251	0,09	18,4	133	0,48	98,0	708	71,9
Итого	0,36	73,5	502	0,26	53,1	349	0,09	18,4	133	0,71	145,0	984	100

указанных видов сосредоточена в прикорневой части стеблей. Общая численность насекомых в генеративных стеблях *F.litwinowiana* в урках селиновых белосаксаульниках составляет 0,7 экз/стебель (145 экз/га), а их биомасса около 1 г/га в живом весе. На долю личинок горбатов приходится 72 % массы насекомых. Отношение биомассы личинок златок и горбатов в живом весе к массе сухих генеративных побегов *F.litwinowiana* в урках селиновых белосаксаульниках составляет 1:1330.

Дорема песчаная (*Dorema sabulosum*). Довольно крупный стержнекорневой эфемероид, монокарпик, вегетирующий в марте-мае. В Каракумах цветет во второй половине апреля – начале мая, плодоносит в мае. Высота генеративного стебля 1 м, его диаметр у основания 5–6 см. Одревеснения стеблей и корней не происходит. В генеративную фазу вступает на 4–6 году жизни, затем отмирает (Нечаева, 1958; Нечаева, Василевская, Антонова 1973). Распространена в бугристых полузасушливых песках Каракумов и Кызылкумов. В илаковых белосаксаульниках Восточных Каракумов с умеренным выпасом и в урках селиновых белосаксаульниках с пятнами илака численность вегетативных особей *Dorema sabulosum* составляет 12–99, а генеративных – 5–44 экз/га.

Живые стебли и корни *D.sabulosum* так же, как и *F.litwinowiana*, почти не освоены членистоногими. В мягких тканях усыхающих и сухих генеративных особей доремы, напротив, выявлен сравнительно богатый комплекс членистоногих, включающий 11–12 видов. В сухих генеративных стеблях обитают личинки точильщиков *Lasioderma costulatum*, златок *Asmaeoderella dilatatisquamis*, *A.canescens*, *Anthaxia lucidiceps*, долгоносиков *Lixus desertorum*, пестряков (Cleridae), короеды *Cisurgus filum*, гусеницы листоверток *Aethes xanthiana*, личинки двукрылых *Psephodactylus kelseyi*, а в корнях личинки усачей *Plocaederes scapularis*, журчалок *Eumerus* sp. и львинок *Adoxophya* sp. *A.dilatatisquamis*, *A.canescens*, *C.filum*, *A.xanthiana* и *P.kelseyi* – эндемики Южного Турана. *A.lucidiceps* и *P.scapularis* характерны для пустынь Ирано-Туранской подобласти, *L.costulatum* распространен в пустынях Турана и Центральной Азии, а *L.desertorum* относится к турано-казахстанским пустынно-степным формам. Фауна сухих стеблей и корней *Dorema sabulosum*, несмотря на своеобразие, имеет явно вторичный характер. Ареалы всех ее представителей шире ареала кормового растения. По-видимому, в расселе-

нии этих насекомых. обитающих в пустынях Средней Азии в стеблях большинства монокарпиков родов *Ferula* и *Dorema*, ведущую роль играли прежде всего широко распространенные растения, в частности *Ferula foetida*, ареал которой простирается от Ирана и Афганистана до Кызылкумов.

Личинки златок, долгоносиков, усачей и гусеницы листоверток питаются отмирающими и сухими тканями, личинки точильщиков и короеды — преимущественно отмершими, а личинки журчалок и львинок — влажными разлагающимися. В разрушении коры принимают участие короеды, личинки златок *A. lucidiceps* и *Asmaeoderella* spp. младшего возраста. На личинок златок, точильщиков и гусениц листоверток в нижней части стеблей охотятся личинки *P. kelseyi*, а в нижней и средней — личинки пестряков.

Цикл онтогенеза *P. scapularis* — одно-, двухлетний, прочих видов — одногодичный. В Каракумах имаго большинства видов появляются на кормовом растении в апреле, во время его бутонизации и цветения. Откладка яиц у *L. desertorum* и *A. xanthiana* происходит в конце апреля — первой половине мая, а у *L. costulatum*, *Asmaeoderella dilatatisquamis*, *A. canescens*, *A. lucidiceps* и *P. scapularis* — в мае, что совпадает с концом цветения и плодоношения доресны (рис. 12). Отродившиеся вскоре личинки названных видов интенсивно питаются примерно до конца июня. У *L. desertorum*, *A. lucidiceps*, *A. xanthiana* и части погулягчий *P. scapularis* к этому времени они практически заканчивают развитие, а у видов рода *Asmaeoderella* и *L. costulatum* достигают среднего возраста. Личинки *L. desertorum* во второй половине июня окукливаются, а отродившиеся вскоре имаго впадают в летне-зимнюю диапаузу вне кормовых растений. Закончившие питание гусеницы *A. xanthiana* также уходят в летне-зимнюю диапаузу и окукливаются весной следующего года. Взрослые личинки *P. scapularis* и *A. lucidiceps* выходят из состояния эстивации и окукливаются в конце августа — начале октября, а отродившиеся в сентябре-октябре жуки этих видов диапаузируют в куколочных камерах до весны. Часть личинок *P. scapularis* не окукливается и продолжает находиться в состоянии диапаузы до весны следующего года (рис. 12). Незакончившие развитие личинки *P. scapularis* диапаузируют с конца июня до начала марта, в марте — апреле питаются, достигают взрослого состояния и с начала мая уходят в летнюю эстивацию, окукливаясь также в конце августа второго года. Незакончившие развитие ли-

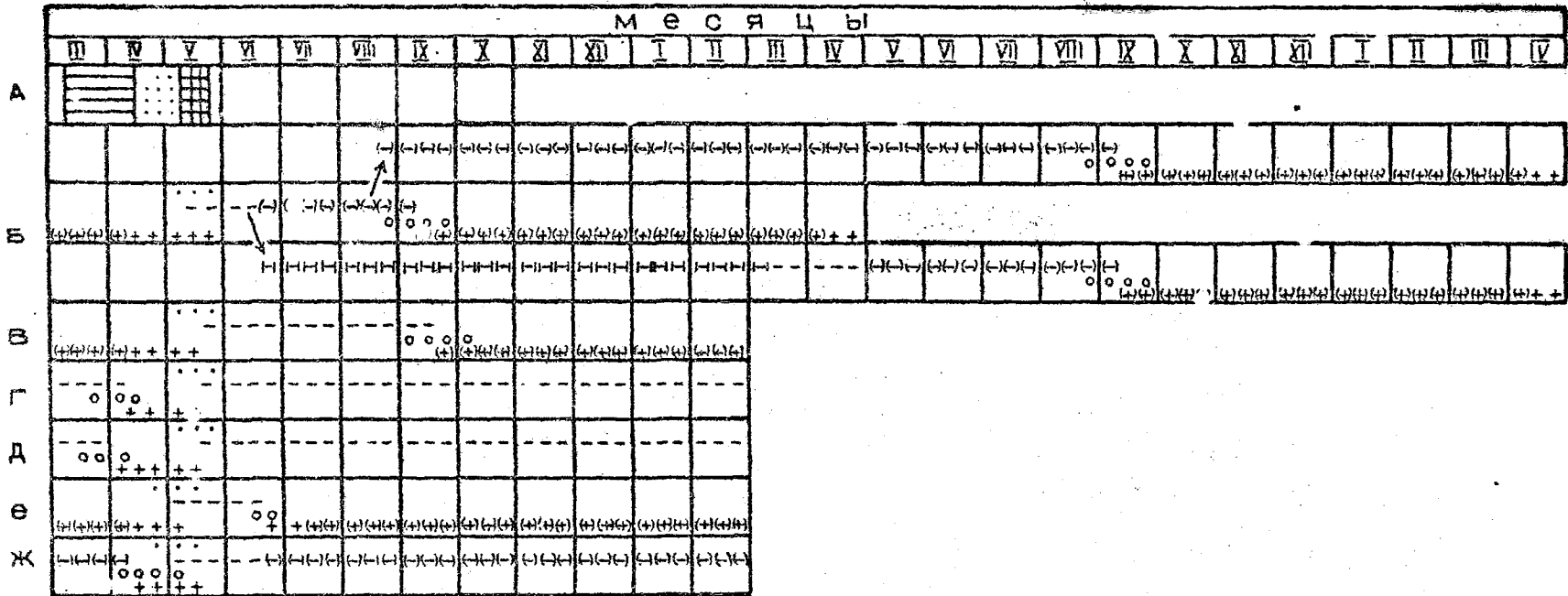


Рис. 12.

Фенология усача *Plocaederes scapularis* (Б), златок *Anthaxia lucidiceps* (В), Астаеодерелла *dilatatisquamis* (Г), точильщик *Lasioderma costulatum* (Д), долгоносиков *Lixus desertorum* (Е), листоверток *Aethes xanthiana* (Ж) в 1978-1980 гг. в связи с фенологией их кормового растения *Dorema sabulosum* (Исачева, 1958) (А). Прочие обозначения как на рис. II.

личинки златок рода *Asmaeoderella* и *L.costulatum* приступают к интенсивному питанию во второй половине сентября и питаются до весны следующего года с перерывом в конце декабря – начале февраля. Окукливаются они во второй половине марта – начале апреля.

По биомассе в стеблях преобладают личинки слоников *L.desertorum*, личинки златок *Asmaeoderella dilatatisquamis* и *A.lucidiceps*, а в корнях – личинки усачей *P.scapularis* и журилок *Eumerus* sp. (табл.33). Численность всех членистоногих в стеблях убывает снизу вверх, причем личинки *Anobiidae*, *Scenopinidae* и короеды чаще встречались в горизонте 0–25 см, а личинки златок, пестряков и гусеницы листоверток были распределены по всему стеблю. Личинки *L.desertorum* младшего возраста питаются на высоте до 70 см, а старшего – вблизи корневой шейки.

Суммарная численность членистоногих в тканях доремы в илаковых белосаксаульниках с умеренным выпасом составляет 44 экз/растение (256 экз/га), а их биомасса – 2,7 г/растение (29 г/га) в живом состоянии. При этом масса членистоногих в стеблях в несколько раз меньше, чем в корнях. Их соотношение равно 1:5,4. В подземной части членистоногие воздействуют на ткани доремы более интенсивно, чем в надземной, так как к концу июня они почти полностью съедают содержимое корней. Отношение биомассы членистоногих в живом состоянии к сухой массе растительных тканей в стеблях доремы составляет 1:150, а в корнях – 1:29. В среднем это отношение равно 1:48, что свидетельствует о необычайно высоком воздействии беспозвоночных на сухие особи *Dorema sabulosum*.

Таким образом, у песчаной доремы и других монокарпиков семейства *Umbelliferae* беспозвоночные заселяют преимущественно отмирающие и отмершие генеративные особи, формируя сравнительно богатые комплексы. По составу доминирующих групп они относятся к куркулионидно-церамбицидному типу. Отмирающие и сухие ткани доремы утилизируют личинки долгоносиков, златок, усачей, точильщиков, гусеницы листоверток, короеды. Из них кору разрушают короеды и личинки златок рода *Asmaeoderella* младшего возраста и *A.lucidiceps*. Влажные полуразложившиеся ткани потребляют в основном личинки *Eumerus* sp. Среди хищников, участие которых в комплексах артропод незначительно, преобладают личинки *Scenopinidae* и *Cleridae*. По характеру онтогенеза у членистоногих, обитающих в стеблях и корнях эфемероида *Dorema sabulosum* в Каракумах выделяются по меньшей мере

Т а б л и ц а 33

Численность и живая биомасса членистоногих в тканях сухих генеративных особей *Dorema sabulosum* в илаковых белосаксаульниках с умеренным выпасом (данные учетов 8 февраля и 5 июня 1980 г. на 45 растениях. Численность генеративных особей *D. sabulosum* - 10,7 экз/га)

Членистоногие	Корни, 0-80 см				Генеративные стебли, 0-25 см		
	численность		биомасса		численность		биомас-
	экз/ ко- рень	экз/ га	мг/га	%	экз/ сте- бель	экз/га	са, мг/га
<i>Coleoptera</i>							
<i>Cleridae</i> , 1	-	-	-	-	0,1	1,2	28
<i>Lasioderma costula-</i> <i>um</i> , 1	-	-	-	-	0,8	8,3	66
<i>Acmaeoderella dilata-</i> <i>tisquamis</i> , <i>A. canes-</i> <i>cens</i> , 1	-	-	-	-	1,2	13,1	102
<i>Anthaxia lucidi-</i> <i>ceps</i> , 1, 1	-	-	-	-	2,1	22,6	75
<i>Plocaederes scapu-</i> <i>laris</i> , 1	0,8	8,9	22072	90,1	-	-	-
<i>Lixus desertorum</i> , 1	-	-	-	-	1,7	18,5	3848
<i>Cisurgus filum</i> , 1	-	-	-	-	5,2	55,9	5
<i>Lepidoptera</i>							
<i>Aethes xanthiana</i> , 1	-	-	-	-	0,1	1,2	8
<i>Diptera</i>							
<i>Eumerus</i> sp., 1	4,6	48,7	2435	9,9	-	-	-
<i>Prepseudotrichia</i> <i>kelseyi</i> , 1	-	-	-	-	0,7	7,7	39
Итого	5,4	57,6	24507	100	11,9	128,5	4171

Членистоногие	Генеративные стебли								
	25-50 см			50-75 см			75-100 см		
	числен- ность	био- мас-	са, экз/экз/ сте-га бель!	числен- ность	био- мас-	са, экз/экз/ сте-га бель!	числен- ность	био- мас-	са, экз/экз/ сте-га бель!
<i>Coleoptera</i>									
<i>Cleridae</i> ,1	-	-	-	0,1	0,6	14	-	-	-
<i>Lasioderma costula- tum</i> ,1	0,1	1,2	9	0,1	0,6	5	-	-	-
<i>Acmaeoderella dila- tatisquamis, A.ca- nescens</i> ,1	0,9	10,1	79	0,6	6,5	51	0,1	1,2	9
<i>Anthaxia lucidi- ceps</i> ,1,1	2,3	24,4	81	1,3	13,7	46	0,6	3,0	20
<i>Plocaederes scapu- laris</i> ,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lixus desertorum</i> ,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cisurgus filum</i> ,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lepidoptera</i>									
<i>Aethes xanthiana</i> ,1	0,3	3,0	19	0,1	1,2	8	0,1	0,6	4
<i>Diptera</i>									
<i>Eumerus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Prepseudatrachia kelseyi</i> ,1	0,1	1,2	6	-	-	-	-	-	-
Итого	3,7	39,9	194	2,2	22,6	124	0,8	7,8	33

Членистоногие	Генеративные стебли				Всего				
	Итого				численность		биомасса		
	численность		биомасса						
	экз/стебель	экз/га	мг/га	%					
экз/рас-тение	экз/га	мг/га	%	экз/рас-тение	экз/га	мг/га	%		
<i>Coleoptera</i>									
<i>Cleridae</i> ,1	0,2	1,8	42	0,9	0,2	1,8	42	0,1	
<i>Lasioderma costulatum</i> ,1	0,9	10,1	80	1,8	0,9	10,1	80	0,3	
<i>Acmaeoderella dilatatisquamis</i> , <i>A. canescens</i> ,1	2,8	30,9	241	5,3	2,9	30,9	241	0,8	
<i>Anthaxia lucidiceps</i> ,1,1	6,3	66,7	222	4,9	6,2	66,7	222	0,8	
<i>Plocaederes scapularis</i> ,1	-	-	-	-	0,8	8,9	22072	76,1	
<i>Lixus desertorum</i> ,1	1,7	18,5	3848	85,1	1,7	18,5	3848	13,3	
<i>Cisurgus filum</i> ,1	5,2	55,9	5	0,1	5,2	55,9	5	0,1	
<i>Lepidoptera</i>									
<i>Aethes xanthiana</i> ,1	0,6	6,0	39	0,9	0,6	6,0	39	0,1	
<i>Diptera</i>									
<i>Eumerus</i> sp.	-	-	-	-	4,6	48,7	2435	8,4	
<i>Prepseudotrichia kelseyi</i> ,1	0,8	8,9	45	1,0	0,8	8,9	45	0,1	
Итого:	18,5	198,8	4522	100	23,9	256,4	29029	100	

шесть типов жизненных циклов, в значительной мере обусловленных особенностями вегетации кормового растения: с летней и зимней диапаузой незакончивших питание личинок (*Asmaeoderella*, *L.costulatum*); летне-зимней диапаузой взрослых гусениц (*A.xanthiana*); эстивацией взрослых личинок и зимней диапаузой имаго (*A.lucidic ps*, часть популяций *P.scarularis*); летне-зимней диапаузой незакончивших питание личинок, эстивацией взрослых личинок и зимней диапаузой имаго (часть популяций *P.scarularis*); летне-зимне-летней диапаузой взрослых личинок и зимней диапаузой имаго (часть популяций *P.scarularis*); летне-зимней диапаузой имаго (*L.desertorum*). Общая биомасса потребителей отмерших тканей *D.sabulosum* в живом состоянии составляет около 0,21 % сухой массы растений, что указывает на высокую степень заселенности членистоногими сухих особей этого монокарпика.

Гелиотроп высокий (*Heliotropium grande*). Длительно вегетирующий многолетник, формирующий рыхлые кусты высотой 50-80 см, диаметром 60-120 см, со слаборазветвленным и сравнительно крупным деревянистым корнем. Вегетирует с середины марта до начала октября, цветет в конце апреля - первой половине мая, плодоносит в мае-июне (Михельсон, 1955). Во влажные годы цветение и плодоношение длится до осени. Эндемик Каракумов, произрастающий на барханных и бутристо-барханных песках. В эркекселиновых кандымниках Восточных Каракумов численность *H.grande* составляет 200-240 экз/га. В возрастных спектрах ценопопуляций преобладают молодые генеративные растения.

С тканями *Heliotropium grande* в Каракумах связаны не менее трех южноуранских видов насекомых. В вегетирующих надземных побегах развиваются личинки усача *Phytoecia transcaspica*, а в корнях - личинки златки *Asmaeoderella nivetesta*. Последние питаются живой, реже отмершей древесиной корней в противоположность большинству личинок этого рода, обитающих в пустыне в сухих органах растений. Живую кору корней грызут мелкие гусеницы, по-видимому, сем. *Gelechiidae*. Личинки *P.transcaspica* питаются как мягкой живой сердцевинной, так и древесиной стеблей. Златки и усачи чаще заселяют сформированные генеративные, выемчатокрылые моли - молодые кусты. *A.nivetesta* и *P.transcaspica* распространены несколько шире кормового растения и, вероятно, развиваются на нескольких близких видах *Heliotropium*, в особенности это относится к златке *A.nivetesta*,

ареал которой включает Каракумы, Кызылумы, песчано-пустынные районы Таджикистана (Волкович, 1979б).

Цикл онтогенеза *P.transcasica* одно-, а *A.nivetesta* двухлетний. Лёт имаго и откладка яиц у *P.transcasica* протекает в апреле - начале мая во время бутонизации и цветения *H.grande*, а *A.nivetesta* - в июне-июле в период плодоношения и вегетации, после плодоношения кормового растения (рис. II, Д, Е, Ж). Для *P.transcasica* характерна зимняя диапауза взрослых, а *A.nivetesta* - незаключивших питание личинок. Летняя диапауза у личинок *P.transcasica* и *A.nivetesta* первого года не выражена, что связано с длительными сроками вегетации кормового растения. Яйца, куколки и имаго обоих видов развиваются без диапаузы. Зимой диапаузирующие личинки и весной куколки *P.transcasica* располагаются в пустых ходах длиной 5-28 см, забитых с двух сторон пробками, по которым они свободно передвигаются.

Общая численность членистоногих в тканях *Heliotropium grande* заметно меняется по годам, главным образом за счет колебаний обилия личинок златок и составляет 200-550 экз/га (без учета гусениц *Gelechiidae*), а их биомасса - 12-19 г/га в живом состоянии (табл. 34). Однако во все годы наблюдений численность и биомасса личинок златок была выше, чем личинок усачей. Отношение биомассы личинок *A.nivetesta* в живом состоянии к сухой массе корней *H.grande* составляет 1:2470, а биомассы личинок *P.transcasica* к массе надземных побегов - 1:1300. В среднем у *H.grande* это отношение равно 1:2160 (табл. 35). Под влиянием личинок *P.transcasica* ежегодно преждевременно отмирает 3-5% (0,3-0,5 кг/га, сухой вес) однолетних побегов *H.grande*. Личинки *A.nivetesta* местами сильно истачивая и ослабляя корни *H.grande* с почками возобновления, способствуют быстрому старению и отмиранию кустов.

Гелиотроп аргузиевый (*Heliotropium argusoides*). Корнеотпрысковый длительно вегетирующий многолетник высотой 15-45 см и диаметром парциальных кустов 15-65 см. Вегетирует с середины марта до первой половины ноября, цветет и плодоносит в конце апреля - сентябре. Широко распространен в песчаных пустынях Средней Азии и Казахстана, где произрастает на барханных, барханно-бугристых и бугристых песках. Отдельные кусты достигают восьмилетнего возраста (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973). В барханных и барханно-бугристых песках Восточных Каракумов численность кустиков *H. argu-*

Численность и биомасса (живой вес) членистоногих в надземных побегах и корнях *Heliotropium grande* в эркекслиновых кандымниках на барханых песках (данные учетов 30 марта 1979 г. на 31 кусте. Численность *H. grande* - 217 экз/га)

Членистоногие	Численность		Биомасса	
	экз/куст	экз/га	г/га	%
Coleoptera, 1				
<i>Phytoecia transcaspica</i> (надземные органы)	0,4	87	4,5	35,7
<i>Asmaeoderella nivetecta</i> (корни)	0,6	128	8,1	64,3
Итого	1,0	215	12,5	100

sioides составляет 880-2700 экз/га. В возрастных спектрах ценопопуляций преобладают молодые генеративные особи.

Среди членистоногих, развивающихся в тканях *Heliotropium argusioides* в Каракумах выявлены два вида жуков: усач *Phytoecia repetekensis*, личинки которого питаются живой древесиной и мягкой сердцевинной надземных побегов и реже горизонтальных корней генеративных растений, и блестянка *Idiogethes angustitarsus*, трофически связанная с цветками и завязью гелиотропа. *P. repetekensis* и *I. angustitarsus* пока не обнаружены вне Каракумов. Кормовым растением *I. angustitarsus* является также *Tournefortia sogdiana*, распространенная в Каракумах и Кызылкумах и относящаяся к одному семейству и одной жизненной форме с *H. argusioides*. Особенности экологии блестянки позволяют предположить, что ее первичное кормовое растение - гелиотроп, откуда она расселилась на турнефорцию. Цикл онтогенеза *P. repetekensis* одногодичный. Лёт имаго и откладка яиц наблюдаются в конце апреля - мае, во время цветения кормового растения (рис. II). Отродившиеся вскоре личинки питаются до октября, что совпадает со сроками вегетации кормового растения. К концу октября они достигают взрослого состояния и впадают в зимнюю диапаузу, окукливаясь в конце марта - апреле следующего года. Диа-

паузирующие личинки, а также куколки располагаются в пустых ходах длиной 5-10 см, забитых с двух сторон пробками, по которым они свободно передвигаются. В Восточных Каракумах численность личинок *P. repetekensis* старшего возраста составляет в кандымниках на барханных и барханно-бугристых песках 620-635, в белосаксаульниках на барханно-бугристых и бугристых песках - 50-90 экз/га, а их биомасса-соответственно 22-23 и 2-3 г/га в живом состоянии. Отношение биомассы личинок *P. repetekensis* в живом состоянии к сухой массе надземных побегов и прилежащих корней *H. argusoides* увеличивается от 1:710 в эркекселиновых кандымниках на барханных песках (табл.36). Личинки *P. repetekensis* вызывают преждевременное отмирание 5-17 % (0,3-2,9 кг/га, сухой вес) побегов *H. argusoides*. Проникая в корни, они способствуют также гибели значительного числа парциальных кустов. Особенно страдают молодые генеративные побеги. Наибольшая гибель кустов и побегов под влиянием личинок *P. repetekensis* наблюдалась в среднебарханных песках.

Жуки и личинки *I. angustitarsus* питаются завязью *H. argusoides* и *T. sogdiana* в апреле - начале июня, уничтожая 35-50 % цветков. В эркекселиновых кандымниках Репетекского заповедника в середине апреля 1977 г. численность приступивших к откладке яиц жуков *I. angustitarsus* составляла около 9 тыс. экз/га, а их биомасса - 7,2 г/га в живом состоянии.

Наголоватка дердерневная (*Jurinea derderioides*). Корнеотпрысковый многолетник со средними сроками вегетации (середина февраля - июль): Высота стеблей 35-55 см, диаметр парциальных кустов до 80-110 см. Цветет с начала мая до середины июня, плодоносит во второй половине июня - июле. Распространена на слабобрасчлененных барханно-бугристых песках Каракумов и Западных Кызылкумов. В уркахселиновых кандымниках Восточных Каракумов численность парциальных кустов *J. derderioides* достигает 1080 экз/га. Генеративные побеги составляют 85 % их общего числа.

В стеблях и корнях наголоватки в Каракумах выявлено четыре, а в соцветиях два вида насекомых. В надземных частях вегетирующих стеблей обитают личинки туранских долгоносиков *Apion uniseriatum* и *Lixus strangulatus*, трофически связанные с мягкими живыми тканями сердцевины, а в подземных - личинки южнотуранской златки *Asmaeoderella caspica suturifera*, питающиеся живыми, а в конце онтогенеза-сухими рыхлыми и одревесневшими тканями. Последние вхо-

дят и в корнях. Личинки *A.uniseriatus* чаще встречались в молодых стеблях вблизи поверхности песка. Долгоносики *L.strangulatus*, отличаясь крупными размерами, предпочитают заселять наиболее мощные побеги. *A.uniseriatus* и *A.caspica suturifera* поражают кусты *J.derderioides* с молодого вегетативного, а *L.strangulatus* - с молодого генеративного состояний, чаще встречаясь на молодых и средневозрастных генеративных растениях. В соцветиях *J.derderioides* развиваются личинки сирийско-южнотуранского долгоносика *Larinus bardus* и пестрокрылок (Tephritidae) неустановленного вида.

Основным кормовым растением *J.derderioides* является, вероятно, лишь для златки *A.caspica suturifera*. *A.uniseriatus*, *L.strangulatus* и *L.bardus* распространены шире этого многолетника и развиваются на многих растениях сем. сложноцветных.

Цикл онтогенеза *L.bardus*, *A.uniseriatus*, *L.strangulatus*, пестрокрылок и большей части популяций *A.caspica suturifera* - одногодичный. Жуки *A.uniseriatus* откладывают яйца, по-видимому, в конце марта - начале апреля, *A.caspica suturifera* - во второй половине апреля - начале мая, во время вегетации до цветения и бутонизации, а *L.strangulatus* - в конце апреля - первой половине мая, *L.bardus* и пестрокрылок - во второй и третьей декадах мая - начале июня - в период бутонизации и цветения кормового растения (рис. II, К, М, Н). Личинки *A.uniseriatus*, *L.strangulatus* и *L.bardus* развиваются без диапаузы, окукливаясь у первого вида в мае, а у двух других - в июне - начале июля. Личинки *A.uniseriatus* окукливаются в довольно сочных зеленых побегах, а *L.strangulatus* - в подсыхающих. Сигналом к прекращению питания у личинок *L.strangulatus*, как и многих других личинок этого рода в пустыне, является прежде всего содержание влаги в растении. В связи с этим в одно и то же время можно встретить в зеленых побегах - личинок, в подсыхающих - куколок и в почти сухих - имаго *L.strangulatus*. Отродившиеся жуки впадают в летне-зимнюю диапаузу у *L.strangulatus* в стеблях, а у *A.uniseriatus* и *L.bardus* - вне кормовых растений. Взрослые личинки *L.strangulatus* и других стеблеядов специальных кукольных камер не формируют, а их куколки, а затем и жуки располагаются в пустых ходах длиной 2,5-5 см, забитых с двух сторон пробками. Личинки пестрокрылок заканчивают питание в июне и, не покидая соцветий, впадают в летне-зимнюю диапаузу в пупариях, окукливаясь

весной следующего года. На личинок и диапаузирующих жуков *L. strangulatus* охотятся личинки пестряков (*Cleridae*).

Развитие личинок *A. caspica suturifera* продолжается почти непрерывно до конца августа – сентября. По мере усыхания кормовых растений они переходят к питанию сухими тканями. Отродившиеся во второй половине сентября жуки диапаузируют в куколочных камерах до весны следующего года.

Общая численность членистоногих в стеблях и корнях наголоватки в уркачиселиновых кандымниках составляет 1,6 эк./куст (1,8 тыс. экз/га), а их биомасса – 38,7 мг/куст (41,8 г/га) в живом состоянии. При этом масса членистоногих в стеблях немного ниже, чем в корнях. Их соотношение равно 1:1,2. По численности и биомассе среди обитателей стеблей и корней наголоватки преобладают личинки златок *A. caspica suturifera* (табл.35). Несколько меньшее участие в комплексах личинок *L. strangulatus*. Воздействие насекомых на подземные органы значительно выше, чем на стебли. Отношение биомассы личинок златок в живом состоянии к сухой массе подземной части стеблей и прилежащих корней составляет 1:205, а биомассы личинок долгоносиков к массе надземной части стеблей – 1:670. В среднем это отношение у наголоватки равно 1:405, что свидетельствует в целом о высоком уровне влияния членистоногих на ее ткани (табл.36). В процессе развития личинок *L. strangulatus* в уркачиселиновых кандымниках Восточных Каракумов преждевременно усыхают однолетние части 6–7 % (0,8 кг/га, сухой вес) надземных стеблей *J. derderioides*. Более значительный вред растениям причиняют личинки *A. caspica suturifera*, трофически связанные с многолетними органами. Здоровые основания стеблей наголоватки живут 5–8 лет (Нечасва, Василевская, Антонова, 1973), а поврежденные личинками отмирают за 1–2 года. В среднем под влиянием личинок *A. caspica suturifera* погибают 12–13% (2,1 кг/га, сухой вес) стеблей, а часто и прилежащие к ним корневища. Если учесть, что личинки *L. strangulatus* и *A. caspica suturifera* редко встречаются совместно в одном побеге, то их суммарное влияние на ценопопуляции *J. derderioides* становится еще более ощутимым.

В Восточных Каракумах личинки *L. bardus* повреждают 8 %, а пестрокрылок – 18 % соцветий наголоватки. В Репетекском заповеднике в конце июля 1976 г. в уркачиселиновых кандымниках на барханно-бугристых песках общая численность личинок старшего возраста, ку-

Численность и живая биомасса членистоногих в стеблях и корневищах *Jurinea derderioides* в уркахиселиновых кандычниках на барханно-мелкобугристых песках (данные учетов *Arion uniseriatus* 9 мая 1978 г., прочих видов - 25 августа 1980 г. на 50 кустах)

Членистоногие	Возрастные состояния кустов								Итого			
	молодые вегетативные (450) ⁺		молодые генеративные (433)		средневозрастные генеративные (179)		старые генеративные (17)		численность		биомасса	
	экз/ куст	экз/ га	экз/ куст	экз/ га	экз/ куст	экз/ га	экз/ куст	экз/ га	экз/ куст	экз/ га	г/га	%

Надземные части
стеблей

<i>Cleridae</i> , 1	-	-	-	-	0,3	53,7	-	-	0,1	53,7	1,9	4,6
<i>Arion uniseriatus</i> , k, 10, 2	90,0	0,8	343,4	0,5	89,5	-	-	0,5	525,9	0,5	1,4	
<i>Lixus strangulatus</i> , 1	-	-	0,7	303,1	0,8	143,2	0,4	6,8	0,4	453,1	16,5	39,5

Подземные части стеблей и корни

<i>Asmaeoderella caspica suturifera</i>	0,3	135,0	0,8	343,4	1,5	268,5	0,6	10,2	0,7	760,1	22,8	54,5
И т о г о	0,5	225,0	2,3	995,9	3,1	554,9	1,0	17,0	1,5	1792,8	41,8	100

⁺ В скобках указана численность парциальных кустов *Jurinea derderioides* на 1 га.

колок и неокрепших жуков *L. bardus* в соцветиях *J. derderioides*. составляла 821 экз/га, а их биомасса 41 г/га в живом состоянии.

Кузиния расщепленнокрылая (*Cousinia schistoptera*). Двулетний монокарпик, высотой до 1 м. В Каракумах с небольшой численностью встречается в закрепленных песках, вегетирует в марте - июне, цветет в мае.

В Восточных Каракумах с тканями кузинии трофически связаны по меньшей мере пять видов насекомых. В соцветиях кузинии развиваются личинки балкано-переднеазиатско-туранского долгоносика *Eustenopus lanuginosus* в вегетирующих генеративных стеблях - *Lixus strangulatus*, а в нижних частях стеблей и в корнях ее подсыхающих и сухих особей - личинки горбатов *Mordellistena* sp., прокладывающие вертикальные ходы в рыхлой сердцевине стебля и в древесине корня. Периферические слои древесины сухих корней часто на значительной глубине грызут личинки златок *Asmaeoderella* sp. В стеблях на жуков и личинок *L. strangulatus* охотятся личинки *Cleridae*. Цикл развития *L. strangulatus* на кузинии такой же, как и на *Jurinea derderioides*. Личинки *E. lanuginosus* питаются в соцветиях кузинии в мае-июне, окукливаясь в колыбельках из экскрементов. Отродившиеся жуки покидают кормовые растения и впадают в летне-зимнюю диапаузу в различных укрытиях. Жуки *Mordellistena* sp. и *Asmaeoderella* sp. откладывают яйца на подсыхающие стебли в мае. Для их онтогенеза характерны летняя и зимняя диапаузы незаключивших питание личинок и окукливание весной следующего года. По численности и биомассе в стеблях и корнях кузинии преобладают личинки долгоносиков и горбатов. Средняя численность членистоногих в сухих кузиниях составляет 0,6 экз/растение, а биомасса - 7,8 мг/растение в живом состоянии. На биомассу личинок долгоносиков приходится 75,7 %, горбатов - 10,5, златок - 8,3 и пестряков - 5,5 %. Отношение биомассы потребителей тканей в живом весе к массе сухих стеблей и корней составляет у кузинии около 1:350.

Цистанхе желтая (*Cistanche flava*). Крупный многолетник, высотой в надземной части до 0,5-1 м, паразитирующий на корнях кандьмов *Calligonum arborescens*, *C. caput-medusae* и др. в барханных и бугристо-барханных песках Каракумов. Вегетирует в апреле-мае, цветет с середины апреля до начала мая (Михельсон, 1955). В Восточных Каракумах в отмирающих, но еще сочных стеблях *C. flava* многочисленны личинки южнотуранских сирфид *Eumerus turkmenorum*, *E.*

амморphilus, где на них охотятся личинки и жуки турано-гобийского карапузика *Chalcionellus hauseri* (Штакельберг, 1948; Кривошеина, 1976; Крыжановский, Рейхардт, 1976). В подземной части отмирающих стеблей, по-видимому, развиваются также личинки юнотуранского хруща *Oryctes ata* (Мамаев, 1977; Кривошеина, 1981).

Общая характеристика комплексов членистоногих в тканях многолетних трав

В настоящее время в тканях многолетних трав Каракумов установлено развитие 42 видов насекомых, относящихся к 19 семействам трех отрядов *Holometabola* (жуки, чешуекрылые, двукрылые) и к одному семейству *Hemimetabola* (*Termitidae*). Среди них по количеству видов преобладают златки (26 %) и долгоносики (14 %). Доля видов прочих семейств не превышает 2-7 %. В генеративных органах питаются личинки 17 %, а в стеблях и корнях - 83 % видов. С популяциями одного вида многолетника чаще связаны 1-5, реже до 10-12 видов. Наиболее бедные комплексы свойственны однодольным, а самые богатые - двудольным сем. зонтичных и сложноцветных (*Dorema*, *Jrisnea*).

Основу фауны многолетних трав составляют пустынные формы. На долю видов, общих с Восточномедиземноморской вечнозеленой и Казахстанской степной провинциями, приходится по 3 % фауны. Туранских видов 74 %, из них 3/4 практически не встречаются за пределами Южного Турана. Прочие виды - ирано-туранские (10 %), турано-гобийские (7 %) и сирийско-туранские (3 %).

Трофические группы обитателей тканей травянистых многолетних

В генеративных органах многолетних трав выявлены потребители завязи (личинки галлиц рода *Contarinia* на верблужьей колючке, блестянки на бурачниковых), завязи и плодов (личинки пестрокрылок, слоников родо *Larinus*, *Eustenopus* в соцветиях сложноцветных), зеленых и созревающих плодов (личинки зерновок рода *Caryedon* на ревене, гусеницы сем. *Ethmiidae* на турнефорции).

В живых надземных стеблях развиваются личинки долгоносиков родов *Lixus*, *Apion* (*Jurinea*), *Odontocoeliodes* (ревень), златок *Clema* (селин), усачей *Phytoecia* (*Heliotropium grande*), гусеницы *Coleophora* (*Alhagi*); в стеблях и корнях - личинки усачей *Phytoecia* (*Heliotropium argusioides*) и в живых корнях крупных многолетников - личинки златок рода *Sphenoptera* (*Astragalus*, *Asmaeoderella nivetesta*, гусеницы бабочек (*Heliotropium grande*). Личинки долгоносиков питаются мягкими тканями сердцевины стеблей, а личинки прочих фитобионтов грызут как мягкие, так и одревесневшие ткани. На биомассу фитофагов в стеблях злаков, ревеня, надземных и подземных органах бурачниковых приходится до 100 %, сложноцветных-40-75 % массы фитобионтов. Среди хищников в живых стеблях местами обычны личинки пестряков.

Личинки ряда видов жуков на разных стадиях онтогенеза приспособились к питанию живыми и сухими тканями. Это личинки златок *Cylindromorphus pubescens* (вегетативные побеги песчаной осоки), *Asmaeoderella caspica suturifera* (подземные части стеблей *Jurinea*) и др. Как правило, они развиваются на многолетниках с короткими и средними сроками вегетации и не успевают закончить питание в живых побегах.

Потребители сухих свежееотмерших тканей отличаются более разнообразной фауной, однако представлены они в основном на бобовых, сложноцветных и особенно зонтичных многолетниках. В сухих стеблях преобладают личинки златок родов *Xantheremia* (*Alhagi*), *Asmaeoderella*, *Anthaxia*, горбатов рода *Mordellistena*, точильщиков *Lasioderma*, долгоносиков *Lixus*, короеды *Cisurgus*, гусеницы листоверток *Aethes* (*Dorema*, *Ferula*); в корнях - личинки усачей *Flocaederes* (*Dorema*), златок *Asmaeoderella* (*Cousinia*). Из них сухую кору разрушают личинки родов *Anthaxia*, *Asmaeoderella* младшего возраста, короеды рода *Cisurgus*. Обитатели коры и корней обнаружены лишь на крупных растениях (*Dorema*). Личинки большинства видов питаются мягкими тканями. С сухой древесиной связаны личинки *Xantheremia*, отдельных видов *Asmaeoderella* и *Mordellistena* (*Cousinia*). У сложноцветных биомасса разрушителей сухих тканей составляет 20-40 %, а у зонтичных-до 90 % массы обитателей стеблей и корней. Из хищников в сухих стеблях преобладают личинки *Cleridae* и *Scenopinidae*.

Потребители влажных разлагающихся тканей приурочены исключи-

тельно к корням и подземным частям стеблей крупных многолетников. К ним относятся личинки журчалок *Eumegus*, львинок *Adoxomyia* (*Ferula*, *Dorema*, *Cistanche*), вероятно, личинки хрущей *Dryctes ata* (*Cistanche*) (Штакельберг, 1948; Кривошеина, 1976; Маев, 1977). Отмирающими и отмершими эпигеогенными корневищами *Stipagrostis karelinii* иногда питаются термиты *Amitermes rhizophagus*. У заразики на биомассу разрушителей разлагающихся тканей приходится более 90, а у зонтичных – около 10 % массы обитателей стеблей и корней. Из хищников в разлагающихся корнях обнаружены карапузики. В целом биомасса хищников в стеблях и корнях многолетних трав составляет 0,1–5,5 % массы фитобионтов.

Таким образом, в комплексах членистоногих, развивающихся в тканях многолетних трав, на долю обитателей генеративных органов приходится 17 %, живых тканей стеблей и корней – 26 %, живых и сухих – 5, сухих – 36 и разлагающихся – 16 % видов. Из них непосредственные разрушители тканей составляют 90,5, а сопутствующие им хищники – 9,5 %. Среди потребителей сухих и живых тканей стеблей и корней в стеблях развиваются 68 %, в корнях – 18, в стеблях и корнях, а также в подземных частях стеблей по 7 % видов. Иными словами, у пустынных многолетников наибольшее видовое разнообразие членистоногих наблюдается в сухих и живых стеблях. Ввиду быстрого высыхания отмирающих надземных органов, потребители разлагающихся тканей приурочены, как правило, к корням. В целом, исключая цветки и плоды, преимущественно в надземных органах многолетников сосредоточено 54, а в подземных – 46 % фитобионтов. Среди них преобладают весьма специализированные формы, питающиеся мягкими тканями стеблей, реже корней (61 %). Менее характерны разрушители одревесневших тканей (39 %), сравнительно равномерно заселяющие стебли и корни.

Пищевая специализация фитобионтов

Пищевая специализация обитателей живых и сухих тканей многолетних трав шире, чем видов, связанных с древесиной и зелеными побегами деревьев и кустарников. В Каракумах на долю монофагов приходится 16 %, узких олигофагов – 27 и олигофагов – 57 % их фауны. Максимальное число олигофагов выявлено на многолетних травах со

средними сроками вегетации и эфемероидах сем. сложноцветных и зонтичных, а монофагов и узких олигофагов – на длительно вегетирующих бобовых, бурачниковых, злаках и эфемероидах – ревеня и песчаной осоке. Специализация обитателей живых стеблей и корней уже, чем сухих тканей и генеративных органов, среди них олигофаги составляют соответственно 22, 84 и 67 %. Распространение фитобионтов многолетников в значительной мере коррелирует с особенностями их пищевой специализации. Туранских видов среди монофагов 100 %, узких олигофагов – 67 % и олигофагов – 50 %; все виды, встречающиеся за пределами Ирано-Туранской подобласти, – олигофаги.

Судя по ареалам, исследованные сравнительно крупные виды сложноцветных, зонтичных, чаще представляющие собой обособившиеся в пустынях Южного Турана элементы нагорно-ксерофитной флоры (Коровин, 1961), – вторичные кормовые растения для большинства развивающихся на них насекомых, включая эндемиков. Их фауна весьма гетерогенна по происхождению и включает виды, общие с Восточным Средиземноморьем (*Eustenopus lanuginosus*), Иранским нагорьем (*Larinus bardus*), степями Казахстана (*Lixus desertorum*), пустынями Центральной Азии (*Lasioderma costulatum*). Основным очагом становления эндемичных видов были, по-видимому, предгорья и низкогорья Южного Турана, где они обособились на других видах зонтичных и сложноцветных и затем расселились в прилежащие песчаные пустыни. Иными словами, зонтичные и сложноцветные Каракумов не имели существенного значения в видообразовании обитателей растительных тканей. То же можно сказать и в отношении узкоареального длительно вегетирующего каракумского многолетника *Heliotropium grande*, хотя его фитобионты не выходят в предгорья и являются, по-видимому, исходно псаммофильными. Стебли и генеративные органы песчано-пустынных длительно вегетирующих многолетников *Stipagrostis pennata*, *S. karelinii*, *Heliotropium argusoides* с более широкими ареалами, ирано-туранского эфемероида *Jarex physodes* и южнотуранского *Rhus turkestanicum*, напротив, способствовали обособлению видов насекомых, большая часть которых относится к монотипичным псаммофильным родам (*Clema*, *Odontocoeliodes*, *Idiogethes*). Большую роль в видообразовании фитобионтов эфемероидов – ревеня и песчаной осоки – сыграли, по-видимому, их тесные связи с характером почвенного покрова.

Исторические особенности освоения
членистоногими тканей многолетних трав

Формирование комплексов фитобионтов пустынных многолетних трав в большинстве случаев происходило за счет обитателей тканей древесных и полудревесных растений в процессе их приспособления к жизни в более мягких тканях трав по линиям: древесина деревьев, кустарников и полудревесных растений — древесина многолетних трав — недревесневшие ткани — генеративные органы трав; зеленые побеги и листья деревьев и кустарников — листья и молодые стебли трав — генеративные органы трав; генеративные органы древесных растений — цветки и плоды трав. Заселение двудольных имеет более давнюю историю, чем однодольных, где мы сталкиваемся со специализированными формами фитобионтов. Ткани трав освоили преимущественно насекомые с полным превращением: жуки, чешуекрылые, двукрылые, особенно личинки жуков многих семейств, в эволюции которых получило развитие направление выработки приспособлений к внутрирастительному образу жизни (златки, усачи, долгоносики, точильщики, горбатки и др.). В различных подсемействах жуков переход к обитанию в тканях трав происходил полифилетически, как правило, при усилении этой тенденции от примитивных таксонов к наиболее продвинутым. Так, у дровосеков в самом древнем подсем. *Frioninae* крайне редки случаи развития личинок в корнях трав, в подсем. *Cerambycinae* тканями трав питаются личинки отдельных специализированных видов (*Plocaederes scapularis*), в наиболее молодом подсем. *Laminae* мы имеем дело уже с несколькими родами усачей, личинки которых связаны со стеблями и корнями травянистой растительности (*Agapanthia*, *Phytoecia*, *Cortosia* и др.). Это же можно сказать и в отношении златок, где чисто "травяные роды" представлены в самом специализированном подсемействе *Agrillinae* (*Cylindromorphus*, *Paracylindromorphus*, *Clema*). Иными словами, ткани многолетних трав, как среда жизни, сыграли большую роль в происхождении многих видов и родов насекомых.

Среди обитателей цветков, стеблей и корней многолетних трав Каракумов обычны виды, относящиеся как к исходно древесно-кустарниковым родам (*Asmaeoderella*, *Xantheremia*, *Sphenoptera*, *Anthaxia*, *Lixus*, *Contarinia* и др.), так и к обособившимся преимущественно на травах (*Clema*, *Cylindromorphus*, *Phytoecia*, *Cisurgus* и др.).

Циклы онтогенеза обитателей тканей
многолетних трав

Продолжительность циклов. Для разрушителей тканей многолетних трав характерны более короткие сроки развития, чем для обитателей древесины деревьев и кустарников. Длительность питания их личинок зависит от твердости и состояния заселяемых органов, систематического положения и размеров фитобионтов. Без учета диапаузы личинки долгоносиков и зерновок в цветках, пазухах, сухих и живых неодревесневших стеблях питаются 1,5–2 месяца, личинки усачей в неодревесневших тканях – 2–3, а в древесине – около 5 месяцев, личинки златок в неодревесневших и слабодревесневших стеблях – 3–6, а в древесине корней – до 14–16 месяцев. Однако значительную часть года фитобионты многолетников переживают в состоянии диапаузы и поэтому их циклы одно-, реже двухгодичные. В течение двух лет развивается большая часть популяции личинок златок *Asmaeoderella plavetesta* в деревянистых корнях *Heliotropium grande*, 60–90 % личинок усачей *Plocaederes scapularis* в корнях *Dorema*, 28–36 % личинок златок *Asmaeoderella caspica suturifera* в стеблях и корневищах *Jurinea derderioides*, до 12 % личинок златок *Anthaxia lucidiceps* в стеблях *Ferula* и *Dorema*. Развитие отдельных личинок *P. scapularis* затягивается до трех лет. Цикл онтогенеза прочих видов одногодичный. Поливольтинные формы не обнаружены.

Типы жизненных циклов и их эволюция. Важной особенностью сезонного развития насекомых в тканях многолетних трав является приуроченность яйцекладки к весенне-летнему периоду, наличие эстивации и зимней диапаузы у имаго, взрослых и незакончивших питание личинок и, по-видимому, ее отсутствие у яиц и куколок. Выявлено семь основных типов циклов онтогенеза фитобионтов: с зимней (7,4 %) и летне-зимней (25,9 %) диапаузой имаго, эстивацией личинок и зимней диапаузой имаго (7,4 %), зимней диапаузой незакончивших питание (11,2 %) и взрослых (14,8 %) личинок, летне-зимней диапаузой взрослых личинок (7,4 %), летней и зимней диапаузой незакончивших питание личинок (25,9 %). Иными словами, зимняя диапауза наблюдалась в 33 %, летне-зимняя, а также летняя и зимняя – в 57 % случаев, что связано прежде всего с продолжительностью вегетации исследованных растений. Подавляющему большинству насекомых, развивающихся на длительно вегетирующих многолетниках, свой-

ственной зимняя диапауза, а на травах со средними сроками вегетации и особенно эфемероидах - летне-зимняя. По периоду лёта имаго и откладки яиц первые относятся преимущественно к раннелетним и летним формам, что обусловлено сравнительно поздним началом развития длительно вегетирующих трав, а вторые - к весенним. Весь цикл развития фитобионтов многолетних трав, как правило, протекает в тканях кормовых растений. Исключения составляют окукливающиеся в почве монофаги ревеня *Odontocoeliodes dentimanus* и *Caryedon lagonychi*.

Для обитателей живых стеблей и корней длительно вегетирующих трав (*Stipagrostis*, *Heliotropium*, *Alhagi*) характерна зимняя диапауза взрослых (*Clema deserti*, *Phytoecia*, *Coleophora alhagii*), реже незакончивших питание личинок (*Asmaeoderella nivetecta*) и имаго (вероятно, *Sphenoptera* на *Astragalus*), а сухих стеблей - средневозрастных личинок (*Xanthoeremia* на *Alhagi*). Личинки и имаго диапаузируют в тканях растений. Важным приспособлением усачей рода *Phytoecia* к суровым условиям песчаной пустыни является формирование заканчивающими питание личинками свободных ходов внутри стеблей, закрытых с двух сторон пробками, в которых взрослые личинки, куколки и имаго свободно перемещаются вверх и вниз в зависимости от метеорологических условий даже в состоянии диапаузы. Максимальная длина ходов наблюдалась у усачей *P.transcaspica* в побегах *Heliotropium grande*, где она достигала 28 см. На территории пустынь Турана эти циклы получили распространение под влиянием наступившего похолодания, вероятно, уже у обитателей неогеновой растительности, где в травяном ярусе преобладали растения с длительным периодом вегетации (Коровин, 1961; Лавренко, 1962).

У насекомых, развивающихся в соцветиях и живых стеблях травянистых многолетников со средними сроками вегетации (*Jurinea*, *Cousinia*) обнаружена летне-зимняя диапауза взрослых личинок (пестрокрылки) и имаго (*Lixus*, *Larinus*, *Eustenopus*, *Apion*), в живых и сухих стеблях - зимняя диапауза имаго (*Asmaeoderella caspica suturifera*), а в сухих стеблях и корнях - летняя и зимняя диапауза незакончивших питание личинок (*Mordellistena*, *Asmaeoderella*). Имагинальная диапауза *A.caspica suturifera* протекает в куколочных камерах, *Lixus strangulatus* - в стеблях в пустых ходах, забитых с двух сторон пробками; долгоносиков родов *Eustenopus*, *Larinus*, *Apion* - в разнообразных укрытиях вне кормовых растений.

Личинки пестрокрылок диапаузируют в пупарии в соцветиях, а прочих видов — в нижней части стеблей, в корнях.

Обитателям живых тканей эфемероидов (*Rheum*, *Carex*, *Ferula*, *Dorema*) свойственна летне-зимняя диапауза имаго вне кормовых растений (*Odontocoeliodes*, *Lixus*, *Caryedon*), живых и сухих, а также сухих — эстивация взрослых личинок и зимняя диапауза имаго в куколочных камерах (*Anthaxia*), летняя и зимняя диапауза незакончивших питание личинок в стеблях (*Cylindromorphus*, *Asmaeoderella*, *Lasioderma*, *Mordellistena*), летне-зимняя диапауза взрослых личинок (*Aethes*). У усачей *Plocaederes scapularis* выявлены три части популяций, различающихся по циклам онтогенеза: эстивацией взрослых личинок; летне-зимней диапаузой взрослых личинок; летне-зимней диапаузой незакончивших питание и эстивацией взрослых личинок. Для всех трех частей характерна также зимняя диапауза имаго. Имаго и взрослые личинки *P. scapularis* диапаузируют в корнях в специальных защитных капсулах.

Летняя и зимняя, а также летне-зимняя диапауза у насекомых, развивающихся в тканях пустынных многолетних трав, получила распространение, по-видимому, с четвертичного периода вследствие нарастания континентальности климата, ухудшения экологических условий летнего периода и эфемеризации растительного покрова. По мере смещения сроков вегетации растений на весну и начало лета происходило ослабление связей насекомых с их тканями, что выразилось в уходе ряда обитателей живых стеблей на окукливание в почву, возрастании доли видов с имагинальной диапаузой во вторичных укрытиях.

Количественная характеристика комплексов членистоногих, обитающих в тканях многолетних трав

Самыми многочисленными разрушителями стеблей и корней многолетних трав являются личинки златок, усачей, горбатов, долгоносиков и журчалок. По составу доминирующих групп комплексы фитобионтов злаков и осок относятся к бупрестидному типу; *Heliotropium grande* — церамбицидно-бупрестидному; *Jurinea derderioides* — кукулионидно-бупрестидному; *Heliotropium argusoides* — церамбицидно-бупрестидному; *Cousinia schistoptera* — бупрестидно-морделлидно-кукулионид-

ному; *Ferula litwinowiana* - бупрестидно-морделлидному; *Dorema sabulosum* - сирфидно-куркулионидно-церамбицидному и *Cistanche flava* - сирфидному (табл.36). В генеративных органах сложноцветных по численности преобладают личинки пестрокрылок и долгоносиков. Бурачниковых - блестянки и гусеницы чешуекрылых, бобовых - личинки галлиц и гусеницы чешуекрылых, гречишных - личинки зерновок.

Состав и структура комплексов обитателей стеблей и корней многолетников существенно меняются в процессе большого жизненного цикла растений. Так, у *Carex physodes* личинки *Cylindromorphus pubescens* поражают надземные органы только в молодом вегетативном состоянии, а на генеративных побегах отсутствуют. Личинки *Clema deserti* заселяют кусты *Stipagrostis karelinii* и *S. repnata* с имматурного состояния, но наиболее благоприятны для них молодые вегетативные и молодые генеративные кусты. У *Heliotropium grande* и *Jurinea derderioides* комплексы фитобионтов начинают формироваться с молодого вегетативного состояния, а сравнительно полно выражены уже у молодых генеративных растений. Усачами *Phytoecia repetekensis* освоены лишь генеративные растения *Heliotropium argusioides* с максимумом обилия на средневозрастных генеративных кустах. У *Cousinia schistoptera* фитобионты обнаружены преимущественно на генеративных особях, а наибольшее их разнообразие отмечено на усыхающих и сухих растениях. Для *Ferula* и *Dorema* характерны практическое отсутствие членистоногих в тканях вегетирующих растений и высокая заселенность ими усыхающих и сухих особей. Иными словами, становление комплексов фитобионтов в процессе онтогенеза разных видов многолетних растений отличается большой амплитудой и наблюдается в молодом вегетативном, молодом, средневозрастном и старом генеративном состояниях, а также по мере усыхания и полного отмирания особей, что связано с биологическими особенностями членистоногих, входящих в состав комплексов, и заселяемых ими растений.

Суммарные показатели численности и биомассы членистоногих, обитающих в тканях многолетних трав песчаной пустыни, крайне малы, что обусловлено, с одной стороны, небольшими запасами фитомассы растений в пустыне, с другой, - слабой сформированностью комплексов фитобионтов в целом. Так, членистоногими практически не освоены корни и стебли многих пустынных трав, в особенности однодольных,

Живая биомасса и состав преобладающих групп членистоногих
в стеблях и корнях многолетних трав в основных урочищах
Восточных Каракумов

Урочище, вид растения	Числен- ность трав, экз/га	Биомасса членисто- ногих, г/га	Отношение живой био- массы чле- нистоногих к сухой м все ра- стений	Преобладающие по био- массе группы членисто- ногих
I	2	3	4	5
Эркекселиновые кандымники на среднебарханных песках				
<i>Stipagrostis larelinii</i>	436	1,7	I:7650	Buprestidae
<i>Heliotropium grande</i>	217	12,6	I:2160	Buprestidae - Cerambycidae
<i>H. argusoides</i>	1994	22,5	I:710	Cerambycidae
Итого	2647	36,8	I:1535	
Урвакиселиновые кандымники на барханно-бугристых песках				
<i>Stipagrostis pennata</i>	2701	4,8	I:14980	Buprestidae
<i>Festuca litwinowiana</i>	211	0,7	I:2060	Buprestidae

I	!	2	!	3	!	4	!	5
<i>Heliotropium argusioides</i>		2682		22,9		I:970		Cerambycidae
<i>Jurinea derderioides</i>		1079		41,8		I:405		Buprestidae - Curculionidae
Итого		6673		70,2		I:1590		
Илаковые белосаксаульники на мелкобугристых гессах								
<i>Stipagrostis pennata</i>		64		0		-		-
<i>Carex physodes</i>		$1,5 \times 10^6$		25,5		I:7560		Buprestidae
<i>Heliotropium argusioides</i>		324		1,8		I:1710		Cerambycidae
Итого				27,3		I:7275		

Примечание. Для *Heliotropium argusioides*, *Jurinea derderioides* и *Carex physodes* приведена численность парциальных кустов, для *Ferula litwinowiana* - генеративных особей. Биомасса членистоногих на *Ferula litwinowiana* указана только для наземных органов.

а в популяциях ряда многолетников ими заселены растения лишь отдельных возрастных состояний. Сухая фитомасса освоенных членистоногими органов у *Carex physodes* составляет до 200 кг/га, а у прочих многолетних трав песчаной пустыни редко превышает 70-100 кг/га. Общая биомасса фитобионтов многолетних трав в кандымниках и белосаксаульниках Восточных Каракумов не превышает 27-70 кг/га в живом состоянии (табл.36), составляя 0,07-2,08 % запасов сухой фитомассы растений. Членистоногие наиболее интенсивно воздействуют на ткани *Dorema sabulosum*, *Jurinea derderioides*, *Heliotropium argusioides*, а наименее - на побеги *Stipagrostis pennata*, *S. karelinii*, *C. physodes*. В целом влияние фитобионтов на многолетние травы уменьшается от кандымников на барханных и барханно-бугристых песках к белосаксаульникам на закрепленных песках.

Несмотря на незначительные показатели обилия, фитобионты многолетников оказывают существенное влияние на популяции кормовых растений. Например, личинки *P. scarpularis* за период развития съедают сухого корма в 30-60 раз больше своего веса, а такие фитофаги, как личинки златок, усачей, долгоносиков, развиваясь в стеблях, вызывают их гибель и тем самым стуждают в фитоценозах значительно большую массу многолетников, чем требуется им для питания. Фитомасса стеблей (сухой вес), погибших под влиянием личинок златок *Clema deserti* на *Stipagrostis karelinii* и *S. pennata* в 150-320, *Cylindromorphus pubescens* на *Carex physodes* - в 130-140, *Asmaeoderella caspica suturifera* на *Jurinea derderioides* в 150-180, личинок усачей *Phytoecia transcaspica* на *Heliotropium grande* - в 70-90, *P. repetekensis* на *H. argusioides* - в 90-110, личинок *Lixus strangulatus* на *J. derderioides* - в 100-110 раз превышала живой вес закончивших питание личинок, а общее количество отмерших побегов в исследованных биогеоценозах Восточных Каракумов в годы наблюдений составило соответственно 3-4 % (0,5-1,5 кг/га, сухой вес); 3-13 (2,5-5,8 кг/га), 12-13 (2-2,3), 3-5 (0,3-0,5), 5-17 (0,3-2,9) и 6-7 % (оголо 0,8 кг/га). Более значительное влияние оказывают насекомые на семенную продуктивность многолетних трав. Блестянки *Idiogethes angustitarsus* уничтожают завязь 35-50 % цветков *Heliotropium argusioides* личинки пестрокрылок и долгоносиков *Larinus bardus* повреждают около 30 % соцветий *Jurinea*, а зерновки *Caruedon lagopus* поражают до 90 % и более плодов ревеня.

КОМПЛЕКСЫ ЧЛЕНИСТОНОГИХ В ТКАНЯХ ОДНОЛЕТНИХ ТРАВ

Однолетние травы составляют значительную долю флоры песчаных пустынь, особенно много их в пустынях южной подзоны. В Каракумах на однолетники приходится около половины видового состава растений (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973). Они делятся на зимующие, или прорастающие с осени (эфемеры), и незимующие, всходы которых появляются весной. По срокам окончания вегетации зимующие однолетники включают зимне-весенние, ранне- и средневесенние травы, а незимующие - раннелетние, летние и летне-осенние растения.

Зимне-весенние растения. Всходят в ноябре-феврале, цветут в конце ноября - первой половине апреля, усыхают во второй половине марта - апреле. Высота растений 2-15 см, глубина проникновения корней до 10 см. Распространены исключительно в закрепленных песках. В Каракумах 8 видов, 50 % которых составляют крестоцветные (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973).

Членистоногие жиготные в стеблях, корнях и генеративных органах этих трав отсутствуют.

Ранне- и средневесенние растения. Всходят в ноябре-марте, цветут в марте-мае, усыхают в конце марта - мае. Высота растений 5-60 см, глубина проникновения корней 15-40 см. В барханных песках отсутствуют. В Каракумах 72 вида; ранневесенние травы относятся преимущественно к семействам крестоцветных, злаковых и бурачниковых, а средневесенние - к семействам сложноцветных, бобовых, злаковых (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973).

У членистоногих, обитающих в тканях ранне- и средневесенних трав, много общих черт, поэтому мы рассматриваем их вместе. Среди растений этой группы членистоногими лучше освоены крестоцветные, бурачниковые, сложноцветные, гвоздичные, практически отсутствуют они на злаках.

С м о л е в к а к е р л и к о в а я (*Silene aana*). В завязи и зеленых плодах ирано-туранской смолевки *S. aana* развиваются личинки туранского долгоносика *Sibinia tazschkentica*, окукливающиеся в почве в мае (рис. 13 А). Отродившиеся в конце мая - начале июня жуки выходят на поверхность и проводят лето и зиму в состоянии диапаузы во вторичных укрытиях. В черносаксуальниках Восточных Каракумов ичи заселены 20-30 % особей *Silene aana*.

М Е С Я Ц Ы

	І	ІІ	ІІІ	ІV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
А												
Б	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)

В												
Г	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
Д	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)

Е												
Ж												
З	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
И	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)

К												
Л	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)

М												
Н	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)	(-)

1
 2
 3
 - 4
 - 5
 - 6
 (-) 7
 o 8
 + 9
 (+) 10

Живокость согнутоплодная (*Consolida sempiternata*). С цветками и завязью южнотуранской живокости *C. sempiternata* трофически связаны жуки и личинки южнотуранского вида *Немопух canescens* (*Rhinomasceridae*). Жуки обычны в цветках кормовых растений в первой половине мая.

Мак павлиний (*Papaver pavoninum*). Во влажные годы в корнях отдельных цветущих растений мака, отличающихся крупными размерами, встречаются до 10 и более мелких личинок долгоносиков неустановленного вида. С наступлением жаркого периода и пол-

Рис. 13.

Фенология долгоносиков (*Curculionidae*) и усачей (*Cerambycidae*) в связи с фенологией кормовых ранне- и средневесенних однолетников.

Однолетники

- А - *Silene nana* (1980 г.),
- В - *Strigosella grandiflora*,
- Е - *Isatis violascens*,
- Ж - *Chartoloma platycarpum*,
- К - *Spirorhynchus sabulosus* (1978-1980 гг.),
- М - *Arnebia transcaspica* (1979-1980 гг.),

Насекомые

- Б - *Sibinia taschkentica* (1980 г.);
- Г - *Lixus linnei* (1978-1980 гг.),
- Д - *Bariscelis fausti* (1980 г.);
- З - *Ceutorhynchus setosellus* (1979-1980 гг.);
- И - *Asmaeoderella dubia* (1978-1980 гг.);
- Л - *Ceutorhynchus intermixtus* (1978-1980 гг.);
- Н - *Phytoecia varentzovi* (1979-1980 гг.).

Фенология однолетников (Михельсон, 1955): 1 - вегетация до цветения, 2 - цветение, 3 - плодоношение; фенология насекомых: 4 - яйцо, 5 - личинка, 6 - незакончившая питание личинка в состоянии диапаузы, 7 - закончившая питание личинка в состоянии диапаузы, 8 - куколка, 9 - имаго, 10 - имаго в состоянии диапаузы.

ны: высыханием мака, личинки заканчивают питание, делают в корнях небольшие камеры и впадают в летне-зимнюю диапаузу в пленчатых конках. Заметного одревеснения тканей вокруг личинок не происходит. Окукливаются они весной следующего года. Усыхающие и сухие маки изредка заселяют златки *Asmaeoderella* sp. Взрослые личинки златок обнаружены в области корневой шейки прошлогодних растений весной.

Лепталеум нителистный (*Leptaleum filifolium*). В завязи и зеленых плодах этого мелкого однолетника семейства крестоцветных протекает развитие личинок долгоносиков неустановленного вида. В одном плоде бывает лишь по одной личинке, которые окукливаются во второй половине апреля - начале мая в почве. В 1980 г. в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках Восточных Каракумов пораженность растений личинками составляла до 5 %.

Четверозубец загнутый (*Tetrasteme recurvata*). С живыми мягкими тканями сердцевин и древесиной стеблей и корней ирано-гобийского вида четверозубца трофически связаны личинки западноскифско-туранского долгоносика *Lixus linnei*. Цикл онтогенеза долгоносика от яйца до имаго протекает в тканях растения с конца марта до конца мая. Лето и зиму жуки проводят в диапаузе вне кормовых растений. В илаковых черно- и белосаксаульниках Восточных Каракумов личинками *L. linnei* заселено 50 % особей *T. recurvata*.

Стригозелла крупноцветковая (*Strigosella grandiflora*). В стеблях и корнях крупных цветущих особей ирано-туранской стригозеллы *S. grandiflora* развиваются личинки долгоносика *Lixus linnei*, а в корнях преимущественно мелких и средних растений - личинки южнотуранского долгоносика *Variscelis fausti*. Личинки последнего вида питаются исключительно одревесневшими тканями. Имаго нового поколения обоих видов долгоносиков отрождаются в мае, что совпадает с концом вегетации стригозеллы. Под влиянием личинок *V. fausti* пораженные растения засыхают на стадии цветения. Плодоношение особей *S. grandiflora* с личинками *L. linnei* мало отличается от нормального. Лето и зиму жуки проводят вне кормовых растений (рис. 13 В, Г, Д). В илаковых бело- и черносаксаульниках Восточных Каракумов личинками *Lixus linnei* заселено 20-25 %, а личинками *V. fausti* - 2-5 % особей *Strigosella grandiflora*. В за-

вязи цветков стригозеллы развиваются личинки галлиц, по-видимому, *Gephyraulus* sp. При этом завязь сильно разрастается. В мягкой сердцевине стеблей и древесине верхней части корней крупных подсыхающих и сухих экземпляров стригозеллы обитают личинки туранской златки *Asmaeoderella dubia*, развивающиеся с летней и зимней диапаузой незакончивших питание личинок до весны следующего года.

В а й д а ф и о л е т о в а я (*Isatis violascens*). В галлах на стеблях и черешках листьев молодых растений ирано-гобийского вида вайды живут личинки южнотуранского долгоносика *Ceutorhynchus setosellus*, а в стеблях и корнях хорошо сформированных вегетирующих особей – личинки *Lixus linnei*. Под влиянием личинок *C. setosellus*, питающихся мягкими зелеными тканями, пораженные особи плохо растут, принимают уродливые формы, не дают полноценных плодов. Личинки *C. setosellus* окукливаются в почве в конце апреля – первой половине мая, а личинки *L. linnei* – в области корневой шейки во второй половине мая. Лето и зиму жуки проводят в диапаузе вне кормовых растений (рис. 13 Е, З, И). Растения с галлами *C. setosellus* встречаются спорадично. Заселенность вайды личинками *L. linnei* составляет 15–20 %. В 1978–1980 гг. в илаковых белосаксаульниках Репетекского заповедника максимальная численность личинок *Lixus linnei* в стеблях и корнях *Tetraselmia recurvata*, *Strigisella grandiflora* и *Isatis violascens* не превышала 700–800 экз/га, а их биомасса 35–40 г/га в живом весе.

С завязью и плодами вайды трофически связаны личинки *Bruchella albescens*. Жуки этого вида в массе учитывались на цветущих растениях в середине апреля.

В мягкой сердцевине усыхающих и сухих стеблей и отчасти древесине корней вайды фиолетовой с конца апреля – начала мая до второй половины марта следующего года развиваются личинки туранских златок *Asmaeoderella dubia*, реже *A. insueta*. *A. dubia* зимой и летом диапаузируют незакончившие питание личинки (рис. 13 И). В илаковых бело- и черносаксаульниках Репетекского заповедника златки *A. dubia* заселяют практически все сравнительно крупные особи вайды. В одном стебле выживают 1–2 личинки.

Б у м а г о п л о д н и к п л о с к и й (*Chartoloma platusagrish*). В галлах на стеблях и черешках листьев южнотуранского бумагоплодника, как и вайды, обитают личинки долгоносика *Ceutorhynchus setosellus*. Развитие личинок на бумагоплоднике протекает

на несколько дней позже, чем на вайде. Первичным кормовым растением *S.setosellus* является, по-видимому, вайда, откуда он расселился на более молодой вид *S.platycarpus*.

С е р п о н о с и к п е с ч а н ы й (*Spirorhynchus sabulosus*). В галлах на стеблях и черешках листьев молодых растений ирано-жнотуранского серк.носика *S.sabulosus* в апреле - начале мая питаются личинки жнотуранского долгоносика *Centorhynchus intermixtus*, окукливающиеся в почве. Жуки нового поколения отрождаются с конца апреля - начала мая, проводя лето и зиму в различных укрытиях в состоянии диапаузы. Генеративная функция пораженных особей резко снижается (рис.13 К, Л).

А р н е б и я (*Arnebia transcaucasica*, *A.decumbens*), н о н е я к а с п и й с к а я (*Nonea caspica*), л и п у ч к а п о л у г о л а я (*Lappula semiglabra*). В мягких и одревесневших тканях живых стеблей и корней жнотуранского вида *A.transcaucasica*, сахаро-гобийского *A.decumbens*, ирано-турунского *N.caspica* и турано-гобийского *L.semiglabra* ранневесенних однолетников сем. бурачниковых развиваются личинки ирано-жнотуранского усача *Phytoecia varentzovi*. Детальное изучение экологии *P.varentzovi* позволило предположить первичность его связей с родом *Arnebia*, а особенности распространения этого усача свидетельствуют в пользу того, что основным его кормовым растением является *A.decumbens*. С *A.decumbens* усач *P.varentzovi*, вероятно, расселился на *A.transcaucasica*, *N.caspica*, *L.semiglabra* и другие однолетники сем. бурачниковых. Жуки *P.varentzovi* откладывают яйца в стебли в период бутонизации и цветения растений (конец марта - апрель) (рис.13 М, Н). Личинки заканчивают питание к моменту полного прекращения вегетации кормовых растений (май). Лето и зиму они проводят в корнях в состоянии диапаузы, окукливаясь весной следующего года. Закончившие питание личинки формируют в корнях ход длиной до 5-7 см, забитый с двух сторон пробкой, по которому они свободно передвигаются даже в период диапаузы. Пораженные растения по внешнему виду практически не отличаются от здоровых, нормально плодоносят. Заселенность арнебии личинками *P.varentzovi* младшего возраста достигает 45 %, а ноней и липучки - лишь 1-3 %. В 1980 г. в Репетекском заповеднике средняя численность личинок *P.varentzovi* перед уходом в летнюю диапаузу составляла 1 илаковых белосаксаульниках 115, в илаковых черносаксаульниках - 205,

в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках — около 300 экз/га, а их биомасса — соответственно 1,5, 2,6 и 3,9 г/га в живом состоянии. С цветками *Artemisia* трофически связаны блестянки *Meligethes baccianus*, однако встречаются они сравнительно редко.

За все время исследований в корнях одного вегетирующего растения арнебии в апреле были встречены личинки долгоносиков *Bariscelis* sp. Отрождение жуков также, как и *Bariscelis fausti* в корнях стригозеллы, наблюдалось в мае.

К е л ь п и н и я к р у п н о ц в е т к о в а я (*Coelipinia macrantha*), к е л ь п и н и я л и н е й н а я (*Coelipinia linearis*). В галлах в основании стеблей бутонизирующих и цветущих кельпиний средиземноморско-сахано-турано-казахстанского вида *K. linearis* и южнотуранского *K. macrantha* развиваются личинки южнотуранского долгоносика *Platygasteronotus akibaensis* (Кривошеина, 1975). Галлы чаще встречались на кельпинии крупноцветковой. Пораженные растения отстают в росте, сильно кустятся и не дают полноценных плодов. Личинки окукливаются в почве во второй половине апреля — начале мая, а имаго отрождаются в мае. Лето и зиму жуки проводят в состоянии диапаузы вне кукольных камер.

В репетеке в основании стеблей кельпинии линейной нами обнаружено несколько галлов с мелкими личинками долгоносиков неустановленного вида. В мае с окончанием вегетации кормового растения личинки заканчивали питание, формировали небольшие камеры и впадали в летне-зимнюю диапаузу в пленчатом коконе. Окукливание личинок происходило весной следующего года. Изредка на зеленых и созревающих плодах кельпинии линейной встречались также сравнительно крупные шарообразные галлы еще одного неустановленного вида долгоносика с летне-зимней диапаузой взрослых личинок внутри галлов.

Э п и л а з и я п о л у к о с м а т а я (*Epilasia hemilasia*). В крупных овальных галлах в основании стеблей эпиплазии обитают мелкие личинки долгоносиков неустановленного вида. Галлы появляются в апреле, в период бутонизации и начала цветения эпиплазии. В одном галле развиваются чаще 3–10 личинок, питающихся чаще до середины мая, что совпадает с плодоношением и началом усыхания кормового растения. Взрослые личинки формируют в подсыхающих галлах небольшие камеры, где впадают в летне-зимнюю диапаузу в плен-

чатых коконах, и окукливаются весной следующего года. В илаковых бело- и черносаксаульниках Восточных Каракумов заселенность эпифауны личинками долгоносиков составляет 30-60 %. Пораженные растения отличаются карликовыми размерами и практически не плодоносят.

Таким образом, фауна членистоногих животных, развивающихся в тканях ранне- и средневесенних однолетников Каракумов, в настоящее время включает 12 видов долгоносиков родов *Ceutorhynchus*, *Bariscelis*, *Lixus*, *Platygas'eronux*, *Sibinia*, 3 вида златок рода *Asmaeoderella*, по одному виду галлиц (*Gephyraulva*), усачей (*Phytoecia varentzovi*), блестянок (*Meligethes bactrianus*), *Rhinomaceridae* (*Nemonus canescens*), *Bruchelidae* (*Bruchela albescens*). На одном виде растения обитают 1-5 видов насекомых. Ареалы большинства фитобионтов, среди которых преобладают туранские и южнотуранские формы (83 %), уже области распространения кормовых растений, что обусловлено тесными связями многих из них с характером почвенного покрова. Основу фауны обитателей тканей этих однолетников составляют узкие олигофаги (50 %) и олигофаги (42%). Личинки усача и всех долгоносиков - типичные фитофаги. Среди них личинки 5 видов развиваются в галлах на стеблях и черешках листьев (*Ceutorhynchus*, *Platygasteronux* и др.), одного - в галлах на плодах, двух - в завязи и зеленых плодах (*Sibinia*), трех - в корнях (*Bariscelis*) и двух - в стеблях и корнях (*Lixus*, *Phytoecia*) вегетирующих растений. С сухими стеблями и корнями ранне- и средневесенних однолетников трофически связаны личинки златок рода *Asmaeoderella*. Для всех фитобионтов, питающихся живыми тканями, характерны крайне короткий период активного развития (вторая половина марта - май) и длительная летне-зимняя диапауза на стадии взрослых личинок внутри растений (4 вида долгоносиков, 1 вид усача) или имаго вне растений (8 видов долгоносиков). Из них личинки 5 видов с летне-зимней диапаузой имаго окукливаются в почве (*Ceutorhynchus*, *Platygasteronux*, *Sibinia*), а онтогенез прочих 8 видов от яйца до имаго протекает внутри стеблей и корней. У златок *Asmaeoderella* в летнюю и зимнюю диапаузу уходят незакончившие развитие личинки, продолжающие питание осенью и весной следующего года.

По составу доминирующих групп комплексы фитобионтов *Arnebia transcaspica*, *A. decumbens*, *Nonea caspica*, *Lappula semiglabra*

относятся к церамбицидному; *Strigosella grandiflora*, *Isatis violascens*, *Paraver pavoninum* – бупрестидно-куркулионидному, а большинства прочих однолетников – к куркулионидному типу. Личинки ряда видов долгоносиков препятствуют нормальному росту растений, а часто вызывают и гибель последних в фазе цветения.

Раннелетние растения. Выходят в марте, цветут во второй декаде апреля – июне, усыхают в конце июня – начале июля. Высота растений 5–30 см, глубина проникновения корней 30–60 см. Распространены в барханных и закрепленных песках. В Каракумах 32 вида, относящихся преимущественно к семействам маревых, сложноцветных, крестоцветных и злаковых (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973).

Стебли и корни раннелетников остроены членистоногими значительно слабее, чем у средне- и ранневесенних трав. По-видимому, это обусловлено, с одной стороны, сравнительно коротким периодом вегетации и мелкими размерами раннелетников, препятствующими их заселению, как правило, довольно крупными и продолжительно развивающимися летними видами насекомых, а с другой, – неблагоприятными для мелких фитобионтов с эфемерным онтогенезом температурными сроками вегетации этих растений. Среди раннелетних трав насекомые обнаружены лишь в тканях некоторых маревых в закрепленных песках.

Л е б е д а д и м о р ф н а я (*Atriplex dimorphostegia*), л е б е д а м о н е т о п л о д н а я (*Atriplex moneta*). В стеблях ирано-туранской лебеды *A.moneta* (Кривошеина, 1975а) и ирано-гобийской *A.dimorphostegia* в апреле-мае развиваются личинки переднеазиатско-гобийского долгоносика *Lixus incanescens*, что совпадает с периодом цветения и плодоношения этих растений (рис. 14 А, Б). На лебедь диморфной для *L.incanescens* складываются оптимальные условия развития, что позволяет назвать ее одним из основных кормовых растений этого долгоносика. Личинки *L.incanescens* питаются мягкими тканями сердцевин. Жуки отрождаются во второй половине мая – начале июня. Лето и зиму они проводят в диапаузе вне кормовых растений. В стеблях *A.moneta* в Акибае (Кривошеина, 1975а) и в корнях отдельных кустиков *A.dimorphostegia* в Репетеке изредка развиваются личинки долгоносиков соответственно западноевропейско-сахаро-туранского вида *Baris scolopacea* и туранского *Ulobaris loricata*, наиболее характерных для солончаковых растений, откуда они, вероятно, прорыли в закрепленные пески и заселили многие однолетники сем. маревых, в т.ч. числе и ле-

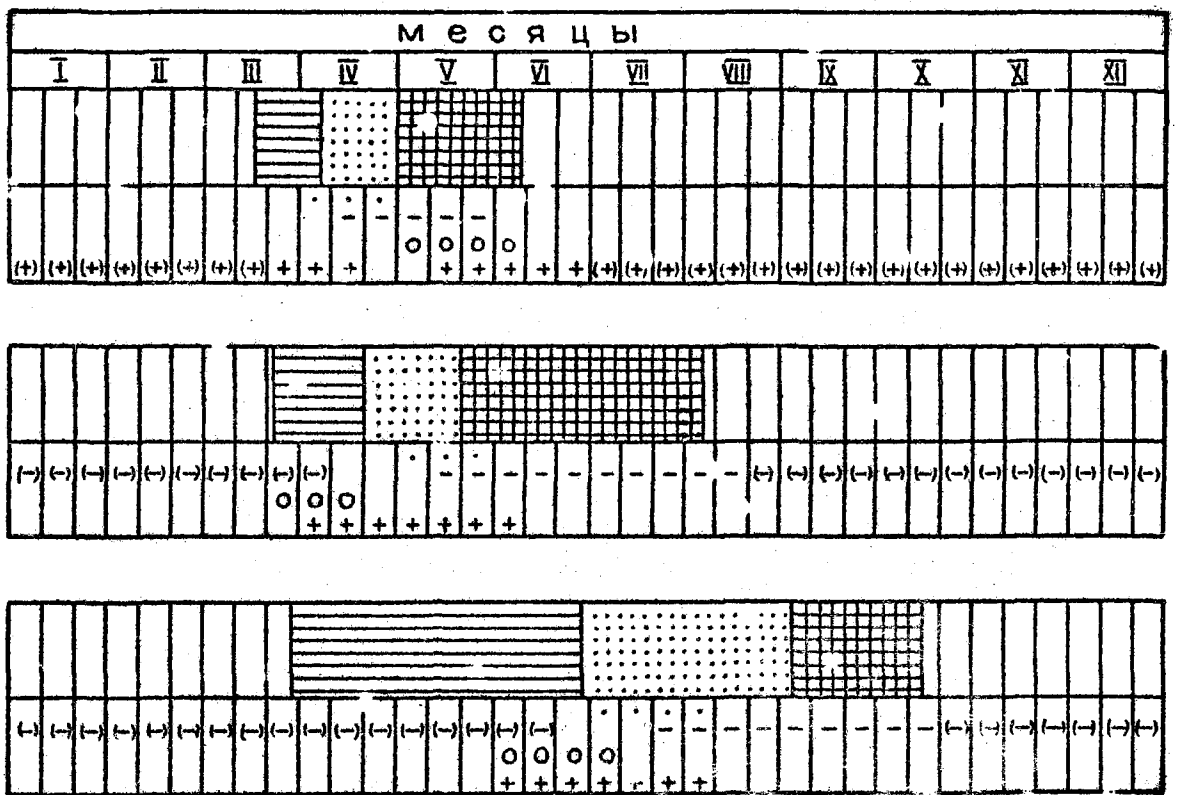


Рис.14.

Фенология долгоносиков (1978-1980 гг.) *Lixus incanescens* (Б), *Lixus rubicundus* (Г) и златки (1978-1979 гг.) *Sphenoptera beskeri* (Е) в связи с фенологией их кормовых растений (1978-1980 гг., Михельсон, 1955) *Atriplex dimorphostegia* (А), *Suaeda arcuata* (В) и *Salsola leptoclada* (Д). Остальные обозначения как на рис.13.

беду. У *B. scoloracea* зимуют, по-видимому, личинки внутри корней, которые окукливаются весной следз щего года. Личинки *U. loricata* питаются древесиной корней, достигают взрослого состояния к концу мая - июню. Окукливание личинок и отрождение имаго наблюдалось в августе. Жуки зимуют в куколочных камерах в корнях в состоянии диапаузы. В 1980 г. с влажной и прохладной весной в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках Репетекского заповедника заселенность *A. dimorphostegia* личинками *L. incanescens* стар-

шего возраста была около 50-60 %, их общая численность составляла 500-550 экз/га, а биомасса-25-27 г/га в живом состоянии. В усыхающих и сухих стеблях *A.moneta* в Акибае обычны личинки златок *Asmaeoderella dubia* (Кривошеина, 1975а). В Репетеке в стеблях лебеды диморфной изредка встречаются гусеницы чехлоносок *Coleophora* sp.

Иными словами, комплекс фитобионтов лебеды диморфной и монетоплодной по составу доминирующих групп близок к таковому у весеннего однолетника *Strigosella grandiflora*, однако долгоносики-барисы на стригозелле успевают пройти весь цикл развития до наступления сухого и жаркого периода (май) и у них в летне-зимнюю диапаузу уходят имаго, то у барисов на лебедке летом и зимой диапаузируют взрослые личинки (*B.scolopacea*) или летом наблюдается диапауза взрослых личинок, а зимой имаго - в кукольных камерах внутри растений (*Ulobaris loricata*).

Летние растения. Выходят во второй декаде марта - первой декаде апреля, цветут в конце апреля - августе, усыхают в августе - первой половине сентября. Высота растений 10-50 см, глубина проникновения корней 50-80 см. Обычны в барханных и закрепленных песках. В Каракумах 14 видов, относящихся преимущественно к семейству маревых (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973). Насекомые обнаружены в тканях 5-6 видов маревых и молочайных.

Х р о з о ф о р а и з я щ н а я (*Chrozophora gracilis*). С заканчивающими вегетацию и сухими стеблями и корнями ирано-туранского вида *C.gracilis* трофически связаны личинки южнотуранской златки *Asmaeoderella candens*. Жуки откладывают яйца в первой половине июля на нижние части стеблей отцветающих и плодоносящих кустиков хрзофоры, из которых вскоре отрождаются личинки. Для личинок младшего возраста этого вида необходимо питание живыми тканями, что, возможно, обусловлено крайне жарким и сухим периодом их развития. В быстро засохших растениях в июле встречались только погибшие личинки. Личинки среднего возраста после полного усыхания кормовых растений переходят к питанию сухими тканями, прокладывая ходы в мягкой сердцевине и древесине стеблей и корней. В одном стебле выживает не более одной личинки. Активно питающиеся личинки встречались до конца октября. Зимуют в состоянии диапаузы личинки среднего возраста, которые заканчивают питание весной следующего года.

В сентябре 1980 г. в илаковых белосаксаульниках Репетекского

заповедника заселенность хрозифоры личинками *Asmaeoderella candens* среднего возраста была около 23 %, их общая численность составила 240 экз/га, а биомасса 0,9 г/га в живом состоянии.

С о л я н к а з е р а в ш а н с к а я (*Salsola sogdiana*). В корнях этой солянки развиваются личинки долгоносика *Ulobaris loricata*. В одном корне встречаются 1-3 личинки. В закрепленных песках Репетекского заповедника ими поражены практически все крупные растения. В конце августа 1980 г. в корнях были обнаружены закончившие питание личинки, которые зимовали в состоянии диапаузы.

К о х и я и р а н с к а я (*Cochia iranica*). По Н.П.Кривошеиной (1975а), в корнях турано-гобийского однолетника *C.iranica* развиваются личинки палеарктического степного долгоносика *Chroodermus declivis*, питающиеся одревесневшими живыми тканями. Взрослые личинки, куколки и имаго этого слоника собраны ею в корнях кохии в конце августа. Зимуют жуки.

С в е д а д у г о л и с т н а я (*Suaeda arcuata*). Ирано-жнотуранский однолетник сведа дуголистная, относящийся к одному из древнейших панэремейских родов (Лавренко, 1962), отличается едва ли не самым богатым комплексом фитобионтов среди однолетних трав Каракумов. В нижней половине стеблей и в корнях сравнительно крупных особей сведы развиваются личинки средневропейско-переднеазиатско-гобийского вида *Lixus rubicundus*, туранского *L.subulatus* и, возможно, сачею-туранского *L.astrachanicus* (Кривошеина, 1975а), а в мелких и средних - личинки горбатов двух неустановленных видов. Судя по ареалам и особенностям экологии, *S.arcuata* является явно вторичным кормовым растением по меньшей мере для *L.rubicundus* и *L.astrachanicus*. Ликсусы заселяют сведу в период цветения, начала плодоношения (май - начало июня). Личинки *L.subulatus* питаются мягкой живой сердцевиной, достигая взрослого состояния во второй половине лета. У последних двух видов долгоносиков жуки отрождаются в августе и зимуют в состоянии диапаузы вне кормовых растений. У *L.rubicundus* зимуют закончившие питание личинки, окукливающиеся весной (рис.14 Г). Личинки горбатов отрождаются, по-видимому, во второй половине лета. На первых этапах онтогенеза они питаются живыми, а в дальнейшем переходят к питанию сухими одревесневшими тканями, прокладывая вертикальные ходы по центрам стеблей и корней. В конце августа - начале сентября 1980 г. в тканях усыхающих и сухих особей сведы преобладали мелкие личинки горбатов весом около 3 мг.

Питание личинок продолжается почти до начала ноября. Зимуют, вероятно, личинки среднего возраста. В Акибае, Марыйской области, с живыми стеблями сведы трофически связаны личинки долгоносиков *Baris scolopacea* и *Elasmobaris alboguttata*, а с корнями *Ulobaris loricaea*, достигающие взрослого состояния к моменту полного усыхания кормовых растений и зимующие в состоянии диапаузы (Кривошеина, 1975а). В Репетеке из сухого стебля сведы нами также выведен I экз. златки *Asmaeoderella dubia*. В древесине корней крупных и средних вегетирующих особей сведы повсеместно развиваются также личинки туранской златки *Sphenoptera pseudoignita*, заканчивающие питание ко второй половине августа, что совпадает с началом отмирания корней сведы, и окукливающиеся весной следующего года. Этот вид златки предпочитает сведу другим однолетним солянкам. На личинок златок *S. pseudoignita* в корнях охотятся личинки ктырей *Stenota ruficornis* (Кривошеина, 1974, 1975а).

Обилие сведы резко колеблется по годам, что сказывается на численности ее фитобионтов. Наиболее благоприятны для нее годы с затяжными, прохладными и влажными веснами (Тогъзаев, 1975), что наблюдалось в Каракумах в 1978 и 1980 гг. В первой декаде сентября 1980 г. в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках Репетекского заповедника общая численность личинок долгоносиков *Lixus rubicundus* в тканях сведы составляла 375, горбатов - 2500 и личинок златок *Sphenoptera pseudoignita* - 2250 экз./га, а их биомасса-соответственно 19, около 8 и 216 г/га в живом состоянии.

Лондезия пушистоцветная (*Londesia eriantha*). На стеблях лондезии в многокамерных снежно-белых округлых галлах, покрытых тончайшими волосками, развиваются личинки, по-видимому, южнотуранской галлицы *Kochynomyia londesiae* (Мамаев, 1972).

Таким образом, фауна членистоногих животных, обитающих в тканях летних однолетников Каракумов, включает в настоящее время 8 видов долгоносиков родов *Lixus*, *Baris*, *Elasmobaris*, *Ulobaris*, *Chromoderus*, три вида златок родов *Asmaeoderella* и *Sphenoptera*, два вида горбатов и по 1-2 вида галлиц (*K. londesiae*) и ктырей (*Stenota ruficornis*). Личинки последнего вида ведут хищный образ жизни. На одном виде растения обитает I-II видов насекомых, среди которых туранские формы составляют 64 %. Ареалы прочих фитобионтов

г:ре области распространения кормовых растений. Около 80 % фито-бионтов - олигофаги и полифаги. К типичным фитофагам относятся личинки всех долгоносиков, галлиц и златок *Sphenoptera*. С подсыхающими и сухими тканями связаны личинки горбатов и златок рода *Asmaeoderella*. Важной особенностью летних однолетников, вегетирующих в сухое и жаркое время, является сосредоточенность большей части их фитобионтов в корнях. Преимущественно в надземных органах развиваются 4 вида (галлицы *K.londesiae*, долгоносики *Baris scoloracea*, *L.subulatus*), в нижней части стеблей и в корнях - шесть (горбатки, долгоносики *L.rubivundus*, *L.astrachanicus*, златки рода *Asmaeoderella*) и в корнях - остальные 5 видов (*Ulobaris*, *Chromoderus*, *Sphenoptera*, *Otenot*). Период питания личинок-фитофагов охватывает май-август и совпадает со временем цветения и плодоношения летников. Личинки златок *Asmaeoderella candens* и, вероятно, горбатов питаются с июля (начало усыхания летников) до ноября, а также весной следующего года. В связи с этим у личинок, развивающихся в тканях летних однолетников, отсутствует летняя диапауза. Среди жуков лишь три вида долгоносиков (*Lixus subulatus*, *L.astrachanicus*, *Chromoderus declivis*) успевают пройти весь цикл развития летом, и у них зимуют имаго, отродившиеся в августе. В августе наблюдается лёт имаго и у галлиц *K.londesiae*. У прочих долгоносиков фитофагов и златок *Sphenoptera*, развивающихся преимущественно в корнях, закончившие питание личинки уходят в зимнюю диапаузу с августа, сигналом к которой у долгоносиков является прежде всего падение содержания влаги в тканях усыхающих кормовых растений и их полное отмирание. Окукливаются эти личинки весной следующего года. У златок рода *Asmaeoderella* и, вероятно, горбатов зимуют личинки среднего возраста.

По составу доминирующих групп комплексы фитобионтов *Chrozophora gracilis* относятся к бупрестидному, *Kochia iranica* и *Salicola sogdiana* - куркулионидному, а *Suaeda arcuata* - к куркулионидно-бупрестидному типу. Существенное влияние на кормовые растения оказывают лишь личинки долгоносиков в *U.loricata* и златок *S.pseudoignita*, вызывающие их преждевременное усыхание.

Летне-осенние растения. Входят в последней декаде марта - начале апреля, цветут с конца мая - начала июня до конца августа - сентября, усыхают в конце сентября - первой половине ноября. Высота растений 10-80 см, глубина проникновения корней 60-125 см. Рас-

пространены в бархачных и закрепленных песках. В Каракумах 13 видов, относящихся преимущественно к семейству маревых (Исачаева, Василевская, Антонова, 1973). Из них фитобичинты заселены не менее 5-6 видов.

Гораниновия улесковидная (*Horaninovia ulicina*). В древесине корней крупных вегетирующих особей, по-видимому, ирано-туранского однолетника *H. ulicina* в закрепленных и полужакрепленных песках развиваются личинки златок рода *Sphenoptera*, по-видимому, ирано-туранского вида *S. beckeri* (Ягдыев, Бегов, 1976). В одном корне встречаются 1-3 личинки, питающиеся до сентября-октября и зимующие в корнях во взрослом состоянии. На личинок златок в корнях охотятся личинки ктырей *Stenota* sp.

Солянка килеватая (*Salsola leptoclada*). В древесине верхней части корней и в прилежащих к ним участках стеблей крупных и средних вегетирующих особей ирано-туранской солянки *S. leptoclada* обитают личинки туранской златки *Sphenoptera viridiaurea*, а в корнях на глубине до 20-25 см - личинки туранских и ирано-туранских златок *S. pseudoignita*, *S. scovitzii*, *S. lifulgida* (Кривошеина, 1975а) и *S. beckeri*. Эти златки заселяют солянку в июне-августе, что совпадает с ее бутонизацией и цветением. В наиболее ранние сроки отрождаются личинки *S. pseudoignita*, а в сравнительно поздние, по-видимому, личинки *S. viridiaurea*. 12 сентября 1980 г. в черносахсаульниках Репетекского заповедника в верхних отделах корней и нижних частях стеблей *S. leptoclada* преобладали мелкие личинки, вероятно, *S. viridiaurea* весом около 15 мг, тогда как личинки златок прочих видов в середине и нижней половине корней были уже довольно крупными, их средний вес составлял 103 мг. Личинки названных видов достигали взрослого состояния в сентябре-конце октября, первых числах ноября, а окукливались в мае-июле следующего года, проводя зиму в состоянии диапаузы (рис. 14 Е). На личинок златок в корнях охотятся личинки ктырей *Stenota molitrix* (Кривошеина, 1974, 1975г). В Акибае в периферических тканях живых корней *Salsola leptoclada* развиваются личинки *Ulobaris loricata*, а в стеблях - *Ulobaris alboguttata*.

В первой декаде сентября 1980 г. в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносахсаульниках Репетекского заповедника численность личинок златок рода *Sphenoptera* в корнях и стеблях *Salsola leptoclada* составляла около 250 экз/га, а их биомасса 82 г/га в живом состоянии.

С о л я н к а п а у л ь с е н а (*Salsola paulsenii*). В пузыревидных зеленых галлах на побегах этой солянки развиваются личинки галлиц *Desertovelum stackelbergi* (Мамаев, 1972), а в зеленых стеблях – личинки чехлоносок *Coleophora transcaspica* (Фалькович, 1973).

К л и м а к о п т е р а т у р к м е н с к а я (*Climacoptera turcomanica*). С верхними частями корней и прилежащими участками стеблей крупных вегетирующих особей туранской солянки *S.turcomanica* трофически связаны личинки златок *Sphenoptera viridiaurea*, а с корнями – личинки златок *Sphenoptera beckeri*, *S.p.eudoignita* и *S.scovitzii*, цикл развития которых сходен с таковым на *Salsola leptoclada*. В Акибае ими заселено более 80 % крупных особей климакоптеры, произрастающей на песках (Кривошеина, 1975а,б). *S.turcomanica* и *S.leptoclada* являются, по-видимому, одними из основных кормовых растений *S.viridiaurea*, *S.beckeri* и *S.scovitzii*.

Таким образом, фауна членистоногих животных обитающих в тканях летне-осенних однолетников Каракумов, включает в настоящее время 5-6 видов златок рода *Sphenoptera*, по два вида долгоносиков (*Ulobaris loricata*, *Elastobaris alboguttata*), 1 вид чехлоноски рода *Coleophora*, 1-2 вида галлиц (*Desertovelum stackelbergi*) и ктырей рода *Stenota*. На одном виде растения живет 1-7 видов насекомых, среди которых туранские формы составляют около 77%. Гусеницы чехлоносок, личинки галлиц, златок и долгоносиков питаются живыми тканями, а ктырей – типичные хищники. Около 90 % растительноядных видов – олигофаги и полифаги. Период питания личинок фитофагов в стеблях и корнях летне-осенних однолетников, как правило, длится с июня-августа до сентября-октября и совпадает с цветением и плодоношением кормовых растений. При этом лишь у питающихся в стеблях личинок галлиц лёт происходит во второй половине августа. Прочие фитобионты не успевают пройти полного цикла от яйца до имаго в течение лета – начала осени. У них зимуют взрослые личинки в состоянии диапаузы, окуливающиеся в мае-июле следующего года. Это, в свою очередь, определяет то обстоятельство, что большинство из них являются по сути корневыми формами, питающимися в стеблях лишь в начальный период онтогенеза. Стебли летне-осенних трав сравнительно небольшого диаметра и с тонкими покровными тканями, по-видимому, не в состоянии предохранить прежде всего таких довольно крупных и теплолюбивых фитобионтов, как личинки долгоносиков рода *Lixus*, златок рода *Sphenoptera* от губительного

влияния внешних условий в зимнее время, когда почти ежегодные минимальные температуры в Каракумах опускаются ниже $-15-20^{\circ}\text{C}$. Лишь в почве складываются сравнительно благоприятные условия для зимовки личинок.

По составу доминирующих групп комплексы фитобионтов *Horani-novia ulicina*, *Salsola leptoclada* и *Climacoptera turcomanicæ* относятся к бупрестидному типу. Личинки златок, сильно повреждая корни солянок, способствуют их более раннему усыханию по сравнению с нормальными особями.

Общая характеристика комплексов членистоногих в тканях однолетних трав

В настоящее время в тканях однолетних трав Каракумов с учетом неопределенных форм установлено развитие 16 видов насекомых, относящихся к 10 семействам трех отрядов Holometabola (жуки, чешуекрылые, двукрылые). Среди них по количеству видов преобладают долгоносики (46 %) и златки (22 %). Доля прочих семейств не превышает 2-9 %. На ранне- и средневесенних травах обнаружено 20, раннелетних - 6, летних - 16 и летне-осенних - 11 видов насекомых. Комплексы фитобионтов названных жизненных форм однолетних растений отличаются значительной обособленностью. У эфемеров и раннелетников общих видов - 8 %, у раннелетников и летников - 14, у летников и летне-осенних трав - 11 %. С популяциями одного вида ранне- средневесенних и раннелетних растений связаны 1-5, летних и летне-осенних - 1-7, реже до 11 видов насекомых. Ткани зимне-весенних трав насекомыми, по-видимому, не освоены.

Для фауны однолетников Каракумов характерно преобладание пустынных форм. На долю видов, общих с Европейской неморальной, Средиземноморской вечнозеленой и Скифской степной областями, приходится в целом около 14 % фауны. Туранских видов - 69 %, из них 3/5 практически не встречаются за пределами Южного Турана. Прочие виды - ирано-туранские (10 %), сахаро-туранские и турано-гобийские (по 3-4 %).

Трофические группы обитателей тканей однолетников

В генеративных органах однолетних трав выявлены потребители завязей (личинки галлиц на крестоцветных, блестянки на бурачковых), а также завязи и зеленые плоды (личинки Bruchelidae на крестоцветных, Rhinocerotidae на Consolida; Sibinia на гвоздичных). Обнаружены они преимущественно в цветках и плодах эфемеров, менее благоприятные условия для анто- и карпобионтов складываются в плодах летних и летне-осенних трав, основу которых составляют маревые. Последние изредка поражают личинки галлиц.

В галлах на стеблях и черешках листьев молодых растений сем. крестоцветных и сложноцветных развиваются личинки долгоносиков родов *Platygasteronux*, *Centorhynchus*. С древесиной живых стеблей маревых трофически связаны личинки долгоносиков родов *Baris*, *Ulobaris*, а с их мягкой сердцевиной - *Lixus*. Живыми одревесневшими и отчасти мягкими тканями стеблей и корней однолетников питаются личинки долгоносиков *Lixus*, усачей *Phytoecia*, а древесиной корней - личинки долгоносиков родов *Baris*, *Ulobaris*, *Bariscelis*, *Lixus*, златок рода *Sphenoptera*. Долгоносики-галлообразователи в песчаной пустыне приурочены, главным образом, к эфемерам; обитатели живых стеблей, стеблей и корней - к эфемерам, раннелетникам, реже - летним и летне-осенним травам. Личинки долгоносиков подсем. *Baridiinae*, разрушающие живые корни, сравнительно равномерно заселяют однолетники всех жизненных форм, а такие ризобионты, как личинки златок рода *Sphenoptera*, явно тяготеют к значительно одревесневающим корням летне-осенних трав сем. маревых. Иными словами, от эфемеров и раннелетников к летним и летне-осенним травам уменьшается участие обитателя надземных органов и возрастает доля корневых форм (табл. 37). В живых корнях летних и летне-осенних трав местами обычны хищные личинки двукрылых рода *Stenota*, охотящиеся на личинок златок рода *Sphenoptera*.

Для потребителей сухих и усыхающих тканей стеблей и корней пустынных однолетников характерен сравнительно бедный видовой состав с преобладанием личинок теплолюбивых форм горбатов и златок рода *Asmaeoderella*. Заметно участие принимают они в комплексах фитобионтов эфемеров, раннелетних и некоторых летних однолетников и практически отсутствуют в отмирающих органах летне-осенних трав,

Т а б л и ц а 37

Вертикальное распределение фауны насекомых
в тканях однолетних трав Восточных Каракумов

Органы трав	Однолетние травы									
	ранне- и сред- невесенние		раннелетние		летние		летне-осенние		Итого	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Надземные	12	60,0	3	60,0	4	26,7	2	18,2	19	43,2
Стебли и корни	5	25,0	1	20,0	4	26,7	1	9,1	9	20,4
Корни	3	15,0	1	20,0	7	46,6	8	72,7	16	36,4
И т о г о	20	100	5	100	15	100	11	100	44	100

заканчивающих вегетацию в конце сентября – первой половине ноября, когда уже нет благоприятных температурных условий для заселения сухих стеблей.

Специализированные обитатели разлагающихся корней пустынных однолетников среди мезоартропод не обнаружены.

В целом, в фауне членистоногих, развивающихся в тканях однолетних трав пустыни Каракумы, на долю обитателей генеративных органов приходится 19 %, живых стеблей – 26 %, стеблей и корней – 7 %, корней – 35 %, а разрушителей сухих стеблей и корней – 13 % видов. Из них хищники составляют 6,5 %. По мере смещения сроков вегетации однолетников с влажного и прохладного весеннего периода на сухой и жаркий, а также прохладный осенний в комплексах фитобионтов уменьшается участие обитателей генеративных органов, живых стеблей, в особенности галлообразователей, и возрастает доля корневых форм; в последнем случае, в связи с поздним окончанием вегетации растений, падает также разнообразие и обилие теплолюбивых разрушителей сухих стеблей и корней.

Пищевая специализация фитобионтов однолетников

Разрушителям тканей однолетников свойственна более широкая пищевая специализация по сравнению с фитобионтами многолетников. Монофаги среди них, по-видимому, крайне редки. В Каракумах в фауне членистоногих, развивающихся в генеративных органах, стеблях и корнях однолетних трав, на долю узких олигофагов приходится 33 %, олигофагов – 52 % и полифагов – 15 % видов. Максимальное число узких олигофагов наблюдалось у галлообразователей и обитателей завязи, вероятно, наиболее тесно связанных с биохимическими особенностями растений.

Распространение фитобионтов однолетников заметно коррелирует с характером их пищевой специализации. Туранских видов среди узких олигофагов – 100 %, а олигофагов и полифагов – около 50 %. Эндемичные олигофаги и полифаги отличаются, как правило, мелкими размерами и чаще трофически связаны с эфемерами, слабо изолирующими фитобионтов от воздействия внешних факторов, что, по-видимому, препятствует их расселению. Особенно это справедливо в отношении долгоносиков-галлообразователей, окукливающихся в почве. Са-

мые широкие ареалы чаще наблюдались у сравнительно крупных фитобионтов, значительных по размерам летних однолетников, период питания личинок которых в сочных тканях растений приходится на малоблагоприятный по внешним условиям сухой и жаркий период (*Cnephodorus*, *Lixus* и др.). Иными словами, распространение насекомых, развивающихся в тканях однолетников, тесно связано как с биохимическими особенностями кормовых растений и пищевой специализацией фитобионтов, так и со степенью их изолированности от окружающей среды.

Указанные обстоятельства позволяют предположить, что в неогене на территории песчаных пустынь Турана основу комплексов фитобионтов однолетников, среди которых преобладали галофитные, длительно вегетирующие растения (Коровин, 1971; Лавренко, 1962), составляли, по-видимому, широкоареальные долгоносики - олигофаги из древних родов *Baris*, *Lixus* (Тер-Минасян, 1967), откладывавшие яйца весной и переживавшие сухой и жаркий период на стадии личинки, активно питавшейся сочными тканями галофитов и надежно укрытой от прямого воздействия внешних факторов, и развивавшиеся преимущественно в корнях галофитов сравнительно теплолюбивые и менее распространенные златки рода *Sphenoptera*, больше испытывавшие на себе влияние аридизации климата вследствие летних сроков откладки яиц.

В четвертичное время обусловленная нарастанием континентальности климата и ухудшением экологических условий летнего периода эфемеризация растительного покрова (Коровин, 1961) способствовала резкому ослаблению связей насекомых с тканями заселявшихся ими эфемеров и поставила их в тесную зависимость от длительного воздействия неблагоприятных внешних условий, что, несомненно, явилось одним из мощных факторов эволюции фитобионтов весенних однолетников и привело к обособлению значительного числа эндемичных видов с различным характером пищевой специализации, прежде всего долгоносиков подсем. *Ceutorhynchinae*, *Tychiinae*, златок рода *Asmaeoderella* и др. и становлению группировки потребителей сухих тканей эфемеров.

Выявленные закономерности помогают понять необычайно высокий эндемизм фауны насекомых, развивающихся в тканях однолетников эфемерных ландшафтов пустынной зоны, и обилие широкоаридных видов, а часто и форм непустынного происхождения в комплексах фитобионтов однолетних трав солончаков.

Исторические особенности освоения членистоногими тканей однолетников

Формирование комплексов фитобионтов пустынных однолетников происходило, главным образом, за счет обитателей тканей многолетних трав. При этом оспыивались прежде всего сходные по твердости и состоянию ткани растений, близких в систематическом отношении и по жизненной форме, по линии постепенного приспособления к жизни во все более мягких тканях, а не наоборот, в пределах эколого-морфологических возможностей членистоногих того или иного рода. У полукустарничков и трав ткани всегда сильнее одревесневают в корнях, где практически отсутствует мягкая сердцевина, хорошо выраженная в надземных стеблях. По этой причине многие ксилофаги при переходе на травы осваивают прежде всего корни. Это хорошо прослеживается на примере развивающихся в живой древесине личинок златок рода *Sphenoptera*, заселяющих как надземные органы, так и корни большинства пустынных кустарников и встречающихся в корнях исключительно полукустарничков, многолетних и однолетних трав. Пластичнее личинки златок рода *Asmaeodella*, сравнительно примитивные представители которых обитают в различной по твердости, чаще сухой древесине деревьев и кустарников, а специализированные — в древесине и недревесневших тканях многолетних и однолетних трав (Волкович, 1979). Освоение фитобионтами однолетников разных жизненных форм, как правило, протекает в направлении от длительно вегетирующих трав к эфемерам. В пустыне самые специализированные комплексы фитобионтов свойственны весенним однолетникам.

Ткани однолетних трав освоили преимущественно насекомые с полным превращением: жуки, чешуекрылые, двукрылые. В пустыне наибольших успехов в этом отношении достигли личинки жуков долгоносиков и златок. Однако ткани однолетников, как среда жизни, сыграли важную роль лишь в происхождении видов насекомых. Так, в песчаной пустыне при большом обилии обособившихся на однолетних травах видов насекомых, неизвестны связанные исключительно с однолетниками роды фитобионтов.

Продолжительность циклов. Длительность питания личинок насекомых, разрушающих ткани однолетников, зависит от размеров фитобионтов, твердости, состояния и питательности заселяемых органов. Без учета диапаузы личинки мелких долгоносиков в галлах на молодых стеблях и в завязи питаются менее одного месяца, в живых стеблях и корнях — до 1,5–2,5 месяцев, личинки златок в живых корнях — 3–3,5 месяцев, а в сухих стеблях и корнях — до 6 месяцев. Однако значительную часть года фитобионты проводят в состоянии диапаузы и поэтому их циклы в подавляющем большинстве случаев моновольтинные. До двух лет задерживается развитие единичных личинок *Asphaerodella* в сухих стеблях и корнях. Поливольтинные формы не выявлены.

Типы жизненных циклов и их эволюция. Для насекомых, развивающихся в тканях однолетних трав, также, как и фитобионтов многолетников, характерны приуроченность яйцекладки к весенне-летнему периоду, наличие эстивации и зимней диапаузы на стадиях имаго, взрослых и незакончивших питание личинок. У галлиц родов *Gephyraulus* и *Desertovelum*, окукливающихся и вылетающих в лабораторных условиях вскоре после окончания питания личинок, возможно, имеет место диапауза яиц. Выявлено семь основных типов жизненных циклов фитобионтов однолетников: с зимней (8,6 %) и летне-зимней (25,7 %) диапаузой имаго, эстивацией взрослых личинок и зимней диапаузой имаго (2,8 %), зимней диапаузой незакончивших питание (17,1 %) и взрослых (22,9 %) личинок, летне-зимней диапаузой взрослых личинок (14,3 %), летней и зимней диапаузой незакончивших питание личинок (8,6 %) (табл.38). Иными словами, зимняя диапауза наблюдалась в 48,6 %, летняя и зимняя, а также летне-зимняя — в 51,4 % случаев, что, в первую очередь, обусловлено длительностью вегетации кормовых растений. Подавляющему большинству насекомых, развивающихся на летне-осенних и летних однолетниках, свойственна зимняя диапауза, а на раннелетних и эфемерах — летне-зимняя. Для потребителей сухих тканей характерны зимняя, а также летняя и зимняя диапаузы средневозрастных личинок, возобновляющих питание весной. Незакончившие питание личинки в пустыне, за редким исключением, не способны переносить длительно и непрерывную летне-зимнюю диапаузу, которая чаще протекает

Состав фауны насекомых, обитающих в тканях однолетников Восточных Каракумов,
в зависимости от типов их диапаузы в неблагоприятное время года

Диапаузы	Однолетние травы									
	ранне- и средневе- сенние		раннелет- ние		летние		летне- осенние		итого	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Имаго:										
Летне-зимняя (июнь-март)	8	50,0	1	33,3	-	-	-	-	9	25,7
Зимняя (август, сентябрь-март)	-	-	-	-	3	30,0	-	-	3	8,6
Взрослых личинок:										
Летне-зимняя (вторая половина мая, июнь-март)	5	31,2	-	-	-	-	-	-	5	14,3
Зимняя (август - март, апрель)	-	-	-	-	3	30,0	-	-	3	8,6
Зимняя (сентябрь-ноябрь - март-май)	-	-	-	-	-	-	5	71,4	5	14,3
Летняя (июнь-август) взрослых личи- нок и зимняя (август-апрель) имаго	-	-	1	33,3	-	-	-	-	1	2,8
Незакончивших питание личинок										
Летняя (июнь-сентябрь) и зимняя (декабрь-февраль)	3	18,8	1	33,3	-	-	-	-	3	8,6
Зимняя (декабрь-февраль)	-	-	-	-	4	40,0	2	28,6	6	17,1
И т о г о :	16	100	3	100	10	100	7	100	35	100

на более устойчивых стадиях — выкормившейся личинки и имаго. Обитатели живых тканей однолетников всех жизненных форм, вследствие полного ежегодного отмирания поражаемых органов, приспособились заканчивать развитие к моменту усыхания растений и поэтому им свойственно переживание неблагоприятного периода преимущественно на стадиях взрослой личинки и имаго. При этом от летне-осенних однолетников к эфемерам по мере смещения периода вегетации растений с сухого и жаркого летнего периода на влажный и прохладный весенний и соответственного увеличения продолжительности диапаузы у развивающихся на них фитофагов наблюдается уменьшение доли видов с диапаузой взрослых личинок и возрастание участия форм с имагинальной диапаузой. Иными словами, у насекомых, развивающихся в живых тканях однолетников, зимняя диапауза чаще протекает на стадии взрослой личинки, а летне-зимняя — на стадии имаго. От летне-осенних трав к эфемерам происходит также ослабление связей фитобионтов с растениями. Около 36 % видов насекомых, развивающихся в тканях весенних трав, окукливаются в листьях. Весь цикл онтогенеза прочих фитобионтов протекает в тканях растений. Личинки чаще диапаузируют в корнях на глубине 5–25 см, реже — в крупных стеблевых галлах диаметром до 1–1,5 см с толстыми стенками (до 3–4 мм), надежно предохраняющими их от неблагоприятного воздействия внешних условий в летнее и зимнее время. Имагинальная диапауза фитобионтов однолетних трав в большинстве случаев протекает во вторичных укрытиях: в подстилке, норах грызунов, под сухой корой и т.д., реже — в их подземных органах (*Chromoderus*, *Ulobatis loricata*). В экстремальных условиях песчаной пустыни тонкие, не деформированные и быстро обламывающиеся стебли однолетников, по-видимому, не в состоянии обеспечить развивающимся в них насекомым благоприятный исход летней и зимней диапаузы, которую они приспособились проводить в корнях или более надежных укрытиях вне кормовых растений.

По периоду лёта имаго и откладки яиц фитобионты с зимней диапаузой относятся преимущественно к раннелетним (долгоносчики), летним и позднелетним (златки), а с летне-зимней — весенним формам.

Для разрушителей живых стеблей и корней летне-осенних однолетников (*Salzola leptoclauda*, *Climacoptera*, *Notaninoria*), усыхающих в конце сентября — первой половине ноября, характерна зим-

ная диапауза взрослых личинок (*Sphenoptera*), чаще протекающая в корнях растений. На территории пустынь Турана эти циклы довольно древние, они получили распространение у потребителей живых тканей, вероятно, уже во второй половине третичного периода, когда среди однолетников преобладали длительно вегетирующие травы (Лавренко, 1962). У хищных личинок рода *Stenota* в корнях летне-осенних однолетников зимуют личинки 2-3 возраста (Кривошеина, 1974).

У обитателей живых тканей летних однолетников (*Koeleria*, *Suaeda*, *Chrozopora*), заканчивающих вегетацию в августе - начале сентября, наблюдалась более продолжительная зимняя диапауза взрослых личинок (*Lixus*, *Baris*, *Sphenoptera*) и имаго (*Lixus*, *Chromoderus*), а сухих стеблей и корней - зимняя диапауза незакончивших питание личинок (горбатки, златки рода *Asmaeoderella*). Личинки, реже - имаго диапаузируют в подземных органах, а отрождающиеся в стеблях жуки - вне кормовых растений (*Lixus*). Перед уходом в диапаузу жуки рода *Lixus* некоторое время питаются на саксауле, различных солянках. На территории пустынь Турана зимняя диапауза незакончивших питание личинок у разрушителей сухих тканей формировалась примерно в одно время с зимней диапаузой взрослых личинок у фитобионтов.

Обитателям живых тканей раннелетников (*Atriplex*), завершающих развитие в конце июня - начале июля, свойственна летне-зимняя диапауза имаго (*Lixus*), эстивация взрослых личинок и зимняя диапауза имаго (*Ulobaris loricata*), а сухих стеблей и корней - летняя и зимняя диапауза незакончивших питание личинок (*Asmaeoderella*). Диапауза личинок и имаго корневых форм протекает в подземных органах. Жуки, отрождающиеся в стеблях (*Lixus*), диапаузируют в подстилке под саксаулом, среди растительной ветви. Интересно отметить, что у долгоносика *U. loricata* при развитии на летних однолетниках (*Suaeda*, *Salsola*) зимуют взрослые личинки, заканчивающие питание в более поздние сроки, что наглядно демонстрирует тесную зависимость циклов онтогенеза фитофагов от сроков вегетации кормовых растений. Наличие жизненных циклов с летне-зимней диапаузой у фитобионтов раннелетников наводит на мысль об их первоначальном обособлении в конце третичного периода, до начала массовой эфемеризации растительного покрова песчаных пустынь Южного Турана. Однако широкое распространение эти

циклы получили лишь в четвертичное время у обитателей эфемеров, широким фронтом двинувшимся в пустыни Турана вслед за песчаной осокой (Коровин, 1961; Лавренко, 1962).

Потребителям живых тканей эфемеров (*Strigosella*, *Arnebia*, *Isatis*, *Silene*, *Epilasia*, *Koelpinia* и др.), заканчивающих вегетацию в апреле-мае, свойственна длительная летне-зимняя диапауза имаго (*Sibinia*, *Ceutorhynchus*, *Lixus*, *Bariscelis*) и взрослых личинок (*Phytoecia*), а сухих стеблей и корней - летняя и зимняя диапауза незакончивших питание личинок. Личинки диапаузируют в корнях (*Phytoecia*) или в крупных стеблевых галлах. Диапауза имаго у обитателей эфемеров протекает исключительно вне кормовых растений. Причем у 60 % видов этой группы, главным образом долгоносиков, наблюдается появление, го-видимому, вторичных связей с почвой, куда уходят на окукливание их личинки. Перед уходом в диапаузу долгоносики иногда до двух недель и более питаются на кормовых и многих других растениях, существенно расширяя пищевую специализацию по сравнению с личинками. Так, жуки *Sibinia taschkentica*, развивающиеся в завязи и зеленых плодах *Silene nana*, после отрождения, в значительном количестве собирались на *Astragalus*. Циклы онтогенеза обитателей тканей растений с летне-зимней диапаузой имаго, протекающей вне кормовых растений во вторичных укрытиях в песчаных пустынях Турана, на наш взгляд, самые молодые и крайне специализированные.

Количественная характеристика комплексов членистоногих, обитающих в тканях однолетников

Самыми многочисленными разрушителями стеблей и корней однолетников являются личинки долгоносиков, златок, реже усачей, а их генеративных органов - личинки долгоносиков. Комплексы фитобионтов эфемеров относятся к церамбицидному (*Arnebia*, *Lappula*, *Nonea*); бупрестидно-куркулионидному (*Strigosella*, *Isatis*, *Paraver*) и куркулионидному (большинство прочих видов); раннелетников - к бупрестидно-куркулионидному (*Atriplex*); летников к куркулионидному (*Salsola sogdiana*), куркулионидно-бупрестидному (*Suaeda*), реже бупрестидному (*Chrozophora*), летне-осенних трав - преимущественно к бупрестидному типам.

В песчаной пустыне оптимальные условия для развития фитобионтов однолетников складываются в закрепленных, реже встречаются

счи в барханно-бугристых песках, и практически не освоены ими барханные пески. Прежде всего это связано с отсутствием в барханных массивах эфемеров, имеющих очень короткие корни и не могущих существовать в условиях высокой подвижности литогенной основы. А именно с эфемерами связаны насекомые, которые развиваются в очень короткий период, проводят большую часть года в стадии имаго в подходящих убежищах и могли бы жить в условиях столь динамичного рельефа. Для барханных песков сравнительно характерны раннелетние, летние и летне-осенние травы. Однако, как указывалось выше большинство насекомых, обитающих в тканях этих трав, до полугода и более диапаузируют в корнях трав в личиночной, реже имагинальной стадиях, или в лучшем случае их личинки питаются до 3-4 месяцев, а имаго отрождаются лишь к осени. За этот период в результате высокой подвижности субстрата однолетники будут или полностью выдуты, или засыпаны слоем песка до 1 м и более, что в том и другом случае приведет к гибели личинок под влиянием изменившихся внешних условий. В Каракумах наибольшая численность беспозвоночных в тканях однолетников наблюдается в илаковых, илаково разнотравно-однолетнесолянковых и сведовых черносаксаульниках с наименьшим переносом песка и повышенными запасами влаги в почве, обеспечивающими высокое обилие однолетников всех жизненных форм (Каплин, Кандалова, 1975). Значительно меньше она в илаковых белосаксаульниках, где по вл. сильно иссушены, а среди многочисленных здесь эфемеров преобладают мелкие злаки (Каплин, 1980), ткани которых не освоены членистоногими.

В 1980 г. общая численность фитобионтов однолетников в илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульниках Восточных Каракумов составляла около II, а в илаковых белосаксаульниках-до 2 тыс.экз/га, а их биомасса-соответственно 371 и 48 г/га в живом состоянии. В черносаксаульниках по биомассе среди них преобладали обитатели тканей раннелетних (*Atriplex dimorphostegia*), летних (*Suaeda arcuata*) и летне-осенних (*Salsola leptoclada*) трав, а в белосаксаульниках - ранневесенних однолетников (*Strigose la grandiflora*, *Isatis violascens*, *Arnebia transcaspica*).

Среди фитобионтов однолетников лишь обитатели стеблей, а также стеблей и корней практически не оказывают существенного влияния на кормовые растения (личинки долгоносиков рода *Lixus*, усачей *Phytoecia varentzovi*). Под влиянием личинок долгоносиков рода *Sibinia* снижается семенная продуктивность однолетних трав.

Галлообразователи рода *Scutorhynchus* и др. препятствуют нормальному плодоношению растений. Обитающие в корнях личинки златок рода *Sphenoptera* способствуют преждевременному усыханию трав, а личинки долгоносиков рода *Baris*, *Ulobaris* часто вызывают гибель однолетников в фазе цветения.

РОЛЬ ОБИТАТЕЛЕЙ ТКАНЕЙ РАСТЕНИЙ В ПУСТЫННЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ И ВРЕДИТЕЛИ ПАСТБИЩНОЙ И ПЕСКОУКРЕПИТЕЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Исследование влияния беспозвоночных животных на растительность и другие компоненты природной среды является важным разделом экологии, имеющим кроме научного большое практическое значение. Однако данных по роли беспозвоночных в фитоценозах песчаных пустынь пока мало (Токгаев, и др., 1967; Каплин, 1975, 1978б, 1979а, 1981в). Это объясняется как недостаточным вниманием к указанной проблеме исследователей, работающих на стационарах, так и трудностью ее решения, возможного лишь при условии детального изучения жизненных циклов и пространственного размещения животных, сезонной и многолетней динамики их абсолютной численности, распределения размеров прямого и косвенного отчуждения фитомассы и т.д. Многие авторы формально включают в состав вредителей большинство фитофагов, а между тем многие фитофаги при невысокой численности, напротив, играют положительную роль в экосистемах, выражающуюся в реализации скрытых резервов ценопопуляций растений, повышении их продуктивности, ускорении круговорота веществ. Вредоносная деятельность фитофагов проявляется не во все годы и не повсеместно.

Многолетнее изучение комплексов членистоногих животных, обитающих в тканях пастбищных и пескоукрепительных растений Каракумов, позволило выявить среди них вредителей зеленых побегов, ветвей, стволов и корней деревьев и кустарников, стеблей и корней трав, цветков, плодов и семян.

Вредители ветвей, стволов и корней древесных растений. К первостепенным вредителям деревьев и кустарников Каракумов следует отнести многих гусениц древоотцев, личинок златок. Особенно вредоносны гусеницы древоотцев, ведущие групповой образ жизни. Гусеницы *Holcoceris inversus* заселяют корни исключительно иматурных, виргинильных и молодых генеративных растений саксаула, где их численность 13-25 экз/куст. В илаково-разнотравно-эд-

нолетнесолянковых черносаксаульниках Восточных Каракумов пораженность иматурных особей саксаула гусеницами *H. inspersus* достигает 40 %. Их встречаемость в корнях белого саксаула более низкая. Под влиянием *H. inspersus* местами погибает существенная часть подроста саксаула. В барханных и барханно-бугристых песках корни 25-50 % средневозрастных и старых особей песчаной акации поражены гусеницами *Holcoseris* sp. В одном корне питаются 25-155 гусениц, вызывающих полное усыхание кормовых растений в течение нескольких лет. В условиях высокого обилия *Holcoseris* sp. много сухостоя акации, а здоровые, хорошо плодоносящие взрослые растения отсутствуют. Под влиянием древоточцев рода *Holcoseris* наблюдалось также отмирание колючелистников *Acanthophyllum elatius*, *A. korolkowii*, селитрянки *Nitraria schoberi*.

Резкое ухудшение состояния ценопопуляций кандымов *Calligonum caput-medusae* и *C. rubescens* в бугристо-барханных и бугристых песках вызывают личинки златок *Sphenoptera schneideri* и *Carpodis excisa*, хвойника *Chrysobothris globicollis*, черного саксаула - *Sphenoptera punctatissima*, *Lampetis argentata*, белого саксаула - *S. hauseri*, черкеза Рихтера - *Sphenoptera ahngerii*. *C. excisa*, *C. globicollis*, *L. argentata* способствуют усыханию корней, а прочие виды - ветвей. Они заселяют растения с виргинильного состояния и достигают максимальной численности на средневозрастных и старых кустах. На одном кусте черного саксаула встречалось до 63 личинок *S. punctatissima* и 7-8 - *L. argentata*, хвойника - до 20 личинок *C. globicollis*, кандыма голова медузы - до 35 личинок *S. schneideri* и 15 - *C. excisa*. В корнях белого саксаула питаются до 4 личинок усачей *Turkmenigena varentzovi*, прокладывающих ходы в живой древесине. Гусеницы древоточцев и личинки златок кроме прямого вреда оказывают также большое косвенное влияние на растения. По ходам через летные отверстия во время осадков во внутренние слои древесины проникает влага, что способствует поселению там древоразрушающих грибов. В барханно-бугристых песках ходы златок и гусениц являются одним из основных условий заселения корчей термитами *Amitermes rhizophagus*, которые, обосновавшись в них, прогрызают новые ходы в сухой древесине и, вероятно, продолжая разрушительную работу, создают благоприятную среду для грибов. Термита следует включить в состав вредителей кандымов, черкеза Рихтера, хвойника, белого саксаула, произрастающих в бугристо-барханных и барханно-бугристых песках. В результате очаги отмирания древесины в корнях увеличиваются, что привлекает туда обитателей разлагающихся тканей. Пораженные личинками златок и гусеницами древоточцев растения начинают суховершинить, что приводит к поселению в надземных органах потребителей сухой

древесины. Так, у взрослых деревьев песчаной акации, заселенных гусеницами древоотщев, численность личинок *Asmaeiderella gerytekenensis* в стволе и ветвях возрастает до 70 экз/дерево. Наибольшее влияние на кормовое растение комплекса ксилофагов в целом отмечено у саксаулов. Сильно истачивая древесину в верхушечной части корня и в комле, они способствуют обламыванию стволов в области корневой шейки под собственной тяжестью. Особенно резко это проявляется во время сильных ветров. К потенциальным вредителям черного саксаула следует отнести также личинок галлиц *Stephaniola deformans*, *S. ramicola*, белого - *S. aurata*, вызывающих усыхание тонких ветвей и достигающих местами значительного обилия.

При разработке мер борьбы с ксилофагами первоочередной задачей является выявление очагов их высокой численности, включение в систему борьбы регулярных культурно-хозяйственных мероприятий (слежение за состоянием кустарников, выборка и уничтожение сильно пораженных растений). При борьбе на стадии имаго и куколок необходимо учесть, что все гусеницы рода *Halcosetis* в песчаной пустыне выходят для окукливания в песок, а их куколки перед вылетом имаго поднимаются к поверхности и в этот момент наиболее уязвимы. У златок период активности имаго, как прагидо, сильно растянут, поэтому важно правильно определить время массового лета и яйцекладки. Необходимо учесть также, что имаго одних видов активны днем (*Carpodis*, *Lampetis*), а многие других - преимущественно ночью.

Вредители зеленых побегов деревьев и кустарников. К вредителям зеленых побегов деревьев и кустарников относятся клещи сем. *Eriophyidae*, *Phytortipalpidae*, листоблещи родов *Caillardia*, *Rachypsalloides*, личинки ряда галлиц. Личинки галлиц *Haloxulophaga salsolicola* и *Asiodiplosis* sp. - самые опасные вредители черкеза Рихтера, отсутствующие на близком виде - черкезе Палецкого. В связи с этим среди черкезов, широко используемых в фитомелиоративных работах в песчаных пустынях Средней Азии, лучше отдавать предпочтение черкезу Палецкого, который практически не имеет серьезных вредителей. На небольшой веточке черкеза Рихтера диаметром 0,5-0,8 см в барханно-бугристых песках Каракумов численность галлов *H. salsolicola* достигает 10-15, *Asiodiplosis* sp. - 100-120. Они отщуждают 10-15% и более зеленых побегов черкеза. Пораженные растения крайне медленно растут, находятся в плохом состоянии и быстро погибают. Среди саксауловых галлиц, связанных с зелеными побегами, наиболее вредна *Haloxulophaga* s. Вредителями кандымов, саксаулов, в особенности черного, эremosпартона являются клещи сем. *Eriophyidae*, однако

в естественных условиях их вредоносная деятельность проявляется лишь в годы с влажной, затяжной весной (1973, 1978 гг.) и в наиболее увлажненных местообитаниях. Распространенные спорадично галлообразующие клещи сем. Phytotipalpidae в течение многих лет заселяют одни и те же кусты черного саксаула, вызывая их гибель. В связи с тем, что эти клещи зимуют в собственных сухих галлах во взрослой стадии, самый эффективный способ борьбы с ними — выборка и сжигание пораженных кустов саксаула в зимнее время. Отрицательное воздействие на саксаулы листоблошек рода *Cailiardia* в засушливые годы больше проявляется весной в первом поколении, а во влажные — весной и летом в первом и втором поколениях. Кроме того, галлы зимующего поколения *S. azurea*, сохраняясь зелеными в течение всего холодного периода, являются одним из основных мест резервации яиц тлей *Brachyungius saxaulica* и имаго клещей сем. Eriophyidae, относящихся к основным вредителям саксаула. В борьбе с галлообразующими клещами сем. Eriophyidae перспективно использование ряда видов их естественных хищников — гамазовых клещей, которые проходят в галлах Eriophyidae весь цикл развития и достигают высокой численности. В борьбе с листоблошками и галлицами можно рекомендовать паразитических перепончатокрылых, ежегодно снижающих их численность на 20 % и более и включающих значительное число видов.

Вредители стеблей и корней многолетних трав. Существенное воздействие на многолетние травы оказывают личинки златок, усачей, долгоносиков. Под влиянием личинок *Clema deserti* ежегодно погибает 3–4 % побегов *Stipagrostis karelinii*, что мало сказывается на состоянии растений. При заражении яйцекладками более 75 % побегов происходит отмирание лишь иматурных и молодых вегетативных кустов, гибель которых по другим причинам гораздо выше. Иными словами, златку *Clema deserti* не следует относить к первостепенным вредителям эркекселина.

Златки *Cylindromorphus pubescens* поражают вегетативные побеги илака первого, реже второго года, на генеративных побегах яйцекладки отсутствуют. Личинки младшего возраста минируют листовые пластинки, двигаясь вниз. К концу мая они достигают нижнего основания побегов, уничтожая конус нарастания. Это обуславливает гибель побегов, независимо от дальнейшей судьбы личинок. В связи с этим по численности личинок перед уходом их в летнюю диапаузу можно судить о количестве обреченных на гибель побегов. В 1978 г., когда численность *S. pubescens* была средней, под влиянием личинок погибло 3–13 % побегов илака, а местами до 20 % и более. Максимальное отмирание побегов произошло в пятнах илака в зарастаю-

щих барханно-бугристых песках, где для *S. rubescens* складываются оптимальные условия. Лишь на таких участках, где златка препятствует расселению илака, целесообразно проведение мер борьбы с нею. Закрепленных песков с уплотненной корочкой или мхом на поверхности избегает, несмотря на обилие кормового растения, что связано с ее биологическими особенностями. На выпасаемых территориях вследствие разбивания поверхностной корочки опсами численность и вредоносная деятельность *S. rubescens* резко возрастают. В годы массовой численности, вызывая гибель значительного числа побегов 1-2 года, которые на третий год вступили бы в генеративную фазу, *S. rubescens* тем самым заметно снижает количество генеративных побегов и, следовательно, семенную продуктивность илака в последующие 2 года. Из пазушных почек в основании отмерших побегов весной следующего года трогаются в рост 1-2 новых побега. В нормальных условиях у глазных побегов эти почки трогаются в рост на 4-й год после их плодоношения и естественного отмирания (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973). По этой причине продолжительность жизни парциальных кустов илака под влиянием личинок снижается с 5-6 лет до 2-3, то есть происходит омоложение популяции в целом и ускорение круговорота органической массы, продуцируемой илаком, что при низкой и средней численности златки с биогеоценотической точки зрения следует рассматривать как явление положительное. На примере взаимоотношений *S. rubescens* и ее кормового растения - с. мого распространенного и ценного пастбищного многолетника - илака - видно, насколько относительно понятие о вреде и пользе животных.

В число потенциальных вредителей *Helictesporium grande* следует включить златку *Asmaeoderella nivetesta*, а *H. argusoides* - усаца *Phytoecia repetekensis*. Личинки *A. nivetesta* сильно истачивают живые корни *H. grande*, способствуя быстрому старению и отмиранию пораженных кустов. Заселяют *H. grande* в течение почти всего онтогенеза, начиная с имматурного состояния. Встречаемость личинок в кустах до 40-50%. В одном кусте развивается до 5-8 личинок. Личинки *P. repetekensis* питаются в живых стеблях и корнях генеративных кустов *H. argusoides*, приносят им значительный вред, способствуя отмиранию 5-17% побегов, а иногда и целых кустов. *P. repetekensis* обладает широкой экологической амплитудой и вредит кормовому растению повсеместно от барханых до бугри-

тых песков. Преждевременное отмирание 3-5 побегов *N. grande* вызывают личинки усача *Phytoecia transcaspica*, однако во все годы наблюдений этот усач не достигал высокой численности и не причинял ощутимого вреда кормовому растению. *Heliotropium argusoides* является одним из важных закрепителей песков и широко используется в фитомелиоративных работах на барханных песках. Поэтому в случае повышения численности усача *P. repetekensis*, что легко установить в мае по количеству жуков на кормовых растениях, необходимо предусмотреть проведение с ним борьбы на таких участках.

В Каракумах *Jurinea derderioides* вредят личинки златки *Asmaeoderella caspica suturifera*, питающиеся в подземных частях стеблей и в корнях, и личинки долгоносика *Lixus strangulatus*, уничтожающие в целом 18-20 % побегов. Один из основных методов борьбы с *L. strangulatus* в очагах его высокой численности - сревание и уничтожение сухих побегов юринеи в зимнее время, где диалаузируют жуки этого вида. Эта мера будет способствовать и резкому уменьшению обилия мух-пестрокрылок, трофически связанных с цветками *J. derderioides*, в которых летом и зимой диалаузируют взрослые личинки пестрокрылок. Представляет интерес также привлечение для борьбы с *L. strangulatus* его естественного и местами обычного хищника - личинок пестряков, видовую принадлежность которых, к сожалению, установить пока не удалось.

Вредители стеблей и корней однолетников. Влияние насекомых-фитобионтов на однолетники песчаной пустыни резко колеблется по годам в связи с изменением численности последних в зависимости от метеорологических условий и, как правило, менее значительно по сравнению с многолетними растениями. Это обусловлено прежде всего небольшой продолжительностью вегетации однолетников и их сравнительно быстрым отмиранием, независимо от поражения. Особенности взаимоотношений фитобионтов с однолетниками изучались на примере усача *Phytoecia varentzovi*, личинки которого чаще развиваются в стеблях и корнях эфемеров рода *Arnebia*, в частности *A. transcaspica*, *A. casimbens*. На одном растении *Arnebia* независимо от числа отложенных яиц всегда выживает лишь одна личинка усача. По этой причине численность взрослых личинок, а следовательно и имаго, тесно связана с обилием *Arnebia*. В Восточных Каракумах весной 1978 г. численность отродившихся жуков *Phytoe-*

cia varentzovi была небольшой, а численность *Arnebia* - необычайно высокой. В связи с этим жуки чаще заражали наиболее мощные растения, на которых встречались I, реже 2 яйцекладки, что явилось причиной высокой выживаемости личинок и значительного возрастания количества жуков в 1979 г. Однако весна 1979 г. была засушливой и численность *Arnebia* - низкой. Число кладок на одном растении возросло до 5-8, а чаще составляло 2-3. С яйцекладками были как крупные, так и сравнительно мелкие кусты. Указанные обстоятельства уже в период яйцекладки предопределили высокую гибель личинок младшего возраста и способствовали повсеместному снижению численности жуков в 1980 г. Таким образом, в условиях песчаной пустыни одним из основных факторов, контролирующих многолетнюю динамику обилия фитобионтов однолетчиков, следует признавать погодичное изменение численности кормовых растений. Среди прочих насекомых однолетникам сем. крестоцветных и сложноцветных местами вредят долгоносики-галлообразователи соответственно рода *Scutorhynchus* и *Platygasteronux*, препятствуя их нормальному развитию и плодоношению. Личинки долгоносиков родов *Baris* и *Ulobaris*, поражая стебли и корни эфемеров и летних однолетников, часто вызывают их усыхание в фазе цветения, однако в песчаной пустыне они редко достигают высокой численности. Преждевременному усыханию летне-осенних трав способствуют личинки златок рода *Sphenoptera*.

Вредители генеративных органов растений. Максимальное влияние по сравнению с другими органами оказывают членистоногие на цветки, плоды и семена пустынных растений (Каплин, 1979). В целом среди анто- и карпобионтов Каракумов преобладают гусеницы бабочек, личинки галлиц, пестрокрылок, долгоносиков, зерновок, реже блестянок. До 30-40 % плодов *Calligonum caput-medusae* повреждают гусеницы *Calycobathra calligoni*; *Ammodendron conollyi* - *Etiella zinkenella*; саксаулов - *Coleophora saxauli*, *C. gallivora*. Завязь 20-50 % цветков *Ammodendron conollyi* выедают личинки галлиц *Contarinia psammophila*; черного саксаула - *Haloxylorhaga inornata*; *Heliotropium argusioides* и *Tournefortia sogdiana* - жуки и личинки блестянок *Idiogethes angustitarsus*. Часто не удается собрать даже небольшое количество полноценных семян *Astragalus paucijugus*, *Rheum turkestanicum*, уничтоженных личинками зерновок-соответственно *Acanthoscelides semenovi* и *Caryedon*

Ugonychi. На 50-100 % снижают урожай плодов *Tamarix* личинки долгоносиков рода *Nanophyes* (Митяев, 1958). В зеленых плодах ранневесеннего однолетника *Silene aana* развиваются личинки долгоносиков *Sibinia taschkentica*, которые они поражают на 30 % и более.

К сожалению, до наст. этого времени при определении всхожести семян и выявлении причин их беззародышевости практически не учитывается влияние насекомых. Проведенные нами наблюдения над всхожестью семян, предварительно проанализированных на поврежденность насекомыми, показали, что даже у малых количество семян, потерявших всхожесть в результате повреждения насекомыми, было почти в два раза выше, чем по другим причинам (Каплин, Ходжамкулиев, 1980).

При анализе плодов и семян на поврежденность, который рекомендуется проводить в период их полного созревания и начала опадания, необходимо брать не менее 500 плодов маревых, 300 плодов бобовых, кандымов, *Ephedra strobilacea*, 100 соцветий сложноцветных, что установлено на основании статистической обработки материала. Семена кустарников лучше заготавливать в оптимальных условиях произрастания со средневозрастных растений, так как они наименее поражены вредителями. В связи с более ранним опадением поврежденных плодов по сравнению с полноценным их заготовку лучше проводить, в возможности, в более поздние сроки.

Дальнейшее изучение экологии членистоногих - вредителей пастбищной и пескоукрепительной растительности Каракумов - послужит надежной основой для разработки мер по ограничению их численности и борьбе с ними.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОМПЛЕКСОВ ЧЛЕНИСТОНОГИХ, ОБИТАЮЩИХ В ТКАНЯХ РАСТЕНИЙ ПЕСЧАТЫХ ПУСТЫНЬ

В настоящее время в тканях растений Каракумов установлено развитие около 280 видов членистоногих (с учетом неопределенных форм), относящихся к 41 семейству из 9 отрядов Crustacea, Arachnida и Insecta. Основу фауны составляют насекомые с полным пре-

вращением. По связям с жизненными формами и различными органами растений они разделены на обитателей древесины, зеленых побегов деревьев и кустарников, стеблей и корней травянистых многолетников, однолетних трав, цветков, плодов и семян (табл.39).

Около 69 % видов артропод связаны с древесными и полудревесными растениями, 15 % - с многолетними и 16 % - с однолетними травами, составляющими соответственно 27,5 , 22,5 и 50 % флоры Каракумов (Нечаева, Василевская, Антонов., 1973). У деревьев и кустарников в ветвях, стволах и корнях развиваются 45 %, в зеленых побегах - 45 , в генеративных органах - 10 , у многолетних трав в стеблях и корнях - 83 , в цветках, плодах и семенах - 17 %, а у однолетников 81 и 19 %. У деревьев и кустарников в фауне ветвей, стволов и корней преобладают личинки златок, зеленых побегов - личинки галлиц и нимфы листоблошек, цветков, плодов и семян - личинки галлиц. В тканях многолетних трав по количеству видов доминируют личинки златок, а эфемеров, раннелетних и летних однолетников - личинки долгоносиков.

Ткани различных видов растений освоены членистоногими не в одинаковой степени. Совершенно не заселены зимне-весенние однолетники, корни злаков и осок, живые стебли и корни значительного числа многолетних трав сем.зонтичных. Самые богатые комплексы ксило- и фитобионтов свойственны из деревьев и кустарников саксаулам, тамарискам, черкезу Рихтера, кандьмам секции Medusa, из многолетних трав - усыхающим генеративным особям монокарпиков сем.зонтичных, затем сложноцветным, а из однолетников - маревым, некоторым крестоцветным. С популяциями одного вида древесных растений связаны до 50-70, многолетних трав - до 10-12 и однолетников - до 7-11 видов членистоногих. Фауна древесных растений, многолетних трав и однолетников отличается значительной обособленностью. У деревьев, кустарников и многолетних трав обнаружен лишь один общий вид *Amitermes rhizophagus*, а у многолетних трав и однолетников такие виды не выявлены.

В становлении фауны членистоногих, развивающихся в тканях растений Каракумов, ведущую роль играли автохтонные процессы видообразования. На долю туранских эндемиков в ней приходится 69-77 % видов, из них у деревьев и кустарников около половины, а у трав 3/4-3/5 видов не обнаружены за пределами Южного Турана. Эндемичных родов в фауне древесных растений - 7-15 %, трав - 12-

Распределение количества видов членистоногих,
по семействам (с учетом неопределенных)

Семейства	Древесные и полудревесные растения							
	ветви, с-во- лы, корни		зеленые по- беги		цветки, пло- ды, семена		Итого	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Crustacea, Isopoda								
Porcellionidae	1	1,2	-	-	-	-	1	0,5
Arachnida								
Acariformes								
Eriophyidae	1	1,2	5	5,8	-	-	6	3,1
Phytoptipalpidae	-	-	1	1,2	-	-	1	0,5
Insecta								
Thysanura								
Lepismatidae	1	1,2	-	-	-	-	1	0,5
Isoptera								
Termitidae	1	1,2	-	-	-	-	1	0,5
Psyllinea								
Aphalaridae	-	-	16	18,6	-	-	16	8,3
Coleoptera								
Carabidae	1	1,2	-	-	-	-	1	0,5
Histeridae	-	-	-	-	-	-	-	-
Staphylinidae	1	1,2	-	-	-	-	1	0,5
Scarabaeidae	3	3,4	-	-	-	-	3	1,6
Cleridae	3	3,4	-	-	-	-	3	1,6
Anobiidae	-	-	-	-	-	-	-	-
Bostrychidae	4	4,6	-	-	-	-	4	2,1
Elateridae	4	4,6	-	-	-	-	4	2,1
Eucnemidae	1	1,2	-	-	-	-	1	0,5
Buprestidae	24	27,5	-	-	-	-	24	12,5
Nitidulidae	-	-	-	-	-	-	-	-
Oedemeridae	1	1,2	-	-	-	-	1	0,5
Mordellidae	-	-	-	-	-	-	-	-
Alleculidae	3	3,4	-	-	-	-	3	1,6
Cerambycidae	6	6,8	-	-	-	-	6	3,1
Bruchidae	-	-	-	-	2	10,5	2	1,1

обитающих в тканях растений Каракумов
форм и литературных сведений,

Многолетние травы					Однолетние травы					Всего	
стебли, корни		цвет- ки, плоды	ИТОГО		стебли, корни		цвет- ки, плоды	ИТОГО		число видов	%
число видов	%	семе- на, число видов	число видов	%	число видов	%	семе- на, число видов	число видов	%		
10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	0,4
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	2,1
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	0,4
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	0,4
I	2,9	-	I	2,4	-	-	-	-	-	I	0,4
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	16	5,7
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	0,4
I	2,9	-	I	2,4	-	-	-	-	-	I	0,4
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	0,4
I	2,9	-	I	2,4	-	-	-	-	-	4	1,4
2	5,7	-	2	4,7	-	-	-	-	-	5	1,8
I	2,9	-	I	2,4	-	-	-	-	-	I	0,4
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1,1
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1,4
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	0,4
II	31,4	-	II	23,2	10	25,6	-	10	21,7	45	16,1
-	-	I	I	2,4	-	-	I	I	2,2	2	0,7
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	0,4
2	5,7	-	2	4,7	2	5,1	-	2	4,3	4	1,4
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	1,0
3	8,5	-	3	7,1	I	2,6	-	I	2,2	9	3,6
-	-	I	I	2,4	-	-	-	-	-	3	1,0

I	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Bruchelidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Rhinomacreridae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Curculionidae	9	10,3	6	7,0	3	15,8	18	9,3	
Ipidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lepidoptera									
Cossidae	6	6,8	-	-	-	-	-	6	3,1
Tortricidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Momphidae	-	-	-	-	1	5,3	1	0,5	
Coleophoridae	-	-	-	-	2	10,5	2	1,1	
Gelechiidae	2	2,3	-	-	-	-	2	1,1	
Pyralidae	-	-	3	3,5	1	5,3	4	2,1	
Hymenoptera									
Siricidae	1	1,2	-	-	-	-	1	0,5	
Formicidae	2	2,3	-	-	-	-	2	1,1	
Diptera									
Cecidomyiidae	5	5,7	55	63,9	10	52,6	70	36,4	
Stratiomyidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Asilidae	4	4,6	-	-	-	-	4	2,1	
Scenopinidae	1	1,2	-	-	-	-	1	0,5	
Syrphidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ulidiidae	2	2,3	-	-	-	-	2	1,1	
Tephritidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Итого	87	100	86	100	19	100	192	100	

20 %. Ирано-туранские и турано-гобийские виды составляют в среднем по 9-10 %. Доля видов, общих со Средиземноморской вечнозеленой, Европейской неморальной и С. ифской степной областями возрастает от 1-2 % в фауне деревьев и кустарников до 13,6 % - у однолетних трав (табл.40).

Трофические группы обитателей растительных тканей

Среди членистоногих животных, развивающихся в тканях растений песчаной пустыни, выявлены обитатели живых, живых и сухих, сухих свежееотмерших, разлагающихся и потерявших структуру тканей, на д -

IO	II	I2	I3	I4	I5	I6	I7	I8	I9	20	2I
-	-	-	-	-	-	-	I	I	2,2	I	0,4
-	-	-	-	-	-	-	I	I	2,2	I	0,4
4	II,4	2	6	I4,2	I8	46,2	3	2I	45,7	45	I6,1
I	2,9	-	I	2,4	-	-	-	-	-	I	0,4
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	2,1
I	2,9	-	I	2,4	-	-	-	-	-	I	0,4
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	0,4
I	2,9	-	I	2,4	2	5,1	-	2	4,3	5	I,8
I	2,9	-	I	2,4	-	-	-	-	-	3	I,0
-	-	I	I	2,4	-	-	-	-	-	5	I,8
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	0,4
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0,7
-	-	I	I	2,4	3	7,7	I	4	8,7	15	26,8
I	2,9	-	I	2,4	-	-	-	-	-	I	0,4
-	-	-	-	-	3	7,7	-	3	6,5	7	2,5
I	2,9	-	I	2,4	-	-	-	-	-	2	0,7
3	8,5	-	3	7,1	-	-	-	-	-	3	I,0
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0,7
-	-	I	I	2,4	-	-	-	-	-	I	0,4
35	IOO	6	12	IOO	39	IOO	6	46	IOO	279	IOO

лю которых приходится соответственно 72,8 %, I,8; I3,6; 8,2 и 3.6 % видов (табл.4I). Из них непосредственные разрушители органов растений составляют 86-94 %, а сопутствующие им хищники, на биомассу которых приходится лишь 0,1-5,5 % массы обитателей тканей, - 6-14 %. Высокая заселенность членистоногими живых тканей, по сравнению с сухими и разлагающимися, несомненно, связана с большим дефицитом влаги в пустыне.

В генеративных органах и в зеленых побегах древесных растений обнаружены почти исключительно потребители живых тканей. В древесине деревьев и кустарников хорошо обособлены все трофические группы членистоногих, разрушающих поражаемые органы на разных стадиях старения, отмирания и разложения. Специализированные обитатели поте-

Зоогеографический состав фауны членистоногих, обитающих в тканях растений Каракумов, %
(данные анализа ареалов 182 видов)

Виды	Деревья и кустарники				Много- летние травы	Однолет- ние травы	Всего
	ветви, стволы, корни	зеленые побеги	цветки, плоды, семена	итого			
I	2	3	4	5	6	7	8
Пустынные сахаро-гобийские							
ирано-туранские	39,3	37,7	30,8	37,7	58,1	41,5	41,8
туранские	30,4	39,6	38,4	35,2	16,1	27,7	30,8
Итого	69,7 (14,7)	77,3 (6,7)	69,2 (8,3)	72,9 (12,1)	74,2 (12,0)	69,2 (20,0)	72,6 (15,4)
Ирано-туранские	14,2	-	23,1	9,0	9,7	10,4	9,4
Сирийско-ирано-туранские	-	-	-	-	3,2	-	0,5
Сахаро-туранские	-	-	-	-	-	3,4	0,5
Сахаро-гобийские	1,8	1,9	-	1,7	-	-	1,1
Ирано-гобийские	1,8	-	-	0,9	-	3,4	1,1
Турано-гобийские	10,7	20,8	-	13,9	6,5	-	10,4
Всего	98,2 (20,6)	100 (40,0)	92,3 (16,7)	98,4 (34,1)	93,6 (12,0)	86,4 (20,0)	95,6 (23,1)

I	1	2	3	4	5	6	7	8
Восточносредиземноморско-ирано-туранские	-	-	-	-	-	3,2	-	0,6
Западноевропейско-средиземноморско-сагро-туранские	-	-	-	-	-	-	3,4	0,6
Среднеевропейско-ирано-туранские	-	-	-	-	-	-	3,4	0,6
Западноскифско-туранские	-	-	-	-	-	3,2	3,4	1,1
Западноскифско-ирано-туранские	1,8	-	-	-	0,8	-	-	0,5
Палеарктические (степные)	-	-	-	-	-	-	3,4	0,5
Бореально тропические	-	-	-	7-7	0,8	-	-	0,5

Примечание. В скобках указано число эндемичных родов, %.

Т а б л и ц а 41

Распределение фауны членистоногих животных Каракумов по заселяемым ими растительным тканям, % (данные анализа распределения 279 видов)

Ткани растений	Деревья и кустарники				Многолетние травы			Однолетние травы			Всего
	ство- лы, ветви, корни	зеле- ные побе- ги	цвет- ки, плоды, семе- на	итого	стеб- ли, корни	цвет- ки, плоды, семе- на	итого	стеб- ли, корни	цвет- ки, плоды, семе- на	итого	
Живые	48,3	100	89,5	75,5	31,4	100	42,8	83,8	100	87,0	72,8
Живые и сухие	-	-	10,5	1,0	5,7	-	4,8	2,7	-	2,2	1,8
Сухие свежесотмершие	20,7	-	-	9,4	42,9	-	35,7	13,5	-	10,8	13,6
Разлагающиеся	19,5	-	-	8,9	20,0	-	16,7	-	-	-	8,2
Потерявшие структуру	11,5	-	-	5,2	-	-	-	-	-	-	3,6

равших структуру тканей многолетних и однолетних трав и разлагающихся стеблей и корней однолетников среди мезоартропод не обнаружены.

Древесина деревьев и кустарников, стебли и корни трав. В среднем в стволах, ветвях и стеблях растений песчаной пустыни обитает примерно такое же число видов, как и в корнях. Однако это распределение у членистоногих разных трофических групп неодинаково.

Фитофагами сравнительно равномерно освоены как надземные, так и подземные органы. У деревьев и кустарников среди них выделяются разрушители коры (долгоносики родов *Eugeniodescus*, *Liocleonus*, клещи сем. *Eriophyidae* и др.), древесины тонких ветвей (галлицы *Stephaniola*), ветвей, стволов и корней (златки родов *Lamproctis*, *Carpodis*, *Sphenoptera*, усачи *Turkmenigena*, древоточцы *Holcosenus*), а у трав — потребители молодых стеблей (долгоносики родов *Scutotrichus*, *Platygasteronchus*), сформированных стеблей и корней (златки родов *Sphenoptera*, *Clema*, долгоносики *Lixus*, *Varidiinae*, усачи *Phytoecia* и др.). Комплекс членистоногих, связанных с тонкой корой пустынных растений, малочислен и выражен спорадично. Обитатели молодых стеблей эфемеров, коры и тонких ветвей деревьев и кустарников, нарушая нормальную деятельность меристематических тканей, вызывают образование галлов. В ветвях, стволах и корнях деревьев и кустарников на биомассу потребителей живых тканей приходится 45–88 %, в стеблях и корнях трав сем. бурачниковых, злаковых — около 100 %, сложноцветных и крестоцветных — 40–75 % массы ксило- и фитобионтов. У древесных растений их обилие в корнях, как правило, выше, чем в стволах и ветвях.

Разрушители сухих тканей обнаружены преимущественно в надземных органах, реже в верхних отделах корней древесных растений (капюшонники, златки родов *Asmaeoderella*, *Chrysobothris*, рогахвосты) и трав (златки родов *Anthaxia*, *Asmaeoderella*, точильщики *Lasioderma*, горбатки *Mordellistena*). Освоению ими корней препятствует сравнительно быстрое загнивание последних в процессе более медленного усыхания по сравнению со стеблями, стволами и ветвями. Специализированные обитатели сухих корней в пустыне редки и представлены в основном в подземных органах многолетних травянистых монокарпиков, в течение нескольких лет накапливающих пи-

тельные вещества и полностью отмирающих после вступления в фазу плодоношения (*Flocaederea scapularis* на *Dorema*, *Asmaeodetella* sp. на *Cousinia*). Сухую кору разрушают личинки долгоносиков, златок рода *Asmaeodetella* младшего возраста и др. У деревьев и кустарников сем. бобовых биомасса разрушителей сухих тканей составляет до 27 %, у трав сем. зонтичных – до 90 %, сложноцветных и крестоцветных – 20–40 % общей массы обитателей рассматриваемых органов. Крайне мало их в стволах и ветвях кустарников сем. маревых.

Потребители разлагающихся тканей, предъявляющие высокие требования к их влажности, в пустыне приурочены главным образом к корням и прикорневому частям подземных органов. Среди них преобладают обитатели влажных полу- и сильно разложившихся тканей (хрущи рода *Pentodon*, усачи *Prionus*, узкокрылки *Homomorpha*, долгоносики *Valichanovia*, термиты *Amitermes* и др.). С начальными стадиями разложения древесины корней, пораженной чаще светлыми гнилями, связаны личинки древесоедов рода *Asiosphenis*. Сухие стволы и ветви деревьев и кустарников, разрушаемые микроскопическими грибами, в пустыне практически не освоены этой группой членистоногих, что является одной из причин их крайне медленного разложения по сравнению с подземными органами, имеющими широкий круг грызущих ксилофагов. Во влажных отмерших корнях многолетних трав доминируют личинки журчалок, львинок. На биомассу потребителей разлагающихся тканей у деревьев и кустарников приходится 10–48 %, у заразики – до 90 %, трав сем. зонтичных – около 10 % общей массы обитателей ветвей, стволов, стеблей и корней.

Комплекс членистоногих, связанных с крайними стадиями разложения, потерявших структуру растительных тканей, сравнительно полно выражен лишь в корнях таких крупных кустарников, как саксаулы (мокрицы *Protracheoniscus*, пыльцееды *Mucetocharina*, стафилиниды, ногохвостки, клещи), где их биомасса составляет 0,5–2,5% общей.

Зеленые побеги. Поражение членистоногими зеленых побегов деревьев и кустарников, как правило, вызывает их деформацию. В Каракумах выражены пять основных групп галлообразователей, нарушающих нормальную деятельность вторичной меристемы побегов, что приводит в зависимости от наружного или внутреннего расположения возбудителя к формированию соответственно двустворчатых полуст-

крытых галлов (листоблошки *Pachypsyllodes*) и галлов-вздутый (галлицы *Stephaniola*); вторичной, боковой и вставочной первичной меристемы, способствуя бесформенны разрастаниям члеников (клетки сем. *Eriophyidae*); первичной верхушечной меристемы конусов нарастания побегов (листоблошки *Caillardia*) и их почек (галлицы *Asiodiplosis*, *Haloxylorhaga*), вызывая голное видоизменение пораженных органов и образование сложных чешуйчатых галлов. По количеству видов в пустыне преобладают наиболее изолированные от внешних условий галлообразователи второй группы, откладывающие яйца внутрь побегов (45%). При продвижении от барханых песков к закрепленным увеличивается доля специализированных галлообразователей четвертой и пятой групп.

Сложные галлы отличаются богатыми комплексами инквилинов-фитофагов, формирующимися главным образом за счет более мелких, исходно самостоятельно живущих видов, занимающих с хозяевами близкие экологические ниши.

Генеративные органы. В генеративных органах растений песчаной пустыни выявлены обитатели пяти трофических групп: насекомые, поражающие зачаточные цветки (отдельные галлицы рода *Haloxylorhaga*), потребители завязи (галлицы родов *Contarinia*, *Gerytraulus*, *Dasyneura*, блестянки) зеленых плодов на начальных стадиях образования (галлицы *Stephaniola*, некоторые долгоносики), зеленых и созревающих плодов (долгоносики родов *Larinus*, *Trichoponax*, зерновки *Acanthoscelides*, *Carvedon* и др.), зеленых и зрелых плодов (зерновки *Rhaebus*, отдельные виды долгоносиков). Насекомые, заражающие сухие плоды и семена, не обнаружены. В генеративных органах деревьев, кустарников и трав по 4-5 видов и обильно преобладают потребители завязи, зеленых и созревающих плодов, на долю которых приходится соответственно 29-32% и 29-57% фауны анто- и карпобионтов. Личинки насекомых, развивающихся в почках, завязи и едва начавших формироваться плодах, способствуют нарушению нормальной деятельности первичной меристемы, что приводит к образованию галлов. В первом случае цветок полностью видоизменяется в сложный чешуйчатый галл, в остальных вариантах происходит разрастание завязи или вздутие плода без коренных перестроек в их строении.

Пищевая специализация обитателей растительных
тканей и ее роль в распространении
и эволюции членистоногих

В целом, членистоногим, развивающимся в живых и сухих тканях растений Каракумов, свойственна узкая пищевая специализация по отношению к корловым растениям. Среди них около 4/5 составляют монофаги и узкие олигофаги (табл.42).

Как известно, характер пищевой специализации членистоногих-фитофагов и погребителей свежесотмерших тканей тесно связан с биохимическими особенностями и размерами кормовых растений (Кожанчиков, 1951; Емельянов, 1967; Мамаев, 1977). Это отчетливо прослеживается на примере пустынных фито- и ксилофагов. Круг кормовых растений у них, как правило, расширяется от биохимически хорошо обособленных и крупных по размерам деревьев и кустарников к наименее специфичным и сравнительно мелким по размерам однолетним травам. Максимальное число монофагов и узких олигофагов отмечено среди обитателей фотосинтезирующих органов древесных растений, в особенности у галлообразователей, связанных с жидкой пищей и наиболее чутко реагирующих на биохимический состав клеточного сока. В стволах, ветвях, стеблях и корнях растений всех жизненных форм круг кормовых растений у разрушителей надземных органов и живых тканей уже, чем у обитателей соответственно корней и сухих тканей. У анто- и карпобионтов пищевая специализация заметно расширяется от цветков и завязи к созревающим и зрелым плодам.

Приуроченные к корням обитатели разлагающихся и особенно потерявших структуру тканей реагируют прежде всего на экологические условия произрастания и жизненные формы растений, типы гнилей, влажность и твердость кормового субстрата. Среди них за этнос предпочтение тем или иным растениям отдают потребители практически еще живых и сочных тканей, начавших разлагаться в результате поранений или быстрого отмирания (двукрылые *Timia*, *Eumecurus* и др.).

Особенности пищевой специализации членистоногих имеют существенное значение в их распространении. В живых и сухих тканях деревьев, кустарников и крупных трав личинки насекомых лучше защищены от прямого влияния окружающей среды и наряду с климатом, важным фактором, определяющим размеры ареалов этих фито- и ксило-

Состав фауны членистоногих в живых и сухих тканях растений Каракумов в зависимости от их пищевой специализации, %
(данные анализа пищевых связей 108 видов)

Виды	Древья и кустарники				Мног - летние травы	Одно - летние травы	Всего
	ветви, стволы, корни	зеленые побеги	цветки, плоды, семена	итого			
Монофаги	34,1	41,7	12,5	35,0	16,7	-	26,8
Узкие олигофаги	63,4	58,3	81,2	63,2	25,0	33,3	53,0
Олигофаги	-	-	6,3	0,9	38,3	51,9	17,2
Полифаги	2,5	-	-	0,9	-	14,8	3,0

фагов, выступает их пищевая специализация. Они, как правило, распространены на значительной части ареалов кормовых растений, причем шире специализированные виды встречаются на большей территории. С внешней средой у них связана лишь расселительная имагинальная стадия, испытывающая на себе прямое влияние климатических факторов, по этой причине сроки активности имаго в одних случаях благоприятствуют увеличению ареалов, а в других являются для него серьезным препятствием. В пустынях Турана виды насекомых, летающие весной и в начале лета, как правило, распространены шире, чем формы, приспособившиеся откладывать яйца в сухие и жаркие летние месяцы, что не позволяет им проникать в места с более прохладным климатом, несмотря на наличие пригодных для заселения растений. Так как круг кормовых растений расширяется от ксилобионтов древесных растений к фитобионтам однолетних трав, то в пустыне с самыми большими ареалами мы сталкиваемся у разрушителей живых тканей сравнительно крупных летних однолетников, имаго которых летают и откладывают яйца весной и в начале лета, а сухой и жаркий период у них переживают питающиеся сочным кормом личинки (многие долгоносики родов *Lixus*, *Baris*, *Chromoderus*).

В живых и сухих тканях небольших по размерам трав в особенности мелких эфемеров и эфемероидов, личинки насекомых испытывают значительно более сильное воздействие внешних условий, и

расширение пищевой специализации при наличии тригодных для заселения кормовых растений у них происходит, как правило, без существенного увеличения области распространения, ограниченной преимущественно климатическими факторами. Особенно резко это проявляется на примере фитобионтов, тесно связанных с особенностями почвенного покрова, у которых: прямое влияние окружающей среды часто испытывает не только имаго, но и развивающиеся в почве куколки. В этом отношении они приближаются к неспециализированным обитателям разлагающихся тканей, имеющих чаще небольшие ареалы, обусловленные тесными связями этих сапрофагов с совокупностью условий обитания.

На основании изложенного можно сделать вывод, что видообразование у членистоногих, развивающихся в тканях растений песчаной пустыни, быстрее протекает при заселении прежде всего завязей, фотосинтезирующих зеленых побегов, молодых стеблей древесных растений, длительно вегетирующих многолетних трав, с одной стороны, и при освоении стеблей и корней мелких эфемеров и эфемероидов, а также разлагающихся растительных тканей, — с другой. При этом наиболее мощным эволюционным фактором выступают приспособления насекомых к переживанию сухого и жаркого периода.

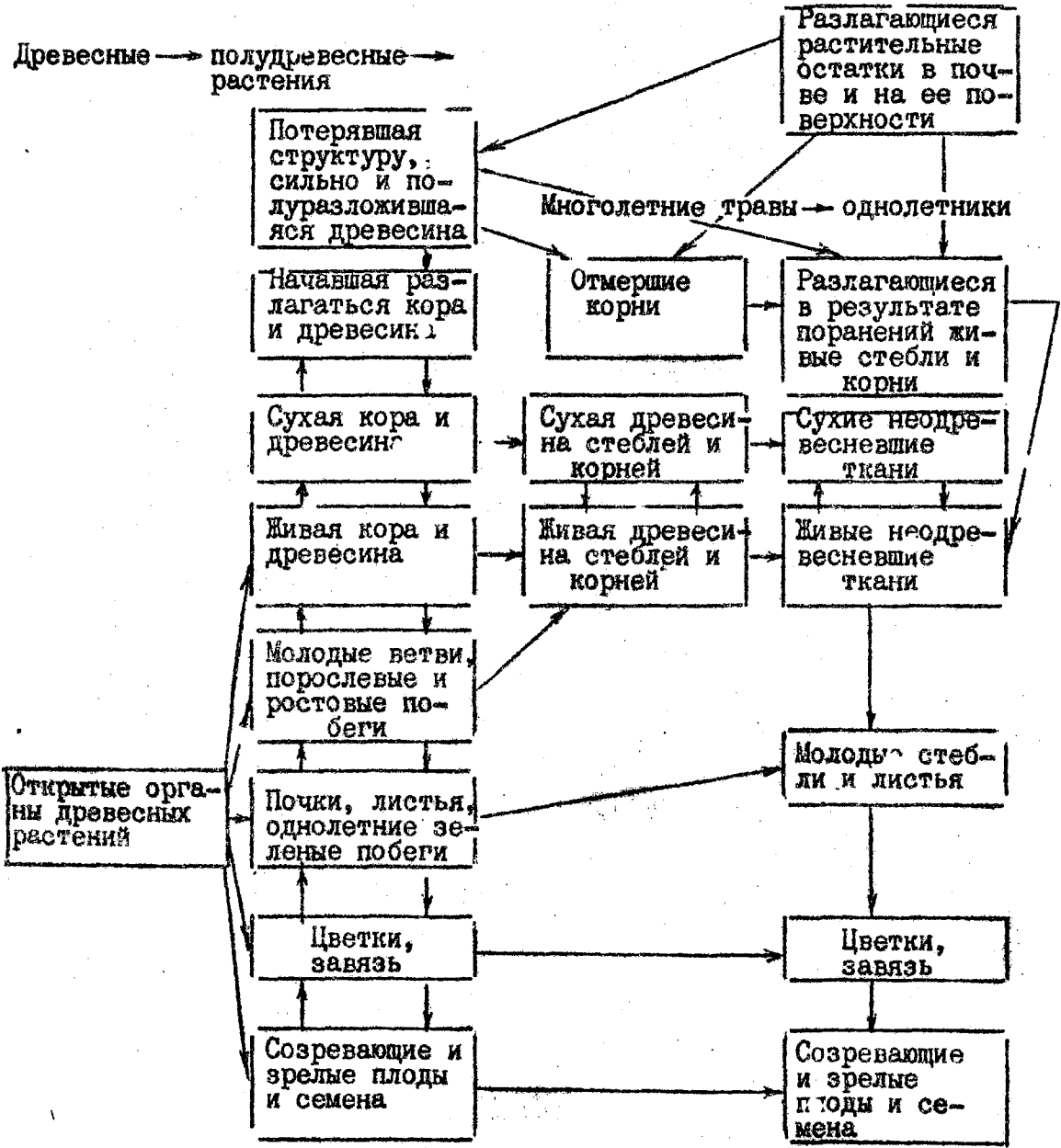
В обособлении эндемичной фауны Южного Турана максимальную роль сыграли кустарники субэндемичного сахаро-гобийского подсем. *Salsoloideae* панэремейского сем. маревых, относящиеся к галофитным элементам флоры Средней Азии, вышедшим в плакорные условия из литоральной в конце олигоцена — начале миоцена (Коровин, 1961; Лавренко, 1962), некоторые туранские длительно вегетирующие многолетние травы сем. злаковых (*Stipagrostis*), бурачниковых (*Helictotritium*), а также мелкие эфемеры и эфемероиды, широко распространившиеся в пустынях Южного Турана в четвертичное время. Сравнительно крупные туранские и южнотуранские эфемероиды и травы со средними сроками вегетации сем. зонтичных и сложноцветных, относящиеся к элементам карбонатной негорноксерофитной флоры (Коровин, 1961), заселены гетерогенной по происхождению фауной. Большинство связанных с ними эндемичных видов обособились, по-видимому, в предгорьях и низкогорьях Южного Турана на других растениях сем. зонтичных и сложноцветных и затем расселились в прилежащие пустыни. Наименьшее участие в видообразовании эндемичной фауны фитобионтов Южного Турана приняли галофитные, длительно вегетирующие однолетники, относящиеся к древним элементам солончаково-литоральной флоры (*Suaeda*, *Kochia*, *Atriplex*).

Исторические особенности освоения членистоногими тканей растений

Становление основных трофических групп обитателей растительных тканей песчаной пустыни тесно связано с их эволюцией, протекавшей параллельно эволюции голосеменных и особенно покрытосеменных растений по мере освоения членистоногими сначала деревьев и кустарников, затем позже появившихся полудревесных форм, многолетних трав и, наконец, однолетников (табл.43).

В целом, заселение членистоногими тканей древесных растений шло разными путями. В пустыне наиболее широкое распространение получили ксило- и фитобионты, эволюция которых проходила преимущественно по линии: влажная сильно- и полурасквашившаяся - начавшая разлагаться - сухая свежестершая - живая древесина корней, стволов и ветвей - древесина молодых ветвей, ростовые и порослевые побеги - однолетние побеги, листья, почки, завязь цветков, по происхождению представляющих собой укороченные побеги с ограниченным ростом (Тахтаджян, 1970), - созревающие и зрелые плоды и семена. Среди них преобладают насекомые с полным превращением: личинки жуков, двукрылых, гусеницы чешуекрылых. Комплексы членистоногих, развивающихся в тканях полукустарников, полукустарничков и трав, формировались главным образом за счет обитателей тканей древесных растений. При переходе с деревьев и кустарников на полудревесные виды и травы животными заселялись прежде всего сходные по твердости и состоянию ткани растений, близких в систематическом отношении и по жизненной форме. При этом в пределах эколого-морфологических возможностей той или иной группы перешедших на травы членистоногих дальнейшее освоение растительных тканей соответствовало общему направлению: древесина - неодревесневшие ткани корней и стеблей - молодые стебли и листья - генеративные органы трав. Вначале заселялись двудольные травы, а затем позже появившиеся однодольные, обладающие в целом самой молодой и специализированной фауной. Освоение фитобионтами однолетних трав чаще протекало в направлении от длительно вегетирующих трав к эфемерам. От древесных растений к травам снижалась формообразующая роль растительных тканей. Древесина, ткани зеленых побегов, листьев и генеративных органов деревьев и кустарников имели решающее значение в происхождении многих семейств метаморфных и

Схема эволюции основных трофических связей членистоногих, развивающихся в тканях растений



отчасти эпиморфных насекомых. При этом становление наибольшего числа семейств связано, по-видимому, с разлагающейся и сухой древесиной. На многолетних травах обособилось значительное количество родов (*Clema*, *Cylindromorphus*, *Agarantia* и др.), а однолетники играли существенную роль в образовании лишь видов насекомых. В различных подсемействах ксилофильных насекомых переход к обитанию в тканях трав происходил независимо и гетерохронно при усилении этой тенденции от примитивных таксонов к наиболее продвинутым. Заселение тканей подземных органов трав сравнительно крупными ксилофагами во многих случаях способствовало их переходу к почвенному образу жизни, что хорошо прослеживается на примере жуков дровосеков, многие личинки которых, связанные с корнями трав, развиваются в почве (*Prionus brachypterus*, *Glodinus*, *Dorcadion*). Аналогично с освоением листьев, зеленых побегов, стеблей трав, личинки многих средних и довольно крупных насекомых перешли к открытому обитанию на растениях. Такой переход к открытому и полукрытому существованию в чехликах, трубках и т.д. имел место, например, у низших чешуекрылых: огневок, листоверток и др. У многих из них внутритканевый образ жизни продолжают вести гусеницы младших возрастов (*Ancylodes*, *Atychia*, *Eugnosta*).

На первых порах осваивалась сильно разложившаяся древесина, разлагающие я корни, отчасти гниющие в результате поранений стебли и корни трав, главным образом, за счет почвенных сапрофагов в широком смысле слова и зоофагов, связанных с разлагающимися в почве и на ее поверхности растительными остатками. Первоначально этот процесс протекал по линии постепенного приспособления к жизни во все более плотных тканях, а с заселением твердой сухой и живой древесины и дальнейшим переходом к обитанию в зеленых побегах, листьях, тканях трав, напротив, в направлении нарастания их мягкости. Переход к развитию в сухих и особенно живых тканях поставил членистоногих в зависимость от их биохимических особенностей, что способствовало формированию у фитофагов и разрушителей свежесмерших органов пищевой специализации в отношении заселяемых растений, бурному процессу эволюции обитателей растительных тканей на этой основе и их проникновению на новые территории вслед за кормовыми растениями.

Почвенные сапрофаги сыграли заметную роль и в формировании комплексов фитобионтов трав, что хорошо прослеживается на приме-

ре многих двукрылых. Эволюция трофических связей в этом случае протекала по линии: сапрофагия - фитосапрофагия - фитофагия (Нарчук, 1970).

Другой путь освоения членистоногими растительных тканей, получивший в пустыне меньшее распространение, связан с переходом к эндофитному образу жизни ряда исходно открыто живущих на деревьях и кустарниках клещей, метаморфных и сосущих эпиморфных насекомых. Сравнительно полно он выражен у низших сидячебрюхих перепончатокрылых (*Symphyla*), или пилильщиков. Их приспособление к развитию в тканях древесных растений шло в обратном направлении: генеративные органы - зеленые побеги, почки, листья - живая, сухая и начавшая разлагаться древесина (Мальшев, 1966; Расницын, 1969, 1980). Малое участие пилильщиков в комплексах пустынных ксило- и фитобионтов объясняется, по-видимому, значительной гигрофильностью их яиц и личинок (Аспахи, 1981). Более обычны в пустыне обитающие в тканях живой коры, зеленых побегов, листьев, а также в почках клещи сем. *Etiophyidae*, листоблошки, переход которых к внутрирастительному образу жизни осуществлялся, вероятно, в засушливых районах в условиях дефицита влаги.

Циклы онтогенеза обитателей
растительных тканей

Продолжительность циклов. Длительность питания личинок насекомых, развивающихся в тканях растений песчаной пустыни, тесно связана с твердостью, питательностью и составом заселяемых органов, систематическим положением и размерами животных и уменьшается от года и более у разрушителей твердой древесины деревьев и кустарников, чаще, до 1,5-6 месяцев, у потребителей более мягких стеблей и корней полукустарничков и трав и до 0,5-2 месяцев - у обитателей высокопитательных и легко усвояемых тканей зеленых побегов древесных растений, молодых стеблей трав, цветков, плодов и семян. В среднем сравнительно медленно развиваются личинки элаток, несколько быстрее - усачей. Высокие темпы роста свойственны мелким личинкам долгоносиков, зерновок и особенно галлиц. В живых тканях личинки заканчивают питание в более короткие сроки, чем в сухих и разлагающихся. Быстрее достигают они взрослого состояния в стеблях, ветвях и стволах, чем в корнях.

Общая продолжительность циклов онтогенеза и число поколений в году зависят от длительности питания личинок, жизненной формы кормовых растений, сроков роста и развития поражаемых органов. В целом в комплексах обитателей растительных тканей от древесины деревьев и кустарников к зеленым побегам, стеблям и корням трав и генеративным органам наблюдается постепенная смена форм с многолетними циклами моно- и полициклическими видами (табл.44).

Т а б л и ц а 44

Состав фауны членистоногих животных, обитающих в тканях растений Каракумов, в зависимости от продолжительности циклов их онтогенеза (%) (данные анализа циклов онтогенеза 229 видов)

Циклы онтогенеза	Деревья и кустарники				Много-летние травы	Одно-летние травы	Всего
	ветви, стволы, корни	зеле-ные побеги	цветки, плоды, семена	итого			
Поливольтинные	1,5	70,0	9,5	30,4	-	-	19,7
Моновольтинные	40,0	30,0	90,5	43,2	94,3	100	62,4
Двухлетние	27,0	-	-	12,2	5,7	-	8,7
Трех-, четырех-летние	31,5	-	-	14,2	-	-	9,2

Вследствие значительной продолжительности вегетации деревьев и кустарников расчлненной пустыни, галлообразователям, связанным со сформированными зелеными побегами, конусам их нарастания, зимующими и не имеющими периода покоя почками, одновременно свойственны поливольтинные циклы, чаще состоящие из трех поколений. Галлообразователи, деформирующие зимующие почки, трогающиеся в рост один раз в году, развиваются в одном поколении. Циклы онтогенеза анто- и карпобионтов, как правило, моновольтинные, что обусловлено коротким периодом цветения и плодоношения пустынных растений. Циклы развития большинства разрушителей стеблей и корней ежегодно значительно обновляющихся многолетних трав и полностью отмирающих однолетников - одногодичны. Двухлетнее развитие наблюдалось лишь у некоторых ризобионтов многолетних трав (*Ascaeothele loricivivectata*, *Plasmoderes scapularis*). Среди симбионтов де-

ревьев и кустарников специализированным разругителям луба, по которому осуществляется основной ток пластических веществ, свойственны монсвольтинные, реже потивольтинные (клетки сем. *Triophyidae*) циклы. Одно поколение в году дают обитатели тонких ветвей, некоторые сапрофаги и фитосапрофаги (пыльцееды рода *Mycetos laripa*, двукрылые рода *Tinia* и др.). Для большинства ксилофагов, трофически связанных со стволами и сформированными ветвями, характерны двухлетние циклы (златки родов *Sphenoptera*, *Asmaeodebella*), а с корнями — 3-4-летние (бабочки рода *Holcocerx*, шелкоуны, хрущи рода *Pentodon*, усачи, златки родов *Larpetis*, *Cynodis*). В среднем в фауне членистоногих животных, развивающихся в тканях пустынных растений, моноциклические виды составляют 62%, а формы с многолетним циклом и полициклические — по 18-20% (табл. 44).

Типы циклов онтогенеза и их эволюция. Как известно, у насекомых и других членистоногих в условиях климата с хорошо выраженными сезонами периоды активного развития чередуются с состоянием биологического покоя или диапаузы, приуроченной к неблагоприятному периоду года (Ушатинская, 1959; Данилевский, 1961; Тыщенко, 1977).

Эволюция диапаузирующих стадий. У членистоногих, развивающихся в тканях растений Каракумов, диапауза протекает на стадиях имаго, незакончивших питание и взрослых личинок, реже яиц, отмечавшаяся соответственно у 22, 34, 37 и 7% видов (табл. 47). Из них наиболее древние — диапаузы имаго и личинок, а сравнительно молодая — диапауза яиц. Приостановка развития на стадии куколки не обнаружена.

Эмбриональная диапауза отмечена у таких исходно открытоживущих эпиморфных насекомых, перешедших к обитанию в галлах на зеленых побегах деревьев и кустарников, как листоблошки (*Cail-lardia*) и у ряда видов галлиц (*Asiodiplosis*, *Haloxylorhaga*), откладывающих яйца открыто или полуоткрыто в покоящиеся почки. В целом становление циклов с эмбриональной диапаузой сопряжено с переходом к открытому образу жизни, способствовавшему формированию у них приспособлений к защите яиц от высыхания. В пустыне диапауза яиц широко распространена у живущих на растениях *Hemimetabola* (полужесткокрылые, цикадки). У большинства развивающихся в тканях растений метаморфных насекомых яйца неклеядоничны,

то есть нуждается в поступлении влаги извне, а если и обеспечены влагой, то быстро теряют ее в сухой атмосфере вследствие слабых защитных оболочек (Гиляров, 1949, 1970). Кроме того, метаморфные насекомые, как правило, откладывают яйца в благоприятные для их развития сроки, чаще помещая непосредственно в ткани кормовых растений, где отродившиеся личинки сразу приступают к питанию. Очевидно, в данном случае нет необходимости в эмбриональном покое и отсутствуют внешние факторы, способствующие формированию приспособлений к защите яиц. Это объясняется тем, что имаго многих обитателей тканей, в особенности жуков, отрождаются с недоразвитыми половыми железами, и у них невозможно созревание яиц без дополнительного приема пищи. Вследствие названного обстоятельства отродившиеся в начале неблагоприятного периода жуки не могут приступить к питанию и откладке яиц и впадают в диапаузу, размножаясь лишь после его окончания. Важной предпосылкой к становлению циклов с диапаузой яиц явилось сведение функций имаго ряда обитателей тканей к расселению и размножению, что свойственно галлицам, чешуекрылым, откладывающим яйца сразу после отрождения без дополнительного питания, часто при неблагоприятных внешних условиях. Именно в этих двух отрядах мы чаще сталкиваемся с эмбриональной диапаузой, однако и у них она получила реализацию лишь в случае перехода к практически открытому способу откладки яиц в сроки неблагоприятные для отрождения и питания личинок. В пустыне яйца ксило- и фитобионтов развиваются довольно быстро: менее недели у долгоносиков рода *Arion*, галлиц рода *Sterhanielae*, 8-16 дней у усачей и элаток. Минимальная плодовитость характерна для долгоносиков, максимальная — для личеблосшей, галлиц и чешуекрылых. Среднее количество откладываемых яиц наблюдалось у дровосеков (табл. 45).

Куколки большинства развивающихся в тканях растений метаморфных насекомых, как и живущих в других средах — открытые с тонкими покровами. Они не способны противостоять длительному воздействию неблагоприятных факторов и, как правило, не диапаузируют (Кожанчикс, 1946). Предпосылкой к становлению у *Holometabola* циклов с куколочной диапаузой явилось формирование покрытых куколок и куколок с пупарием, получивших распространение у чешуекрылых и двукрылых. У обитающих в тканях растений, а, возможно, и в почве представителей этих отрядов первоначальному образованию

Плодовитость насекомых, обитающих в тканях растений
песчаных пустынь

Вид	Количество во откла- дываемых яиц	Место наблюдения	Источник
<i>Psyllinea</i> Aphalaridae			
<i>Caillardia azurea</i>	150-205	Репетек	Наблюдения автора
<i>C. robusta</i>	200-245	Там же	Тот же
<i>Coleoptera</i> Cerambycidae			
<i>Prionus angustatus</i>	50	Прибалхашье	Парфентьев, 1958
<i>Turkmenigena varentzovi</i>	40	Там же	Тот же
<i>Phytoecia varentzovi</i>	15-20	Репетек	Наблюдения автора
<i>P. repetekensis</i>	25-30	Там же	Тот же
<i>P. transcaspica</i>	50	" "	" "
<i>Curculionidae</i> <i>Liocleonus clathratus</i>	8-12	Прибалхашье	Митяев, 1958
<i>Nanophyes pallidus</i>	10-15	Там же	Тот же
<i>Lepidoptera</i> <i>Holcocerus campicola</i>	400	Прибалхашье	Парфентьев, 1958
<i>Diptera</i> Cecidomyiidae			
<i>Stephaniola gigas</i>	400-650	Репетек	Наблюдения автора
<i>S. similata</i>	320-750	Там же	Тот же
<i>Isosandalum dentipes</i>	170-238	Прибалхашье	Митяев, 1961
<i>I. iliense</i>	307-384	Там же	Тот же
<i>I. noxium</i>	270-400	" "	" "
<i>I. barbatulum</i>	192-300	" "	" "
<i>Haloxylorhaga salsoli- cola</i>	150-250	Репетек	Наблюдения автора
<i>Asiodiplosis stackel- bergi</i>	180-240	Там же	Тот же

покрытых куколок способствовало возложение на них функций подго-
товки условий для успешного выхода на дневную поверхность слабых
и часто не питающихся имаго, не способных к самостоятельному пре-

одолению сопротивления почвы или растительных тканей, где окукливаются их личинки. В песчаной пустыне перед отрождением имаго весьма подвижные покрытые куколки древоточцев поднимаются к поверхности почвы, а куколки галлиц рода *Stephaniola* высверливают специальным аппаратом летные отверстия в стенках галлов на зеленых побегах и одревесневших ветвях, высываясь из них почти на $3/4$. Покровы этих куколок также довольно тонкие со слабыми защитными свойствами. Способные диапаузировать малоподвижные и неподвижные куколки с жесткими и толстыми покровами у типичных фито- и ксилобионтов не известны. Более вероятно у них диапауза куколок с пупарием. В Каракумах длительная диапауза предкуколок в пупариях наблюдалась у мух-пестрокрылок (*Terphritidae*) в соцветиях сложноцветных. Куколки пустынных обитателей растительных тканей отличаются короткими сроками развития, составляющими I-2 недели у галлиц, мелких долгоносиков и от I-3 недель до I-I,5 месяцев - у златок и усачей.

Иными словами, в условиях умеренного климата у живущих в растительных тканях, а, возможно, и в других средах метаморфных насекомых первичными следует признать циклы онтогенеза с диапаузой личинок и имаго, относительно более продвинуты циклы с эмбриональной диапаузой и, вероятно, самые молодые и специализированные - с приостановкой в развитии на куколочной стадии, связанные в двух последних случаях с освоением насекомыми открытых местобитаний.

Эволюция сезонных ритмов развития членистоногих в пустынях Турана

Становление циклов онтогенеза с диапаузой у членистоногих, развивающихся в тканях растений Средней Азии, имеет, вероятно, давнюю историю. По меньшей мере в позднем мелу и начале палеогена у фитобионтов опадающих в неблагоприятное время года однолетних частей ряда древесных растений и стеблей появившихся к тому времени трав имели место приостановки в развитии. Однако формирование у обитателей растительных тканей циклов онтогенеза, близких к современным, здесь берет начало, по-видимому, с конца олигоцена - начала миоцена, когда на территории пустынь Турана уже

существовали типичные полусубтропические пустыни с прохладной зимой, сменившиеся во второй половине неогена теплоумеренными (Синдзи, 1965; Емельянов, 1972).

Для сезонного развития членистоногих, трофически связанных с тканями растений Каракумов, характерно наличие зимней и летней диапаузы. Формы с непрерывным циклом не обнаружены. Выявлен 21 тип циклов онтогенеза с зимней, летней и зимней, а также летне-зимней диапаузой, связанных прежде всего с жизненными формами и особенностями вегетации растений и отмечавшихся соответственно у 72; 7 и 21 % видов (табл. 46, 47). Зимний покой отмечен у форм с многолетним развитием, моно- и полициклических видов, а летний и зимний наблюдался исключительно у моноциклических животных.

Т а б л и ц а 46

Типы жизненных циклов насекомых, развивающихся в тканях растений песчаных пустынь

Номер! типа	Схема типа	Примеры
1	2	3
Онтогенез 3-4-летний		
1	$L_2 + L_2 + L_3$	<i>Holcoscerus campicola</i> , <i>Turkmenigena varentzovi</i>
2	$L_2 + L_3 + И$	<i>Cardiophorus variipennis</i>
3	$L_2 + L_2 + L_3 + И$	<i>Pentodon minutus</i>
Онтогенез двухлетний		
4	$L_2 + L_3$	<i>Sphenoptera punctatissima</i>
5	$\frac{L_2 + И}{/L_2 + L_3}$	<i>Plocaederes scapularis</i> (часть)
6	$\frac{L_3 + И}{/L_3 + L_3}$	<i>Plocaederes scapularis</i> (часть)
Онтогенез моновольтинный		
7	Я	<i>Asiodiplosis stackelbergi</i>

I	2	3
8	$\frac{Я}{Я}$	<i>Haloxylaphaga salsolicola</i>
9	L_2	<i>Asmaeoderella candens</i>
10	$\frac{L_2}{L_2}$	<i>Cylindromorphus pubescens</i> , <i>Asmaeoderella dubia</i>
11	L_3	<i>Clema deserti</i> , <i>Sphenoptera beckeri</i> , <i>Haloxylaphaga sp.</i>
12	$\frac{L_3}{L_1}$	<i>Haloxylaphaga inornata</i>
13	$\frac{L_3}{L_3}$	<i>Phytoecia varentzovi</i> , <i>Contarinia psammophila</i>
14	$\frac{И}{L_3}$	<i>Ulobaris loricata</i> (часть), <i>Plocaederes scapularis</i> (часть)
15	И	<i>Lixus subulatus</i> , <i>Chromoderus declivis</i>
16	$\frac{И}{И}$	<i>Lixus strangulatus</i> , <i>L. desertorum</i>
Онтогенез поливольтинный		
17	3. Я	<i>Caillardia robusta</i>
18	3. Я, L_2	<i>Caillardia azurea</i>
19	3. L_2	<i>Pachypsyllodes errator</i>
20	3. L_3	<i>Stephaniola gigas</i>
21	3. И	<i>Apion mesasiaticus</i>

Примечание. Обозначения жизненных циклов выполнены по М.И.Фальковичу (1978). В числителе - диапаузирующая стадия во влажное и прохладное время года, в знаменателе - в сухое и жаркое; L_1 - личинки младшего возраста, L_2 - личинки и нимфы средних возрастов, L_3 - личинки старших возрастов, И - имаго, Я - яйцо; знак / слева от дроби - летне-зимняя диапауза; цифра перед схемой - число поколений в году.

Зимняя диапауза. Циклы онтогенеза с зимней диапаузой свойственны членистоногим с устойчивой кормовой базой в течение всего года или, по меньшей мере, его теплого периода, а именно: ксилобионтам деревьев и кустарников, обитателям стеблей и корней длительно вегетирующих многолетних трав, летних и летне-осенних однолетников, поливольтинным, реже продолжительно питающимся моноциклическим артроподам, связанным с непрерывающимися рост и развитие в течение почти всего периода вегетации зелеными побегами древесных растений, конусами нарастания, зимующими и не имеющими периода покоя почками одновременно, поли-, реже моновольтинным анто- и карпобионтам, обитающим на цветущих и плодоносящих в летнее время кустарничках. Зимняя приостановка в развитии чаще протекает на стадиях незакончившей питание и взрослой личинки, реже имаго и яйца (табл. 47). По срокам лета имаго и откладки яиц в этой группе обитателей растительных тканей преобладают летние виды. На долю весенних форм приходится около 20, а раннеосенних - 2-3 %.

На территории пустынь Турана зимняя диапауза получила широкое распространение скорее всего в конце олигоцена - неогене у обитателей тканей деревьев и кустарников и преобладавших в травяном покрове в это время, вследствие высокой обводненности почвогрунтов, длительно вегетирующих многолетних трав и однолетников. Очевидно, что плезиоморфные черты в сезонном развитии обитателей растительных тканей разумно искать в циклах онтогенеза ксилобионтов с неограниченными запасами корма в течение всего года, прерыв в развитии которых обусловлен преимущественно климатическими факторами.

Наиболее близки к исходным непрерывным многолетним циклам онтогенеза разрушителей ветвей, стволов и корней деревьев и кустарников с зимней диапаузой незакончивших питание личинок среднего и старшего возраста на протяжении всего цикла (златки родов *Sphenoptera*, *Asmaeoderella*, усачи родов *Prioclus*, *Turkmenigena* и др.).

Несколько более специализированы многолетние циклы ксилобионтов с зимней диапаузой средневозрастных личинок и имаго на последнем году жизни. Они свойственны отрождающимся с недоразвитыми половыми железами сравнительно теплолюбивым жукам, личинки которых развиваются в корнях деревьев и кустарников, часто на

значительной глубине (златки родов *Lamprotis*, *Carpodis*, хрущи *Pentodon*, шелкоуны *Melanotus*, некоторые *Cardiophorus*). Их становление связано с усилением сезонных колебаний температуры, обусловивших запаздывание сроков наступления ее одинаковых значений в почве по сравнению с приземными слоями атмосферы, что привело к аналогичному смещению периода отрождения нуждающихся в дополнительном питании на зеленых частях растений жуков, когда в надземной сфере уже отсутствовали благоприятные термические и кормовые условия для их развития. Имагинальная диапауза в данном случае носит на себе уже черты специализации, так как она вызвана неблагоприятными как температурными, так и кормовыми условиями. Иными словами, для указанных циклов по сравнению с предыдущими характерно удлинение сроков развития на одну зимовку в стадии имаго, смещение периода лета жуков и откладки яиц на весну и начало лета следующего года. Этот тип жизненного цикла получил распространение не только у ризобионтов, но и у многих педобионтов в пустыне (*Chioneosoma*) и других природных зонах.

Дальнейшее ухудшение экологических условий зимнего периода на территории Турана, приведшее, по-видимому, с середины плиоцена к широкому распространению у обитателей верхних отделов корней (древоточцы), а также сравнительно тонких ветвей циклов с зимней диапаузой устойчивых по отношению к воздействию внешних факторов выкормившихся личинок. На этой же стадии в это время протекает холодовая диапауза у большинства ежегодно частично или полностью отмирающих и возобновляющихся стеблей и корней длительно вегетирующих многолетних трав и однолетников, опадающих на зиму зеленых побегов. У некоторых развивающихся в надземных органах видов она сменяется более специализированной диапаузой имаго в куколочных камерах и вне кормовых растений. По-видимому, в предледниковое время у ряда насекомых, откладывающих яйца открыто или полуоткрыто в почки деревьев и кустарников и отрождающихся с частично или полностью развитыми личинками зимняя диапауза нимф младших и средних возрастов (листоблошки) или взрослых личинок уступает место эмбриональной диапаузе. О реальности этого предположения свидетельствует факт зимовки у одних и тех же видов листоблошек в теплоумеренных пустынях — нимф, а в холодноумеренных — яиц (*Caillardiella agurea*).

Л е т н е - з и м н я я , л е т н я я и з и м н я я
д и а п а у з ы . Летняя и зимняя, а также лет э-зимняя диапаузы

Состав фауны членистоногих в тканях растений
диапаузы в неблагоприятное время года (%)

Диапаузирующие стадии	Деревья и	
	ветви, стволы, корни	зеленые побеги
Зимняя диапауза.		
Незакончившие питание личинки или нимфы	56,9	19,7
Незакончившие питание личинки и имаго на последнем году цикла	13,8	-
Незакончившие питание и взрослые личинки на последнем году цикла	1,7	-
Взрослые личинки	27,6	44,8
Имаго	-	12,1
Яйца	-	12,1
И т о г о	100	88,0
Летняя и зимняя диапаузы:		
Незакончившие питание личинки	-	-
Незакончившие питание (лето) и взрослые (зима) личинки	-	-
Взрослые личинки (лето) и имаго (зима)	-	-
И т о г о	-	-
Летне-зимняя диапауза:		
Взрослые личинки	-	-
Имаго	-	-
Яйца	-	12,0
И т о г о	-	12,0

наблюдались у насекомых, разрывающихся в стеблях, корнях и генеративных органах многолетников со средними сроками вегетации и эфемероидов, раннелетников и эфемеров, в зимующих почках кустарников, трогающихся в рост один раз в году, у анто- и карпобионтов древесных растений, заканчивающих цветение и плодоношение до наступления жары (апрель-май). Основу комплексов обитателей ра-

Каракумов в зависимости от основных типов их
(данные анализа циклов онтогенеза 189 видов)

кустарники		Многолетние травы	Однолетние травы	Всего
цветки, плоды, семена	итого			
9,1	35,4	11,2	17,1	28,6
-	6,3	-	-	4,2
-	0,8	-	-	0,5
-	33,1	14,8	22,9	28,6
-	5,5	7,4	8,6	6,4
-	5,5	-	-	3,7
9,1	86,6	33,4	48,6	72,0
-	-	25,9	8,6	5,3
9,1	0,8	-	-	0,5
-	-	7,4	2,8	1,6
9,1	0,8	33,3	11,4	7,4
63,6	5,5	7,4	14,3	7,4
18,2	1,6	25,9	25,7	9,5
-	5,5	-	-	3,7
81,8	12,6	33,3	40,0	20,6

тительных тканей с эстивацией и зимней диапаузой одновременно составляют монохлещеские виды с весенними сроками лёта имаго и откладки яиц.

Летняя и зимняя диапаузы протекают со сменой диапаузирующих стадий или их возрастных состояний. Для потребителей сухих, реже сухих и живых тканей характерна летняя и зимняя диапаузы средне-

возрастных личинок, возобновляющих питание осенью. Незакончившие питание личинки в пустыне, за редким исключением, неспособны переносить длительную и непрерывную летне-зимнюю диапаузу. У ряда разрушителей сухих, а иногда и живых органов встречается эстивация окукливающихся осенью взрослых личинок, переходящая в зимнюю диапаузу имаго (*Athaxia*, *Plocaederes*). Значительный интерес представляет сравнительно редкий цикл онтогенеза некоторых обитателей генеративных органов саксаула (галлицы рода *Haloxylorhaga*). К весеннему цветению саксаула у них приурочено питание уходящих в эстивацию личинок младшего возраста, заканчивающих развитие во время осеннего плодоношения кормового растения и зимующих в состоянии диапаузы.

Непрерывная летне-зимняя диапауза чаще проходит на стадии имаго и взрослых личинок, реже яиц. Эмбриональная диапауза отмечена только у галлиц, откладывающих яйца открыто или полуоткрыто в покоящиеся почки. Диапауза взрослых личинок весьма характерна для антофильных галлиц (*Contaricia*). У насекомых, развивающихся в генеративных органах, живых стеблях и корнях эфемеров и эфемероидов, чаще диапаузируют имаго вне кормовых растений, реже взрослые личинки в крупных галлах.

Для насекомых с летне-зимней диапаузой характерно ослабление связей с кормовыми растениями, выражающееся в имагинальной диапаузе многих жесткокрылых во вторичных укрытиях, уходе на окукливание в почву личинок антофильных галлиц, долгоносиков и зерновок, обитающих в молодых стеблях, завязи и плодах эфемеров и эфемероидов. У весенних однолетников в почве окукливаются 36, а у эфемероидов — около 22 % видов с летне-зимней диапаузой.

Иными словами, у насекомых, развивающихся в тканях растений песчаных пустынь Турана, становление циклов онтогенеза с летней и зимней, а также с летне-зимней диапаузой связано со смещением периода вегетации кормовых растений на влажное и прохладное время года, сроков цветения и плодоношения многих деревьев и кустарников на весну и начало лета и т.д., или эфемеризацией растительного покрова, что свидетельствует об их вторичном характере.

Наличие циклов с летне-зимней диапаузой у фитобионтов многолетних трав со средними сроками вегетации и раннелетних однолетников позволяет высказать предположение об их первоначальном обитании в предледниковое время и в начале четвертичного периода,

когда эти травы уже принимали заметное участие в травяном ярусе пустынных фитоценозов (Коровин, 1961; Лавренко, 1962). Однако широкое распространение они получили у обитателей эфемеров и эфемероидов в четвертичном периоде, особенно во второй его половине, в связи с регрессией гидрографической сети и усыханием пустынь Турана, дальнейшим нарастанием континентальности климата и ухудшением экологических условий летнего периода. Отсюда вытекает, что в песчаных пустынях Турана вторичные циклы онтогенеза членистоногих с летне-зимней диапаузой формировались на основе циклов с зимней диапаузой, в процессе аридизации теплоумеренного климата и эфемеризации растительного покрова под влиянием гидротермического и кормового факторов. При этом происходило уменьшение сроков развития и удлинение диапаузы обитателей растительных тканей, смещение периода активности имаго и откладки яиц на весну, сокращение числа поколений в году до одного.

Количественная характеристика комплексов обитателей растительных тканей

Для целей типизации и картографирования комплексов ксило- и фитобионтов большое значение имеет выявление в них доминирующих групп. Наиболее приемлемый в этом отношении показатель - масса животных, хорошо коррелирующий со степенью их воздействия на растения.

В стволах, ветвях и корнях деревьев и кустарников песчаной пустыни по биомассе состав доминантов складывается в основном из личинок златок родов *Asmaeoderella*, *Sphenoptera*, *Lidoretis*, *Carpodis*, *Chrysobothris*, усачей *Prionus*, *Turkmenigena*, древоедов *Asiocnemis*, хрущей *Pentodon*, гусениц *Polcosinus*, термитов *Amitermes rhizophagus*; в стеблях и корнях многолетних трав - из личинок златок родов *Clema*, *Cylindromorphus*, *Asmaeoderella*, усачей *Phytoecia*, *Plocaederes*, долгоносиков *Lixus*, горбатов *Mordellistena*, журчалок *Eumecurus*; однолетников - личинок усачей *Phytoecia*, златок *Sphenoptera*, *Asmaeoderella*, долгоносиков *Lixus*, *Paris*, *Ceutorhynchus* и др. Личинки *Sphenoptera* у трав свойственны лишь летне-осенним и некоторым летним однолетникам. В стеблях отдельных видов однолетников и многолетних трав значительно

то обилия достигают также гусеницы рода *Coleophora* (*Atriplex*, *Alhagi*). Для каждой группы растений выявлено 5-8 типов комплексов членистоногих на уровне семейств (табл.22, 36).

Принципиально иной состав доминантов в зеленых побегах деревьев и кустарников. В их число входят клещи сем. *Eriophyuidae*, личинки галлиц, нимфы листоблошек родов *Caillardia*, *Pachypsuloides*. Установлено 5 типов комплексов членистоногих, обитающих в побегах (табл.29).

В цветках, плодах и семенах пустынных растений преобладают личинки галлиц, гусеницы огневок и чехлоносок (маревые, песчаная акация, эremosпартон); личинки зерновок (кустарниковые астрагалы, селитрянка, ремень), гусеницы укрывных молей (кандьмы), личинки долгоносиков (хвойник, однолетние гвоздичные, крестоцветные), долгоносиков и пестрокрылок (сложноцветные), блестянки (многие бурачниковые). В целом, состав комплексов усложняется от однолетних трав к древесным растениям и от барханных песков к закрепленным.

Комплексы членистоногих в древесине деревьев и кустарников, в стеблях и корнях трав претерпевают существенные количественные и качественные изменения в процессе онтогенеза растений. У деревьев и кустарников становление комплексов ксилобионтов чаще наблюдается в средневозрастном генеративном состоянии. В древесине иматурных, виргинильных, а часто и молодых генеративных растений абсолютно доминируют фитофаги (личинки златок, гусеницы древоточцев). С возрастом среди ксилобионтов увеличивается участие потребителей отмерших и разлагающихся тканей. У разных видов многолетних трав максимальная сформированность комплексов фитобионтов наблюдалась в молодом вегетативном, молодом, средневозрастном и старом генеративном состояниях, а также у отмирающих и сухих особей. Отдельным возрастным состояниям свойственно даже полное отсутствие фитобионтов. Так, практически не заселены членистоногими вегетирующие растения ферул и дорем, а для их отмирающих генеративных особей характерны богатые комплексы обитателей тканей. У ила а, напротив, насекомые не обнаружены в генеративных побегах, а обычны в вегетативных и т.д. В тканях молодых растений однолетников преобладают личинки долгоносиков, а отмирающих - личинки златок. Численность и биомасса ксилобионтов значительно возрастают от иматурных и виргинильных растений к старым,

достигая 10-180, редко 650 экз/куст и I-II г/куст в живом состоянии.

В комплексах фитобионтов зеленых побегов деревьев и кустарников, включающих моно- и поливольтинные виды, существенные изменения в составе и численности происходят и по сезонам. Обнаружены три типа сезонной динамики обилия комплексов. У кустарников с преобладанием поливольтинных форм отмечен один максимум обилия фитобионтов, приходящийся на весну (апрель-май) или лето (вторая половина июня). Первый тип наиболее присущ кандымам, где весенний максимум формируется за счет высокой численности листоблошек рода *Pachypsylloides* зимовавшего поколения и резкого снижения их обилия к лету и осени. Второй тип наблюдался во влажные годы у белого саксаула, когда численность листоблошек рода *Caillardia* была выше во втором поколении по сравнению с первым. Для третьего типа, свойственного черному саксаулу, характерны два максимума: значительный весенний и менее выраженный осенний. Они обусловлены развитием на черном саксауле, наряду с поливольтинными формами, весенних и осенних - моновольтинных. В комплексах фитобионтов саксаулов по сезонам происходит также смена доминантов.

Суммарные значения численности и биомассы членистоногих животных, обитающих в тканях растений песчаных пустынь, достигают небольших величин, что обусловлено сравнительно низкими по сравнению с другими природными зонами запасами фитомассы и слабой освоенностью ксило- и фитобионтами многих пустынных растений в целом или их отдельных органов. Биомасса членистоногих меняется от 0,4-0,8 кг/га в кандымниках и белосаксаульниках на барханно-бугристых и бугристых песках до 2-7 кг/га (живой вес) в черносаксаульниках по понижениям - самых высокопродуктивных фитоценозах песчаной пустыни, что в 3,4-8,5 раза ниже массы педобионтов в этих же местообитаниях (Каплин, 1978а). 59-73 % биомассы приходится на ксилобионтов, 8-27 % - на обитателей зеленых побегов деревьев и кустарников и 14-19 % - на членистоногих, развивающихся в стеблях и корнях трав (табл.48). По мере увеличения степени закреплённости субстрата в комплексах членистоногих возрастает участие форм, трофически связанных с тканями однолетников, и снижается доля обитателей стеблей и корней многолетних трав. Вследствие высокой динамичности рельефа, членистоногими совершенно не освоены ткани однолетников барханных песков.

Численность и живая биомасса членистоногих, деревьев и кустарников, в стеблях и корнях

Органы растений	уркачисель. ловые кандымники на барханно-бугристых песках		
	численность, чис.экз/ га	биомасса	
		г/га	%
Ветви, стволы и корни деревьев и кустарников	40,1	298,2	64,0
Зеленые побеги деревьев и кустарников	741,2	97,4	20,9
Стебли и корни многолетних трав	3,1	70,2	15,1
Стебли и корни однолетних трав	0	0	0
И т о г о	784,4	465,8	100

Отношение биомассы членистоногих в живом состоянии к сухой массе заселяемых ими тканей составляет в древесине 0,003-0,013 %, в зеленых побегах деревьев и кустарников - 0,015-0,192 %, в стеблях и корнях трав - 0,007-2,1 %, что несколько выше подобных соотношений у педобионтов песчаной пустыни (Каплин, 1978а). В среднем влияние членистоногих на древесину, стебли и корни трав уменьшается от кандымников на барханно-бугристых песках к черносаксаульникам по понижениям. Галлообразователи отщуждают в барханных песках 1-1,2 %, а в понижениях с черносаксаульниками, в барханно-бугристых и в бугристых песках - 6-9 % массы зеленых побегов в виде галлов.

Важная особенность песчаной пустыни - сосредоточенность значительного числа ксило- и фитобионтов в подземных органах. Отношение биомассы ксилобионтов в стволах и ветвях деревьев и кустарников к их массе в корнях составляет 1:0,9 - 1:7,7. Эта разница в целом для надземных и подземных органов деревьев и кустарников (с учетом зеленых побегов) заметно сглаживается, чаще меняясь от

обитающих в древесине и зеленых побегах
трав в основных урочищах Восточных Каракумов

Урочища					
илаковые белосаксаульники на мелкобугристых песках			илаково-разнотравно-однолетнесо- лянковые черносаксаульники по понижениям		
числен- ность, тыс.экз/ га	биомасса		числен- ность, тыс.экз/ га	биомасса	
	г/га	%		г/га	%
2,7	286,4	73,0	9,6	1564,8	58,8
2713,1	30,8	7,8	105627,2	724,2	27,2
26,1	27,3	7,0	0	0	0
2,0	48,0	12,2	11,0	371,0	14,0
2743,9	392,5	100	105647,8	2660,0	100

1:0,8 до 1:2,7. У двудольных травянистых многолетников биомасса фитобионтов в корнях и подземных частях стеблей в 1,2-1,5 раза выше, чем в надземных органах. У однодольных наблюдается обратное соотношение биомасс или полное отсутствие членистоногих в корнях (злаки, осоки). У однолетников по мере смещения периода вегетации с влажного и прохладного времени года на сухое и жаркое максимум биомассы фитобионтов передвигается с надземных органов в корни. У летне-осенних однолетников биомасса членистоногих в корнях составляет до 90 % общей. В среднем для фитоценоза подземная биомасса обитателей тканей растений в кандымниках в 1,1, в белосаксаульниках - в 2,9 и в черносаксаульниках - в 1,4 раза выше надземной.

Изучение членистоногих животных, обитающих в тканях растений песчаных пустынь, кроме научного, имеет большое практическое значение, так как среди них много вредителей пастбищной и пескоу-репительной растительности. В этом отношении комплексный био-геоценотический подход к исследованию экологии беспозвоночных создает надежную научную основу для разработки мер по ограничению их численности и борьбе с ними.

ВЫВОДЫ

Освоение членистоногими растительных тканей тесно связано с эволюцией жизненных форм высших растений и проходило разными путями. В песчаных пустынях наиболее широкое распространение получили ксило- и фитобионты, эволюция которых шла по линии приспособлений ряда почвенных сапрофагов и хищников к жизни в плотных средах: разлагающейся — сухой свежееотмершей и живой древесине, а затем в направлении постепенного заселения более мягких тканей молодых ветвей, фотосинтезирующих и генеративных органов деревьев и кустарников. Комплексы фитобионтов позже появившихся многолетних и однолетних трав формировались, главным образом, за счет обитателей тканей древесных и полудревесных растений, посредством их перехода к жизни в сходных по твердости и состоянию тканях трав в соответствии с общим направлением: древесина — неодревесневшие корни и стебли — молодые стебли и листья — генеративные органы трав. В различных подсемействах ксилофильных насекомых переход к обитанию в тканях трав происходил независимо и гетерохронно при усилении этой тенденции от примитивных таксонов к более продвинутым. В ряде случаев в формировании комплексов фитобионтов трав заметное участие приняли почвенные сапрофаги, перешедшие сначала к фитосапрофагии, затем фитофагии.

Другой путь освоения членистоногими растительных тканей, получивший в пустыне меньшее распространение, связан с приспособлением к эндофитному образу жизни ряда исходно открытоживущих на деревьях и кустарниках клещей, метаморфных и сосущих эпиморфных насекомых. Наиболее полно он выражен у малочисленных в пустыне пилильщиков (*Symphyla*), заселение которыми тканей древесных растений шло в обратном направлении от генеративных органов к точкам, зеленым побегам, листьям и затем к живой и отмершей древесине с последующим освоением тканей трав. Более обычны в пустыне обитающие в тканях живой коры, зеленых побегов, листьев, почек и т.д. клещи сем. *Eriophyidae*, листоблошки, переход которых к внутрирастительному образу жизни первоначально осуществлялся, по-видимому, в условиях дефицита влаги.

Заселение сухих и особенно живых растительных тканей поставило членистоногих в зависимость от их биохимических особенностей, что способствовало формированию у фитофагов и разрушителей —

лей свежееотмерших органов пищевой специализации в отношении заселяемых растений, бурному процессу эволюции животных на этой основе и их проникновению на новые территории вслед за кормовыми растениями.

В целом, членистоногим, развивающимся в живых и сухих тканях растений песчаных пустынь Турана, свойственна узкая пищевая специализация. При этом заметное расширение круга кормовых растений у животных происходит от деревьев и кустарников к травам и от фотосинтезирующих органов к живой древесине и сухим тканям. У ксило- и фитобионтов деревьев и кустарников, полудревесных форм и крупных трав, защищенных от прямого влияния окружающей среды, расширение пищевой специализации, как правило, приводит к увеличению ареалов. Области распространения слабо изолированных от воздействия внешних условий обитателей тканей мелких эфемеров и эфемероидов, как и разрушителей разлагающихся органов растений, ограничены преимущественно климатическими факторами и расширение круга их кормовых растений чаще не способствует заселению новых территорий.

Формообразующая роль растительных тканей снижается от деревьев и кустарников к травам. Ткани древесных растений имели решающее значение в происхождении многих семейств метаморфных и отчасти эпиморфных насекомых. При этом становление наибольшего числа семейств насекомых связано с разлагающейся и сухой древесиной. На многолетних травах обособилось значительное количество родов, а однолетники играли существенную роль в образовании лишь видов насекомых.

Растения песчаных пустынь Турана способствовали формированию 69-77 % видов и 7-20 % родов, обитающих в их тканях членистоногих, более половины из которых сформировались на территории Джунго Турана. В становлении юнготуранских эндемиков максимальную роль сыграли кустарники субэндемичного сахаро-гобийского подсем. *Salzoloidea*, относящиеся к галофитным элементам флоры Средней Азии, вышедшим в плакорные условия из литоралей в конце олигоцен - начале миоцена (Коровин, 1961). Некоторые туранские длительно вегетирующие травы, а также мелкие эфемеры и эфемероиды, широко распространившиеся в песчаных пустынях Турана в четвертичное время.

Освоение членистоногими различных по состоянию, твердос-

ти, степени разложения растительных тканей привело к обособлению в их комплексах различных трофических групп. В древесине деревьев и кустарников песчаной пустыни, не считая хищников, выявлены 5, в стеблях и корнях многолетних трав - 3, а однолетних - 2 трофические группы артропод, разрушающих живые, сухие, разлагающиеся и потерявшие структуру ткани. Фитофагами в пустыне сравнительно равномерно заселены как надземные, так и подземные органы растений. Потребители сухих тканей обнаружены преимущественно в стволах, ветвях, стеблях и верхних отделах корней растений, а оситатели разлагающихся тканей, предъявляющие высокие требования к их влажности, в пустыне приурочены главным образом к корням многолетних трав, деревьев и кустарников. Процесс утилизации сухих стволов и ветвей древесных растений, разрушаемых микроскопическими грибами, вследствие практического отсутствия насекомых, протекает значительно медленнее, чем корней с широким кругом грызущих ксилофагов.

С зелеными побегами деревьев и кустарников в пустыне связаны пять основных групп галлообразователей, нарушающих нормальную деятельность их вторичной и первичной меристемы, вызывая образование соответственно простых и сложных галлов, представляющих в последнем случае полное видоизменение пораженных органов.

Сложные галлы отличаются богатыми комплексами инквилинов-фитофагов, формирующихся за счет более мелких исходно самостоятельно живущих видов, занимающих с хозяевами близкие экологические ниши. Галлы, как среда жизни, по-видимому, не имеют значения в видообразовании членистоногих, вместе с инквилинами они представляют собой микроконсорции, способствующие более устойчивому существованию консорций в целом.

В генеративных органах пустынных растений получили распространение пять трофических групп насекомых. Среди них преобладают потребители завязи, зеленых и созревающих плодов и семян и полностью отсутствуют виды, поражающие сухие плоды.

Длительность развития членистоногих, обитающих в растительных тканях, зависит от жизненной формы и продолжительности вегетации кормовых растений, твердости, питательности и состояния заселяемых органов, систематического положения и размеров животных.

В процессе освоения насекомыми тканей древесных растений

многолетние циклы потребителей ветвей, стволов и корней постепенно сменялись одногодичными у разрушителей коры, тонких ветвей, ростовых побегов и поливольтинными у обитателей однолетних зеленых побегов, листьев, генеративных органов. С переходом членистоногих к жизни в более мягких тканях, ежегодно частично или полностью отмирающих и возобновляющихся полудревесных растений, многолетних трав и однолетников, ведущее положение в их комплексах заняли моноциклические виды, получившие особенно широкое распространение в песчаных пустынях Турана вследствие эфемеризации растительного покрова.

У членистоногих, трофически связанных с тканями растений песчаной пустыни, периоды активного развития чередуются с диапаузой. Формы с непрерывным онтогенезом не обнаружены. В пустынях Турана и других зонах умеренного пояса у живущих в растительных тканях, а возможно и в других средах метаморфных насекомых первичны циклы онтогенеза с диапаузой личинок и имаго, относительно более продвинуты циклы с эмбриональной диапаузой и самые молодые и специализированные — с приостановкой в развитии на куколочной стадии, связанные в последних двух случаях с освоением насекомыми открытых местообитаний.

Для сезонного развития членистоногих, обитающих в тканях растений Жюго Турана, характерно наличие эстивации и зимней диапаузы. Из них наиболее древняя — зимняя диапауза. Вторая эстивация встречается в сочетании с зимним покоем. Выявлен 21 тип сезонных ритмов развития животных.

Циклы онтогенеза с зимней диапаузой формируются под влиянием температурного, а также температурного и кормового факторов. Они свойственны членистоногим с устойчивой кормовой базой в течение всего года или его теплого периода: обитателям древесины и зеленых побегов деревьев и кустарников, стеблей и корней длительно вегетирующих трав и отмечены у 72% видов. Зимний покой протекает на стадиях незакончившейся питания и взрослой личинки, реже имаго и яйца. Наиболее примитивны и близки исходным непрерывным многолетним циклам ксилобионтов с зимовкой незакончивших питания личинок средних и старших возрастов, первоначально получившие распространение, по-видимому, в условиях полусубтропических и субтропических пустынь Ирано-Туранской подобласти в олигоцене — начале миоцена. Как экологическое отражение законов распространения

тепла в глубь почвы примерно в это же время или чуть позже у теплолюбивых корнеобитающих жуков формируются многолетние циклы с диапаузой незакончивших питание личинок и имаго на последнем году жизни. Параллельно у обитателей живых тканей периодически отмирающих органов растений преобладающее развитие получают сравнительно специализированные однолетние циклы с зимней диапаузой взрослых личинок. Вероятно, дальнейшее похолодание и постепенная смена в плиоцене полусубтропических пустынь теплоумеренными привели к широкому распространению у ксилофагов зимней диапаузы на стадии взрослой личинки, а также способствовали появлению у обитателей тканей трав и однолетних побегов деревьев и кустарников диапаузы имаго. Примерно с предленинского времени у ряда насекомых, отрождающихся с практически развитыми половыми железами и откладывающих яйца открыто или полуоткрыто в покоящиеся почки древесных растений, зимняя диапауза нимф младших и средних возрастов (листоблшки) или взрослых личинок (галлицы) уступает место эмбриональной диапаузе.

Вторичные циклы онтогенеза с летне-зимней, а также летней и зимней диапаузой, свойственные обитателям раннелетних и коротко вегетирующих трав, зимующих почек, трогающихся в рост один раз в году весной и т.д. в песчаных пустынях Южного Турана формировались скорее всего с конца плиоцена на основе циклов с зимней диапаузой в процессе аридизации теплоумеренного климата и эфемеризации растительного покрова под влиянием гидротермического и кормового факторов, получив особенно широкое распространение во второй половине четвертичного периода у фитобионтов эфемеров и эфемероидов. При этом у обитателей растительных тканей происходило уменьшение периода активного развития и удлинение продолжительности диапаузы, ослабление связей животных с кормовыми растениями, смещение сроков активности имаго и откладки яиц на весну, сокращение числа поколений в году до одного. Летняя и зимняя диапауза чаще протекает на стадии средневозрастных личинок, возобновляющих питание осенью, а летне-зимняя — на стадиях яйца, взрослой личинки и особенно имаго во вторичных укрытиях. Циклы онтогенеза фитобионтов с летне-зимней диапаузой имаго во вторичных укрытиях в песчаных пустынях Турана являются самыми специализированными.

Самые многочисленные разрушители древесины в пустыне —

личинки златок, усачей, древоедов, хрущей, гусеницы древоточцев, термиты; зеленых побегов дерезьев и кустарников - клещи сем. Eriophoridae, личинки галлиц и нимфы листоблошек; стеблей и корней трав - личинки златок, усачей, долгоносиков, горбатов и журчалок; генеративных органов - личинки галлиц, пестрокрылок, зерновок, долгоносиков, гусеницы бабочек, блестянки. Для каждой группы растительных тканей по составу доминирующих групп членистоногих выявлены 5-8 типов их комплексов. Становление комплексов членистоногих в процессе онтогенеза растений наблюдается у деревьев и кустарников, как правило, в средневозрастном генеративном состоянии, а у трав от вегетативного состояния до полного отмирания, что связано с биологическими особенностями растений и заселяющих их животных.

Впервые для наземных экосистем получены данные по общей численности и биомассе животных, развивающихся в тканях растений. Суммарные значения биомассы обитателей растительных тканей в экстремальных условиях песчаных пустынь достигают незначительных величин, меняясь от 0,4 до 2,7 кг/га в живом состоянии и составляя 0,003-2,1 % от запасов сухой биомассы растений. Около 60-70 % биомассы членистоногих падает на долю ксилобионтов. Подземная биомасса животных в I, I-2,9 раза выше надземной. В среднем влияние членистоногих на ткани растений уменьшается от барханных и барханно-бугристых песков к закрепленным по мере возрастания биомассы растений. Галлообразователи ежегодно отчуждают 1-9 % массы зеленых побегов в виде галлов.

На основании анализа обилия членистоногих, развивающихся в растительных тканях, и особенностей их взаимодействия с кормовыми растениями составлен объективный список вредителей пастбищной и пескоукрепительной растительности, включающий до 50 видов. Предложены рекомендации по ограничению численности вредных форм и борьбе с ними.

ЛИТЕРАТУРА

А к х е в а М. Фенологическое развитие некоторых корнеотпрысковых травянистых многолетников в Каракумах. - В сб.: Опыт изучения и освоения Восточных Каракумов. Ашхабад: Илим, 1972, с.65-71.

А л е к с е е в А. В. К фауне жуков-златок (Coleoptera, Curculionidae) Монгольской Народной Республики. - В кн.: Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1975, т.3, с.132-164.

А л е к с е е в А. В. Новые виды златок (Coleoptera, Curculionidae) из Средней Азии. - Энтомол.обозр., 1978, т.57, вып.4, с.846-854.

А р н о л ь д и К. В., А р н о л ь д и Л. В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме. - Зоол.журн., 1963, т.42, вып.2 с.161-183.

А р н о л ь д и Л. В. Новый род долгоносиков-галлообразователей из Туркмении. - Труды Зоол.ин-та АН СССР, 1955, т.21, с.301-305.

А р н о л ь д и Л. В., З а с л а в с к и й В. А., Т е р - М и н а с я н М. Е. Сем. Curculionidae. - Долгоносики. - В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР, т.2. М.-Л.: Наука, 1965, с.485-621.

Б а з а р о в Б. Б., Н у р м а м а т о в А. М. Мучнистые червецы рода Phenacoccus (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae) фауны Таджикистана. - В сб.: Энтомология Таджикистана. Душанбе, Дониш, 1975, с.54-61.

Б а й т е н о в М. С. Жуки-долгоносики (Coleoptera:Atelabidae, Curculionidae) Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1974. - 286 с.

Б е г о в П. Жесткокрылые Восточных Каракумов и их биоценологические связи. - Автореф.канд.дис. Ашхабад, 1975. - 23 с.

Б е к н а з а р о в а О. Б. О галлицах-вредителях генеративных органов пустынных растений Туркмении. - Пробл.осв.пустынь, 1979, № 1, с.82-84.

Б е к н а з а р о в а О., А н т о н о в а Е. Б. Галлицы, повреждающие генеративные органы саксаула в Туркмении (Diptera, Cecidomyiidae). - Изв.АН СССР. Сер.биол.наук, 1973, № 6, с.86-88.

Бекназарова О. Б., Антонова Е. Б. Некоторые сведения о влиянии галлиц на снижение урожайности семян *Aellenia subarhylla* С.А.Меу. - Тезисы докт. Всесоюз. науч. конф. по компл. изуч. и осв. пустынных территорий СССР. Секц.4, Ашхабад: Ылым, 1976, с.47-48.

Бекназарова О. Б., Антонова Е. Б. Галлицы (*Diptera, Cecidomyiidae*), повреждающие плоды чогона (*Aellenia subarhylla* С.А. Меу). - Изв.АН СССР. Сер биол.наук, 1977, № 6, с.41-46.

Бекназарова О., Мамаева Х. П. Новые виды галлиц - вредителей цветков некоторых кустарников в Туркмении. - Изв.АН СССР. Сер.биол.наук, 1981, № 1, с.82-84.

Борущкий Е. В. Мокрицы - *Isopoda*. - В кн.: Животный мир СССР, зона пустынь. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948, т.2, с.308-311.

Бэкер Э., Уартоп Г. Введение в акарологию. М.: Иностран.лит., 1955. - 475 с.

Ванин С. И. Галлы на саксауле из Средней Азии. - Изв. высших курсов прикл.зоол.и фитопатол., 1940, вып.10, с.109-114.

Веденская И. Э., Сваричевская З. А. Горы и впадины Юго-Восточного Казахстана. Геоморфологическое районирование. - В кн.: Равнины и горы Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1975, с.248-250.

Вознесенская Е. В., Стешенко А. П. Морфологические и анатомические особенности побегов саксаула. - Ботан.журн., 1974, т.59, № 1, с.102-110.

Волкович М. Г. Златки трибы *Asmaeoderini* (*Coleoptera, Vuprestidae*) из Монголии. - В кн.: Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1976а, вып.4, с.198-201.

Волкович М. Г. Новые виды златок рода *Asmaeoderella* *Sobos* (*Coleoptera, Vuprestidae*) из Средней Азии. - Энтомолог. обзор., 1976б, т.55, вып.3, с.637-641.

Волкович М. Г. К синонимике палеарктических златок трибы *Asmaeoderini* (*Coleoptera, Vuprestidae*). - Энтомолог. обзор., 1977, т.56, вып.4, с.805-814.

Волкович М. Г. Ревизия златок группы *Asmaeoderella* *koenigi* Germbl. (*Coleoptera, Vuprestidae*) из Средней Азии и описание новых видов. - Труды Зоол.ин-та АН СССР, 1973, т.71, с.34-71.

В о л к о в и ч М. Г. Златки трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae) фауны СССР. - Автореф.канд.дис., Л., 1979а. - 19 с.

В о л к о в и ч М. Г. К морфологии личинок златок рода *Asmaeoderella* Cobos (Coleoptera, Buprestidae). - В кн.: Морфология и систематика насекомых. - Труды Зоол.ин-та АН СССР, 1979б, т.83, с.21-38.

В о л к о в и ч М. Г. Обзор палеарктических групп златок трибы *Asmaeoderini* (Coleoptera, Buprestidae). - Энтомол.обозр., 1979в, т.58, вып.2, с.333-354.

Г и л я р о в М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. - 279 с.

Г и л я р о в М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970. - 276 с.

Г и л я р о в М. С. Биология и хлеб насущный. - Литературная газета, 1981, № 10, с.13.

Г у н и н П. Д., Д е д к о в В. П. Экологические режимы пустынных биогеоценозов. М.: Наука, 1978. - 228 с.

Г у р б а н н е п е с о в М. Жесткокрылые - вредители деревьев и кустарников по трассе Каракумского канала и их хозяйственное значение. - Автореф.канд.дис. Ашхабад, 1971. - 27 с.

Г у р ь е в а Е. Л. Щелкуны (Elateridae). - В кн.: Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Л.: Изд-во АН СССР, 1969, с.396-398.

Г у р ь е в а Л. Е. Жуки-щелкуны (Elateridae). Фауна СССР. Жесткокрылые. Л.: Наука, т.12, вып.4, 1979. - 453 с.

Д а в л е т ш и н а А. Г. К фауне пустынно-пастбищного растения каррака (*Cousinia resinosa*). - В кн.: Вредители сельскохозяйственных культур Узбекистана и их энтомофаги. Ташкент: Фан, 1970, с.145-149.

Д а в л е т ш и н а А. Г. К биологии некоторых насекомых пустыни Юго-Западного Кызылкума. - Узб.биол.журн., 1973, № 5, с.60-64.

Д а в л е т ш и н а А. Г., А в а н е с о в а Г. А., М а н с у р о в А. К. Энтомофауна Юго-Западного Кызылкума. Ташкент: Фан, 1979. - 128 с.

Д а в л е т ш и н а А. Г., Р а д з и в и л о в с к а я М.А.

Энтомофауна доминантов основных сообществ Юго-Западного Кызылкума. - В кн.: Рациональное использование пустынных пастбищ. Ташкент: Фан, 1965, с.246-254.

Д а н и л е в с к и й А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. - 243 с.

Д а н и л е в с к и й М. Л. Сравнительная анатомия пищеварительной системы личинок жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae). - В кн.: Эволюционная морфология личинок насекомых. М.: Наука, 1976, с.123-135.

Д а н и л е в с к и й М. Л. Морфо-адаптивные пути эволюции личинок жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae) и филогенетические связи основных групп семейств. - В кн.: Насекомые - разрушители древесины и их энтомофаги. М.: Наука, 1979, с.24-43.

Д а н ц и г Е. М. Мучнистые червецы *Phenacoccus halimiphylli* Danzig sp.n. и *Ph. arthrophyti* Arc. (Homoptera, Coccoidea, Pseudococcidae), ведущие скрытый образ жизни в пустынях Средней Азии. - Энтومол.обозр., 1968, т.47, вып.4, с.844-847.

Д а н ц и г Е. М., С у г о н я е в Е. С. Использование некоторыми членистоногими галлов насекомых и других повреждений растений, как экологических ниш в условиях пустыни. - Энтومол.обозр., 1969, т.48, вып.1, с.116-124.

Д а р и ч е в а М. А., С в и р и д о в А. В. О фауне и экологии древоотщез (Lepidoptera, Cossidae) в Туркмении. - Изв. АН УССР. Сер.биол.наук, 1972, № 3, с.62-68.

Д о г е л ь В. А. Количественный анализ фауны лугов Петергофа. - Русск.зоол.журн., 1924, вып.1-2, с.117-154.

Д о л и н В. Г. определитель личинок жуков-шелкунов фауны СССР. Киев: Урожай, 1978. - 124 с.

Е л ю б а е в К. О. Долгоносики рода *Arion* - инквилины галлов листоблошек на джузгуне. - Вестн.с.-х.науки МСХ КазССР, 1972, № 9, с.112-113.

Е л ю б а е в К. О. Насекомые-вредители джузгунов. - Труды заповедн.Казахстана, т.3, Алма-Ата: Кайнар, 1973, с.7-15.

Е м е л ь я н о в А. Ф. Некоторые особенности распределения насекомых-олигофагов по кормовым растениям. - Докл.на 19 ежегод.отсч.пам.Н.А.Хлодковского. Л.: Наука, 1967, с.28-65.

Е м е л ь я н о в А. Ф. Обзор взглядов на историю формирования биоты центральноазиатских пустынь. - В кн.: Насекомые Монголии, вып.1. Л.: Наука, 1972, с.1-49.

Емельянов А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов. - Энтомол.обозр., 1974, т.53, вып.3, с.497-522.

Жужиков Д. П. Термиты СССР. М.: Изд-во МГУ, 1979. - 224 с.

Заславский В. А. Ревизия долгоносиков рода *Varis Germ.* фауны Советского Союза и сопредельных стран. - Труды ВЭО, 1956, т.45, с.343-374.

Иванова Ж. М. Псиллиды (Homoptera, Psylloidea) юга и юго-востока Казахстана. - В кн.: Фауна и биология насекомых Казахстана. Труды Зоол.ин-та АН КазССР, 1971, т.32, с.33-43.

Каленов Г. С., Мамаев Б. М., Ягдыев А. Стволовые насекомые основных растений песчаного массива Джилликум. - Пробл.осв.пустынь, 1980, № I, с.64-69.

Камбулин В. О долгоносиках-стеблеедах Казахстана. - Вестник с.-х.науки МСХ КазССР, 1967, № 5, с.99-101.

Каплин В. Г. Особенности обитания и роль листоеда *Nyctiphanthus hirtus nocturnus Sem.* (Coleoptera, Chrysomelidae) в биогеоценозах песчаной пустыни Восточных Каракумов. - Энтомол.обозр., 1975, т.54, вып.3, с.519-525.

Каплин В. Г. Особенности формирования фитоценозов в подвижных песках Восточных Каракумов. - Вестник МГУ. География, 1976а, № I, с.63-70.

Каплин В. Г. Структура и особенности формирования кустово-селиновых белосаксаульников Восточных Каракумов. - Ботан.журн., 1976б, т.61, № 8, с.1142-1157.

Каплин В. Г. Сравнительная эколого-морфологическая характеристика щетинохвосток сем. *Lepismatidae* (Thysanura) Восточных Каракумов. - Энтомол.обозр., 1977, т.56, № 2, с.334-351.

Каплин В. Г. Комплексы почвенных беспозвоночных животных песчаных пустынь южной подзоны (на примере Восточных Каракумов). Ашхабад: Илим, 1978а. - 100 с.

Каплин В. Г. Особенности экологии селиновой златки *Clema deserti Sem.* в Восточных Каракумах. - Изв.АН ТССР. Сер.биол.наук, 1978б, № I, с.44-49.

Каплин В. Г. Влияние насекомых на семенную продуктивность растений в Репетекском заповеднике. - Пробл.осв.пуст., 1979а, № 3, с.87-89.

Каплин В. Г. Комплексы членистоногих животных (Arthropoda: Insecta, Isopoda), обитающих в древесине саксаулов в Восточных Каракумах. - Энтомол.обозр., 1979б, т.58, вып.1, с.24-38.

Каплин В. Г. Особенности энтомокомплексов консорциев луговых злаков Восточных Каракумов. - Бюл.МОИП. Отд.биол., 1979в, т.84, вып.5, с.45-51.

Каплин В. Г. О популяции в составе и горизонтальной структуре илаковых белосаксаульников Восточных Каракумов. - Ботан. журн., 1980, т.65, № 5, с.668-677.

Каплин В. Г. Комплексы членистоногих животных, обитающих в галлах саксауловых листоблошек рода *Caillardia* Berg. в Восточных Каракумах. - Изв.АН ТССР. Сер.биол.наук, 1981а, № 2, с.20-27.

Каплин В. Г. Сравнительная экологическая характеристика комплексов членистоногих (Arthropoda), обитающих в тканях растений песчаной пустыни Каракумы. - Энтомол.обозр., 1981б, т.60, № 2, с.260-281.

Каплин В. Г. Экология илаковой златки *Cylindromorphus rubescens* Sem. в Восточных Каракумах. - Изв.АН ТССР. Сер.биол. наук, 1981в, № 1, с.32-37.

Каплин В. Г., Кандалова Г. Т. О горизонтальной структуре илаково-разнотравно-однолетнесолянковых черносаксаульников Восточных Каракумов. - Ботан.журн., 1975, т.60, № 4, с.570-578.

Каплин В. Г., Ходжамкулиев А. О влиянии насекомых на качество семян пустынных кустарников. - Тезисы докл. 12-й науч.конф.молодых ученых Ин-та пустынь АН ТССР. Ашхабад: Ылым, 1980, с.36-39.

Каспарян Д. Р. Ценогенезы в эволюции перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera). - Вопросы общ.энтомол. - Труды ВЭО, 1981, т.63, с.104-107.

Кирейчук А. Г. Новые и малоизвестные блестянки подсем. *Meligethinae* (Coleoptera, Nitidulidae) фауны Палеарктики. - Энтомол.обозр., 1977 т.56, вып.3, с.625-643.

Кирейчук А. Г. Жуки блестянки подсемейства *Meligethinae* (Coleoptera, Nitidulidae) фауны СССР. - Автореф.канд.дис. Л.: 1979. - 24 с.

Кожанчиков И. В. К физиологии и биологическому

значению куколки в цикле развития метаморфных насекомых (*Holometabola*). - Изв.АН СССР. Сер.биол., 1946, № 2-3, с.171-182.

Кожанчиков И. В. Пищевая специализация и значение ее в жизни насекомых. - Энтومол.обозр., 1951, т.31, № 3-4, с.323-335.

Кожанчиков И.В. О видовых особенностях и эволюции циклов развития чешуекрылых насекомых. - В кн.: Докл.на 9 и 10-м ежегод.чтен.пам.Н.А.Холодковского. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с.5-28.

Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Кн.1. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961. - 452 с.

Коровин Е. П., Петит Н. Н., Родин Л. Е., Рубцов Н. Н. Растительность Средней Азии. - В кн.: Средняя Азия. М.: Наука, 1968, с.224-267.

Коротяев Е. А. Материалы к познанию *Scutorhynchinae* (Coleoptera, Curculionidae) Монголии и СССР. - В кн.: Насекомые Монголии, вып.7. Л.: Наука, 1980, с.107-282.

Костин И. А. Жуки-дендрофаги Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1973. - 288 с.

Кривошеина Н. П. Личинки ктырей (*Asilidae*, *Stenotini*) - ризобионты пустынных растений. - Научн.докл.высш.школы. Биол.науки, 1974, № 4, с.16-21.

Кривошеина Н. П. Биология насекомых-ризобионтов пустынных растений. - В кн.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М.: Наука, 1975а, с.127-158.

Кривошеина Н. П. Закономерности формирования комплексов насекомых-ризобионтов пустынных растений. - В кн.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М.: Наука, 1975б, с.95-117.

Кривошеина Н. П. Комплексы насекомых-ризобионтов и их значение в пустынных биогеоценозах. - Тезисы докл.Всесоюз. науч.конф.по компл.изучению и освоению пустынных территорий СССР. Секц.4. Ашхабад: Илим, 1976, с.22-24.

Кривошеина Н. П. Новые представители двукрылых сем. *Scenopinidae* Палеарктической фауны. - Энтومол.обозр., 1980, т.59, № 1, с.197-205.

Кривошеина Н. П. Закономерности формирования энтомокомплексов травянистых ландшафтных растений песчаных пустынь

Средней Азии. - В кн.: Вопросы общей энтомологии. - Труды ВЭО, 1981, т.63, с.27-30.

Кривошеина Н. П., Мамаев Б. М., Ягдыев А. Насекомые-ксилофаги, развивающиеся на эллении малолистой. - В кн.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М.: Наука, 1975, с.207-211.

Крыжановский О. Л. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1965. - 419 с.

Крыжановский О. Л., Рейхардт А. Н. Жуки надсемейства Histeroidea. - Фауна СССР. Жесткокрылые. Л.: Наука, 1976, т.5, вып.4. - 434 с.

Куленова С. К. Материалы по фауне и биологии насекомых-вредителей анабазиса безлистного. - Вестник с.-х.науки МСХ КазССР, 1963, № 7, с.87-90.

Давренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. - Комаровские чтения. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962, вып.15. - 169 с.

Логвиновский В. Д. Жуки-точильщики (Coleoptera, Anobiidae) фауны СССР и сопредельных стран. - Автореф.канд.дис. Л.: 1977а. - 19 с.

Логвиновский В. Д. Обзор жуков-точильщиков рода *Lasiodesma* Stephens. (Coleoptera, Anobiidae) фауны СССР и Монголии. - В кн.: Насекомые Монголии. 1977 б, вып.5, с.273-289.

Логвинова М. М. Новые и малоизвестные листоблошки (Psylloidea, Homoptera) Средней Азии и Казахстана. - Труды ВЭО, 1960, т.47, с.53-93.

Логвинова М. М. Новые и малоизвестные псиллиды Казахстана. Заметки о системе и классификации Psylloidea (Homoptera). - Труды Зоол.ин-та АН СССР, 1964, т.34, с.52-112.

Логвинова М. М. Новые виды псиллид (Homoptera, Psylloidea) из Средней Азии. - Энтомол.обозр., 1970, т.49, вып.3, с.601-623.

Логвинова М. М. Псиллиды (Psylloidea, Homoptera) Монгольской Народной Республики. - В сб.: Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1972, вып.1, с.261-324.

Логвинова М. М. Псиллиды (Psylloidea, Homoptera) Монгольской Народной Республики, II. - В кн.: Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1974, вып.2, с.51-66.

Л о г и н о в а М. М. Псиллиды трибы *Pachypsylloidini* (*Psylloidea*, *Aphalaridae*). - Зоол.журн., 1976, т.55, вып.4, с.612-613.

Л о г и н о в а М. М. Обзор листоблошек рода *Caillardia* *Bergevin* (Homoptera, *Aphalaridae*) и описание новых видов. - В кн.: Новые виды насекомых Средней Азии и Казахстана. - Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1978а, т.71, с.6-22.

Л о г и н о в а М. М. Псиллиды, или листоблошки (Homoptera, *Psylloidea*) Репетека. - В кн.: Биогеоценологические исследования в Восточных Каракумах. Ашхабад: Шым, 1978б, с.113-129.

Л о г и н о в а - Д у д ы к и н а М. М., П а р ф е н т ь - е в В. Я. Саксауловые листоблошки рода *Caillardia* *Bergevin*. (Homoptera, *Psylloidea*). - Энтومол.обозр., 1956, т.35, вып.2, с.377-395.

Л у к ь я н о в и ч Ф. К., Т е р - М и н а с я н М. Е. Жуки-зерновки (*Curculionidae*). - Фауна СССР. Жесткокрылые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1957, т.24, вып.1. - 200 с.

М а л ы ш е в С. И. Становление перепончатокрылых в фазы их эволюции. М.-Л.: Наука, 1966. - 329 с.

М а м а е в Б. М. Эволюция галлообразующих насекомых-галлиц. Л.: Наука, 1968. - 237 с.

М а м а е в Б. М. Новые галлицы (*Diptera*, *Cecidomyiidae*) зоны пустынь. - Энтومол.обозр., 1972, т.51, № 4, с.886-899.

М а м а е в Б. М. Галлообразующие насекомые саксауловых лесонасаждений. - В кн.: Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. М.: Наука, 1975, с.61-82.

М а м а е в Б. М. Морфологические типы личинок жуков-древоедов (*Coleoptera*, *Eucnemidae*) и их эволюционное значение. - В сб.: Эволюционная морфология личинок насекомых. М.: Наука, 1976а, с.136-155.

М а м а е в Б. М. Энтомологические компоненты консорциума саксаула. - Тезисы докл. Всесоюз. науч. конф. по комп. изучению и освоению пустынных территорий СССР. Секц.4. Ашхабад: Шым, 1976б, с.19-20.

М а м а е в Б. М. Биология насекомых - разрушителей древесины. - В кн.: Итоги науки и техники. Энтомология. М.: Изд-во ВИНТИ, 1977, т.3. - 215 с.

М а м а е в Б. М., Д а н и л е в с к и й М. Л. Личинки жуков-дровосеков. М.: Наука, 1975. - 282 с.

Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П. Личинки галлиц. М.-Л.: Наука, 1965. - 278 с.

Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П. Морфология личинок слоников (Coleoptera, Curculionidae) и экологические пути их приспособлений к жизни в древесине. - В кн.: Эволюционная морфология личинок насекомых. М.: Наука, 1976, с.81-122.

Мамаев Б. М., Тер-Минасян М. Е. Новый вид жуков-долгоносиков рода *Eugeniodescus* L. Arn. (Coleoptera, Curculionidae) из Туркмении. - Энтомологический обзор, 1977, т.56, вып.1, с.146-147.

Мамаева Х. П. К вопросу консортивных связей насекомых и анабазиса безлистного (*Anabasis arhylla* L.). - Тезисы докл. Всесоюз. науч. конф. по комп. изуч. и осв. пустынных территорий СССР. Секц.4, Ашхабад: Улым, 1976, с.20-22.

Мариковский П. И. Тамариковая моль - *Amblyralpis tamaricella* Dan. и явление сопряженной диапаузы ее паразита. - Зоол. журн., 1952, т.31, вып.5, с.673-675.

Мариковский П. И. Новые виды галлиц (Diptera, Itonididae), вредящие саксаулам. - Энтомологический обзор, 1953а, т.33, с.331-341.

Мариковский П. И. Новые роды и виды галлиц (Diptera, Itonididae) юго-востока Казахстана. - Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1953б, № 8 с.128-139.

Мариковский П. И. Материалы по фауне и биологии галлиц (Diptera, Itonididae) зоны пустынь. - Труды Ин-та зоол. и паразитол. АН КиргССР, 1955а, вып.3, с.103-109.

Мариковский П. И. Новые виды галлиц (Diptera, Itonididae) фауны Средней Азии. - Труды Ин-та зоол. и паразитол. АН КиргССР, 1955б, вып.4, с.21-26.

Мариковский П. И. Новые галлицы рода *Asiodiplosis* Mar. (Diptera, Itonididae) из пустыни Казахстана. - Зоол. журн., 1955в, т.34, вып.2, с.336-346.

Мариковский П. И. Новые галлицы (Diptera, Itonididae) с саксаулов. II. - Энтомологический обзор, 1955г, т.34, с.298-312.

Мариковский П. И. Обзор насекомых, вредящих саксаулам. Труды Ин-та зоол. и паразитол. АН КиргССР, 1955д, вып.3, с.111-134.

Мариковский П. И. Новые виды галлиц (Diptera, Itonididae) фауны СССР. - Энтомол.обозр., 1956, т.35, вып.1, с.184-195.

Мариковский П. И. Новые виды галлиц (Diptera, Itonididae) из кереука *Salvola rigida* Pall. в Северо-Вос.очных Каракумах. - Энтомол.обозр., 1957, т.36, вып.4, с.935-943.

Мариковский П. И. Новые виды галлиц (Diptera, Itonididae) фауны юго-восточного Казахстана. - Энтомол.обозр., 1961, т.40, вып.1, с.37-50.

Мариковский П. И., Сеитова М. Н. Новые виды галлиц (Diptera, Cecidomyiidae), вредящие песчаной акации и чингилу на юго-востоке Казахстана. - Вестник с.-х.науки МСХ КазССР, 1975, № II.

Махновский И. К. Вредители защитных лесных насаждений и борьба с ними. Ташкент: Госиздат УзССР, 1955. - 195 с.

Медведев С. И. Личинки пластинчаточусых жуков. - Определ.по фауне СССР изд.Зоол.ин-та АН СССР, вып.47. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. - 343 с.

Медведев С. И. Пластинчаточусые (Scarabaeidae). - Фауна СССР. Жесткокрылые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960, т.10, вып.4. - 397 с.

Медведев С. И., Сабирова О. Р. Личинки пластинчаточусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) из Репетека Туркменской ССР. Сообщ.1. - Зоол.журн., 1973, т.52, вып.7, с.1086-1088.

Митяев И. Д. К биологии тамарискового ложнокороеда (*Xylogenes dilatatus* Rtt.). - Труды Ин-та зоол. АН КазССР, 1955, т.4, с.223-225.

Митяев И. Д. Обзор насекомых-вредителей тамариска Балхаш-Алакульской впадины. - Труды Ин-та зоол.АН КазССР, 1958, т.8, с.74-97.

Митяев И. Д. Материалы по биологии галлиц (Diptera, Itonididae) - вредителей тамарисков юго-востока Казахстана. - Энтомол.обозр., 1961, т.40, вып.1, с.51-62.

Михельсон Е. Г. Динамика растительности Восточных Каракумов (Репетек). - Труды Репет.песч.-пуст.станции, 1955, т.3, с.141-175.

Мусаев И. Ф. О географии и филогении представителей рода эфедра. - Ботан.журн., 1978, т.63, № 4, с.523-543.

Мусаев И. Ф., Сосков Ю. Д. О географии и филогении представителей рода *Calligonum*. - Ботан. журн., 1977, т.62, вып.10, с.1415-1432.

Мухаммедов Г. М. Хвойник шелконосный в густыне Каракумы. Ашхабад: Ылым, 1972. - 93 с.

Намхайдорж Б. Дополнение к списку жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae) Монголии. - В кн.: Насекомые Монголии, вып.2. Л.: Наука, 1974, с.172-175.

Намхайдорж Б. Стациональное распределение и зоогеография жуков-дровосеков (Coleoptera, Cerambycidae) Монгольской Народной Республики. - В кн.: Насекомые Монголии, вып.4. Л.: Наука, 1976, с.217-221.

Нарчук Э. П. Фитофагия у злаковых мух (Diptera, Chloridae) и пути ее эволюции. - Докл. на 23 ежег. чтен. пам. Н.А.Холодковского. Л.: Наука, 1972, с.3-49.

Нечаева Н. Т. Динамика пастбищной растительности Каракумов под влиянием метеоботанических условий. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1958.

Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М.: Наука, 1973. - 243 с.

Оглоблин Д. А., Знойко Д. В. Пыльцееды (сем. Alleculidae), подсем. Omorphiinae. - Фауна СССР. Жест. крылые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950, т.18, вып.8, ч.2. - 135 с.

Оксенич И. Г., Мягков Н. Я. Климатические сезоны в Туркмении. - Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук, 1973, № 3, с.3-11.

Парфентьев В. Я. Вредители саксаула в Южном Прибалхашье. - Труды НИИ защиты растений Казах. Акад. с.-х. наук, 1958, т.4, с.129-141.

Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Членистоногие - трахейные и хелицерогные. /Под ред. Б.Б.Родендорфа. М.: Изд-во АН СССР, 1962. - 560 с.

Плавильщиков Н. Н. Жуки-дровосеки, I. - Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1933, т.21, - 611 с.

Плавильщиков Н. Н. Жуки-дровосеки, 2. - Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940, т.2. - 785 с.

П л а в и л ь щ и к о в Н. Н. Жуки-дровосеки, 3. - Фауна СССР. Жесткокрылые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958, т.23, вып.1. - 592 с.

П р и п и с н о в а М. Г. О некоторых биологических особенностях джузгуновых листошоек (Homoptera, Psyllinea) Южного Таджикистана. - В кн.: Фауна и экология насекомых Средней Азии. Душанбе: Ирфон, 1970, с.91-96.

Р а б о т н о в Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. - Труды Ботан.ин-та АН СССР. Сер.3. Геоботан., 6. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. - 204 с.

Р а с н и ц ы н А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980. - 190 с.

Р и х т е р А. А. Златки (Curculionidae). - Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949, т.13, вып.2, - 225 с.

Р и х т е р А. А. Златки (Curculionidae), - Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952, т.13, вып.4, - 233 с.

Р о д е н д о р ф Б. Б. Эволюция крыла и филогенез длинноусых двукрылых Oligoneura (Diptera, Nematosera). - Труды Палеонтолог.ин-та АН СССР, 1946, т.7, с.29-67.

Р о т о в Р. А. Сезонное развитие растений Репетекского заповедника. - Бюл.МОИП. Отд.биол., 1964, т.69, № 5,

С а б и р о в а О. Р. Почвенная фауна под пескоукрепительными растениями Восточных Каракумов. Ашхабад: Илим, 1977. - 101 с.

С а б и р о в а О. Р., Д у б р о в и н а М. И. Жуки-пыльцееды (Coleoptera, Alleculidae) Репетекского заповедника. - Изв.АН ТССР. Сер.биол.наук, 1973, № 1, с.57-60.

С в а р и ч е в с к а я З. А. Балхаш-Алакольская впадина. - В кн.: Равнины и горы Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1975, с.247-248.

С е и т о в а М. Н. К энтомофауне песчаной акации *Ammodendron argenteum* Pall. (Ktze.) Сарытаукумов. - В кн.: Фауна, систематика и биология насекомых Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1974, с.137-142.

С е м е н о в - Т я н - ш а н с к и й А. П. Многочлениковые прыоны (бывший род *Polyarthron*) Туранской фауны, их филоге-

нетические и зоогеографические соотношения (Coleoptera, Cerambycidae). - Труды Тадж.базы АН СССР, зоол.и паразитол., 1935, т.5, с.237-249.

С и н а д с к и й Ю. В. Вредители песчаной акации. - Природа, 1959а, № 2, с.III-II2.

С и н а д с к и й Ю. В. О вредной энтомофауне древесно-кустарниковой растительности пустынь Кызылкумов. - Бюл.МОИП. Отд.биол., 1959б, т.64, № 6, с.63-72.

С и н а д с к и й Ю. В. Галлообразующие вредители гребенщика (тамарикса). - В кн.: Вопросы защиты леса. Сб.работ, вып.12. М.: Изд-во Моск.Лесотехнич.ин-та, 1960, с.131-140.

С и н а д с к и й Ю. В. Дендрофильные насекомые пустынь Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1968. - 126 с.

С и н е в С. Ю. Новый вид чешуекрылых рода *Calycobathra* Meurick., 1891 (Lepidoptera, Momphidae, Walshinae) из пустынь Средней Азии. - В сб.: Новые виды насекомых азиатской части СССР. Труды Зоол.ин-та АН СССР, 1979, т.88, с.85-88.

С и н и ц ы н В. М. Палеогеография Азии. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. - 266 с.

С и н и ц ы н В. М. Древние климаты Евразии. Палеоген и неоген. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965, ч.1. - 167 с.

С л е т ь я н Э. И. Особенности галлообразовательного и тератогенного процессов на ассимиляционных побегах *Naloxylum* (Minkw.) Iljin и *N.persicum* Vge. - Ботан.журн., 1958, т.43, № II, с.1595-1607.

С л е п ь я н Э. И. Приобретение способности вызывать образование галлов и терат как этап эволюции пищевой специализации на примере галлиц Itonididae s.l. (Diptera, Nematocera). - Зоол.журн., 1961а, т.40, с.1495-1509.

С л е п ь я н Э. И. Строение галлов и терат на маревых Средней Азии. - Ботан.журн., 1961б, т.45, № 2, с.181-205.

С м и р н о в а О. В., З а у г о л ь н о в а Л. Б., Т о р о п о в а Н. А., Ф а л и к о в Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности онтогенеза у растений различных биоморф. - В сб.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с.14-43.

Справочник по климату СССР, вып.30, ч.2. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат, 1967. - 247 с.

Справочник по климату СССР. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. Л.: Гидрометеиздат, 1969, вып.30, ч.4.- 163 с.

Станчицкий В. В. О значении массы видового вещества в динамическом равновесии биогеоценозов. - Экол. и биоценол., 1931, т.1, вып.1, с.88-98.

Старк В. Н. Короеды. - Фауна СССР. Жесткокрылые. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952, т.31. - 462 с.

Стешенко А. П. Каракумы, стационар Репетек. Вегетативное развитие (морфогенез) и отмирание растений. - В кн.: Продуктивность растительности аридной зоны Азии. Л.: Наука, 1977а, с.156-160.

Стешенко А. П. Ритм развития и рост побегов многолетних растений песчаной пустыни Юго-Восточных Каракумов (Туркменская ССР). - Ботан.журн., 1977б, т.62, № 4, с.491-507.

Сулова М. И. Рост побегов и опадение ассимилирующих органов у деревьев и кустарников песчаной пустыни Каракум. - В кн.: Проблемы растениеводческого освоения пустынь. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, вып.4, с.197-208.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1964. - 236 с.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. - 146 с.

Тер-Минасян М. Е. Определитель жуков-долгоносиков (Curculionidae) Армении. - В кн.: Зоол.сборник. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1946, вып.4. - 162 с.

Тер-Минасян М. Е. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae (Coleoptera, Curculionidae), собранные советско-монгольскими зоологическими экспедициями в 1967-1969 гг. - В кн.: Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1972, вып.1, с.539-556.

Тер-Минасян М. Е. Жуки-долгоносики Arionidae (Coleoptera), собранные советско-монгольскими экспедициями в 1967-1971 гг. - В кн.: Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1975, вып.3, с.249-253.

Тер-Минасян М. Е. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae (Coleoptera, Curculionidae) Монголии по материалам советско-монгольских экспедиций 1967-1971 гг. - В кн.: Насекомые Монголии. Л.: Наука, 1976, вып.4, с.245-258.

Т е р - М и н а с я н М. Е. Жуки-долгоносики подсемейства Coleopinae фауны СССР. Цветожители и стеблееды (триба Lixini). - Опред. по фауне СССР. Зоол. ин-т АН СССР. Л.: Наука, 1967, вып. 95.- 141 с.

Т о к г а е в Т. В. Материалы по фауне златок Туркмении. - Труды Ин-та зоол. и паразитол. АН СССР, 1959, т. 4, с. 54-63.

Т о к г а е в Т. В., Д а р и ч е в а М. А., Ф у р с о - в а М. Ф., Н е п е с о в а М. Г. Насекомые - вредители растений юга Центральных Каракумов и меры борьбы с ними. Ашхабад: Илим, 1967. - 94 с.

Т о к г а е в Т. В., Н е п е с о в а М. Материалы к фауне и биологии долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Юго-Восточной Туркмении. - Изв. АН СССР. Сер. биол. наук, 1964, № 1, с. 53-59.

Т о г ы з а е в Р. К. Фенологический ритм развития растений. - В сб.: Биогеоценозы Восточных Каракумов. Ашхабад: Илим, 1975, с. 26-29.

Т ы щ е н к о В. П. Физиология фотопериодизма насекомых. Л.: Наука, 1977. - 155 с.

У р а н о в А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. - Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1975, № 2, с. 7-33.

У ш а т и н с к а я Р. С. Сезонная периодичность облеа в онтогенезе насекомых и ее происхождение. - Труды Ин-та морфол. животн. им. А. Н. Северцова, 1959, вып. 27, с. 163-174.

Ф а л ь к о в и ч М. И. О пищевых связях пустынных чешуекрылых (Lepidoptera) в Средней Азии. - Докл. на 21 ежегод. чтении памяти Н. А. Холодковского. Л.: Наука, 1969, с. 83-88.

Ф а л ь к о в и ч М. И. К познанию чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) пустыни Кызылкумы. - В сб.: Чешуекрылые фауны СССР и сопредельных стран. Труды ВЭО, т. 56. Л.: Наука, 1973, с. 199-233.

Ф а л ь к о в и ч М. И. Сезонное развитие пустынных чешуекрылых (Lepidoptera) Средней Азии и его историко-фаунистический анализ. - Энтومол. обзор., 1979, т. 58, вып. 2, с. 260-281.

Ф а с у л а т и К. К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1971. - 424 с.

Ф е д о р о в и ч Б. А. Равнины Средней Азии. - В кн.: Равнины и горы Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1975, с. 7-92.

Чумакова - Сафронович Б. М. Влияние питания на созревание насекомых. - Энтомологический обзор, 1951, т. 31, № 3-4, с. 336-348.

Шестоперов Е. Л. Фауна Репетекского заповедника ТССР. - Изв. Туркменского междувед. комитета по охране и развитию природного богатства, 1934, № 1, с. 199-226.

Штакельберг А. А. Двукрылые - Diptera. Общий обзор. - В кн.: Животный мир СССР, зона пустынь. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948, т. 2, с. 162-179.

Шуровенков Б. Г. Саксауловая зеленая златка. - Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство, 1967, № 7, с. 63-64.

Ягдыев А. Стволовые вредители саксаула в Туркменистане. - Пробл. осв. пустынь, 1975, № 3, с. 89-91.

Ягдыев А. Стволовые вредители гребенщика в долине Сумбара. - Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук, 1978, № 5, с. 84-85.

Ягдыев А., Бегов П. Кормовые связи массовых видов златок (Coleoptera, Curculionidae) в пустыне Каракумы. - Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук, 1976, № 4, с. 54-57.

Яхонтов В. В., Давлетшина А. Г. Галлообразователи из семейства галлиц (Toniidae) пескоукрепительных растений северо-восточных районов пустыни Каракумы. - Докл. АН УзССР, 1954а, № 11, с. 57-61.

Яхонтов В. В., Давлетшина А. Г. К видовому составу златок (Curculionidae) древней дельты Амударьи. - Докл. АН УзССР, 1954б, № 4, с. 59-62.

Adeli E. Beitrag zur Kenntnis der im Forst schädlichen Insekten des Iran. 1. Coleoptera. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, Band 70, Heft I. Hamburg und Berlin, 1972, p. 8-14.

Arber A. The interpretation of the flower: a study of some aspects of morphological thought. - Biol. Rev., 1937, n12, p. 157-184.

Bergevin E. Description d'un nouveau genre et d'une nouvelle espèce de Psyllidae galloger du Sud Tunisien. - Bull. Soc. Hist. Nat. fr. Nord, 1927, vol. 18, N 6, p. 131-135.

Bergevin E. Description d'un nouveau et d'une nouvelle espèce de Psyllidae de la sous-famille des Ciriacreminae provenant des chasses de M. Dumont dans le Sud Tunisien. - Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 1931, vol. 22, N 9, p. 415-420.

Rodenhaimer F. S. Die Schälingsfauna Palästinas. Monographien zur angewandten Entomologie, 1930, N 0 (Beiheft. zur

Bund., XVI). - 438 p.

H o u a r d C.I. Les Cecidies des plants du Europe et du Bassin de la Mediterranee, v.I-III, Paris, A.Hermann, 1908-1913. - 1560 p.

M a t e u I. Les Insectes xylophages des Acacia dans les regions sahariennes. Porto, 1975. - 705 p.

Möhn E. Gallmücken (Diptera, Itonididae) aus El Salvador.4. Zur Phylogenia der Asphondyliidi der neotropischen und holarktischen Region. - Senk. biol., 1961, n42, p. 131-330.

M ö h n E. Cecidomyiidae (=Itonididae). - In: Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region, 2, 277, 1969, p.161-200.

M ö h n E. Cecidomyiidae (=Itonididae). - In: Lindner E. Die Fliegen der palaearktischen Region, 2, 288, 1971, p.201-248.

P e y e r i m h o f f P. Notes zur la biologie de quelques coleopteres phytophages du nord-african. - Annales de la Societe entomologique de France, 1915, vol. 84, p. 19-61.

P i e r r e F. Ecologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahare nord-occidental. - Centre National de la recherche scientifique, Paris, 1958. - 332 p.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

Деревья

Ammodendron bifolium (Pall.)

Yakovl. 14, 48, 52, 128, 142

A. conollyi Bunge 14, 43, 44,
48, 49, 51, 52, 113, 115, 116,
128, 135, 136, 142-145, 148-
150, 173, 178, 182, 183, 192,
232, 234, 305

Calligonum eriopodum Bunge 25,
29, 31, 102, 192, 197

Eremosparton flaccidum Litv.

46, 50, 52, 115, 116, 193, 232,
234

Кустарники

Aellenia subaphylla (C.A. Mey)

Aell. 44, 45, 49, 50, 54, 74,
78, 90, 101, 123, 182, 232,
233, 349

Astragalus paucijugus C.A. Mey

14, 44, 49, 50, 84, 94, 182,
234, 305

Calligonum arborescens Litv. 14,

15, 25, 26, 29, 30, 41, 46, 50,
51, 54, 55, 102, 150, 151, 154,
193-195, 209, 217, 234, 258

C. caput-medusae Schrenk 14, 15,

22, 24-26, 29, 30, 41, 46, 50,
51, 54, 55, 102, 143, 150, 151,
153-155, 159, 160, 173, 178,
183, 192-196, 209, 217, 219,
234, 258, 300, 305

C. mongolicum Turcz. 25, 26

C. rubescens Mattei 22, 25, 26,

29, 31, 40, 41, 46, 50, 51, 54,
55, 71, 102, 114, 116, 143,
150, 151, 154, 157, 159, 160,
178, 183, 193, 194, 197, 217,
219, 234, 300

C. setosum (Litv.) Litv. 24-26,

29, 31, 46, 50, 51, 54, 55,
102, 143, 150, 151, 154, 159,
160, 178, 192, 194, 196, 198,
218, 219, 234

Ephedra strobilacea Bunge 19,

47, 51, 56, 71, 73, 75, 77,
89, 92, 94, 99, 110, 112, 123,
143, 160, 161, 163, 173, 178,
183, 184, 194, 234, 306

Haloxylon ammodendron (C.A. Mey)

Bunge 27, 119-122, 125-127

H. aphyllum (Minkw.) Iljin 14,

15, 27, 45, 47, 50, 73, 75,
77, 89, 92, 93, 97, 113-115,
119-122, 125-127, 143, 164,
169, 173, 178, 183, 192, 199,
218, 219, 233, 361

H. persicum Bunge ex Boiss. et

Buhse 14, 15, 27, 45, 46, 49,
50, 73, 75, 77, 113-115, 120-
122, 125, 126, 143, 164, 167,
178, 183, 199, 217, 219, 233

Hammada schmittianum (Pomly)

26, 31

Reaumuria songarica (Pall.)

Maxim. 128

Salsola arbuscula Pall. 12,

128, 132, 211

S. paletziana Litv. 51, 232,

233

S. richteri (Moq.) Kar. ex Litv.

14, 46, 48, 50, 51, 54, 87,
88, 114, 123, 125, 129, 132,
133, 184, 206, 211, 219, 232,
233

Tamarix elongata Ledeb. 124,

232

- Tamarix gracilis* Willd. 124, 232
- T. hispida* Willd. 124, 232
- T. leptostachys* Bunge 124
- T. ramosissima* Ledeb. 114, 123, 124, 232
- Полукустарники
- Anabasis aphylla* L. 123, 127
- Artemisia dimorpha* M. Pop. 48, 93-95, 103
- Astragalus unifoliolatus* Bunge 14
- Salsola rigida* Pall. 123, 232
- Smirnowia turkestanica* Bunge 115, 116, 232, 234
- Кустарнички и полукустарнички
- Acanthophyllum korolkowii* Regel. et Schmal. 46, 50, 56, 113, 300
- A. elatius* Bunge 46, 50, 56, 113, 300
- A. stenostegium* Freyn 46
- Aellenia glauca* (Bisb.) Aell. 123, 232
- Anabasis brevifolia* C.A. Mey 26
- A. salsa* (C.A. Mey) Beth. ex Volken. 26
- A. truncata* (Schrenk) Bunge 26
- Convolvulus divaricatus* Regel. et Schmal. 14
- C. korolkowii* Regel. et Schmal. 14
- Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb. 46
- Kochia prostrata* (L.) Schrad. 48
- Nitraria schoberi* (L.) 15, 93, 95, 124, 234, 30
- Многолетние травы
- Alhagi persarum* Boiss. et Buhse 44, 114
- A. sparsifolia* (Shap.) Shap. 114
- Astragalus flexus* Fisch. 46
- A. maximowiczii* Trautv. 46
- Carex physodes* Biev. 14, 17, 48, 51, 60, 61, 70, 237, 239, 240, 241, 262, 267, 269, 270
- Cistanche flava* (C.A. Mey) Korsh. 39, 118, 258, 267
- Cousinia resinosa* Juz. 8, 88
- Dorema sabulosum* Litv. 39, 45, 49, 57, 75, 77, 87, 9, 98, 110-112, 115, 116, 237, 244, 246-248, 251, 267, 270
- Ferula foetida* (Bunge) Regel. 111, 115, 245
- Ferula litwinowiana* K.-Pol. 45, 59, 71, 237, 242-244, 267-269
- Heliotropium argusoides* Kar. et Kir. 70, 74, 75, 79, 81, 237, 239, 252-254, 260, 262, 266-270, 303, 304, 305
- H. grande* M. Pop. 44, 49, 56-58, 74, 75, 79, 81, 237, 239, 251-253, 260, 262, 264-266, 267, 268, 270, 303, 304
- Jurinea derlerioides* C. Winkl. 44, 49, 57, 86, 88, 91, 92, 94, 95, 98, 103, 237, 239, 254-258, 264, 267, 269, 270, 304
- Rheum turkestanicum* Janisch. 84, 85, 89, 92-94, 100, 241, 262, 305
- Stipagrostis karelinii* (Trin. et Rupr.) Tzvel. 14, 15, 27, 48, 51, 59, 60, 237, 239, 240, 261, 262, 267, 268, 270, 302

- Stipagrostis pennata* (Trin.)
 Tzvel. 14, 15, 48, 51, 59, 60,
 93, 237, 262, 267-270
Tournefortia sogdiana (Bunge)
 M. Pop. 70, 237, 253, 254, 305
 Двулетние травы
Cousinia schistoptera Juz. 71,
 86-88, 91, 92, 94, 95, 98, 102,
 103, 258, 266, 267
 Однолетние травы
 Ранневесенние
Arnebia decumbens (Vent.) Coss.
 et Krall. 74, 75, 79, 81, 276,
 278, 304
A. transcaspica M. Pop. 71, 74,
 75, 79, 81, 273, 276, 278, 298,
 304
Isatis violascens Bunge 45, 49,
 63, 85, 88, 89, 93, 96, 100,
 101, 273, 275, 279, 298
Koelpinia linearis Pall. 277
K. macrantha C. Winkl. 89, 101,
 277
Lappula semiglabra (Ledeb.)
 Gürke 74, 75, 79, 81, 278
Leptaleum filifolium (Willd.) DC
 274
Nonea caspica (Willd.) G. Don.
 74, 75, 79, 81, 276, 278
Papaver pavoninum Schrenk 273,
 279
Silene nana Kar. et Kir. 90, 94,
 102, 271, 273, 297, 306
Strigosella grandiflora (Bunge)
 Botsch. 45, 49, 63, 88, 90, 93,
 96, 101, 273, 274, 275, 279,
 281, 298
Tetracme recurvata Bunge 88, 96,
 274, 275
- Средневесенние
Chartoloma platycarpum (Bunge)
 Bunge 89, 93, 100, 101, 273,
 275, 276
Consolida camptocarpa (Fisch.
 et Mey) Nevski 85, 273
Epilasia hemilasia (Bunge)
 Clarke 277
Microcephala lamellata (Bunge)
 Pobed. 14
Spirochynchus sabulosus Kar. et
 Kir. 89, 92, 100, 273, 276
 Раннелетние
Atriplex dimorphostegia Kar. et
 Kir. 89, 90, 92, 93, 97, 101,
 279, 280, 298
A. moneta Bunge 45, 62, 88, 90,
 97, 101, 279, 281
 Летние
Chrozophora gracilis Fisch. et
 Mey 45, 50, 63, 281, 284
Kochia odontoptera Schrenk 14,
 93
K. iranica Bornm. 47, 87, 282,
 284
Londesia eriantha Fisch. et
 Mey 14, 126, 283
Salsola sogdiana Bunge 282,
 284, 297
Suaeda acuminata (C.A. Mey) Moq.
 47, 62
S. arcuata Bunge 14, 15, 45, 47,
 49, 62, 63, 71, 88-90, 92, 97,
 98, 101, 117, 280, 282, 284,
 298
 Летне-осенние
Climacoptera turcomanica (Litv.)
 Botsch. 47, 62, 286, 287

Horaninovia ulicina Fisch. et
Key 47, 50, 285, 287
Salsola paulsenii Litv. 114,
128, 286

Salsola leptoclada Gand. 47,
50, 62, 88, 90, 97, 101, 117,
280, 285, 286, 287, 295, 298

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ

- Crus'acea*
Isopoda
Porcellionidae
Protracheoniscus orientalis Ul.
21, 167, 169, 174, 176, 180,
184
Insecta
Thysanura
Lepismatidae
Ctenolepisma mauritanicum (Luc.)
22, 144
Isoptera
Hodotermitidae
Anacanthotermes ahngerianus (Jac.)
23
Amitermes r. izophagus Bel. 23,
144-148, 150, 153, 155-158,
160, 161, 163, 164, 184, 240,
261, 300, 307, 337
Homoptera
Psyllinea
Aphalaridae
Caillardia accola Log. 27, 31,
32, 34-36, 203, 204, 220, 222,
223-228, 230
C. anabasisidis Log. 26, 31, 32
C. dilatata Log. 30, 32
C. azurea Log. 27, 31-36, 38,
203, 204, 221-228, 230, 302,
328, 331, 333
C. inedita Log. 27, 31, 32, 34-
36, 203, 204, 220, 222-225, 227,
229, 230
Caillardia maroccana Log. 30,
31
C. nana Log. 27, 31
C. haloxyli Bergev. 26, 30
C. notata Log. 27, 31, 32, 34,
35, 36, 203, 204, 206, 207,
220-228, 230
C. robusta Log. 27, 31, 32, 34-
36, 203, 204, 206, 207, 220-
225, 227, 229, 230, 328, 331
Colposcencia aliena (Low) 26, 37,
212
Crastina tamaricina (Log.) 26,
37
Pachypsyllodes aemulus Log.
24, 25, 28, 30, 195-198
P. argutus Log. 24, 28, 29, 30,
197, 198
P. citreus Log. 24, 26, 28-30,
38, 195-198
P. cornutus Log. 24, 25, 28-30,
195-198, 207
P. errator Log. 24, 26, 28-30,
38, 195-198, 207, 331
P. patulus Log. 24, 25, 28-30,
195, 196
P. probus Log. 24, 25, 28-30,
195-198
P. reverendus Log. 24, 25, 28,
30, 195-198
Aphidinea
Aphididae
Brachyungius saxaulica Nevski

- 223, 226, 227, 230, 302
- Coccinea
- Pseudococcidae
- Acanthococcus orbicularis Mat.
38, 210
- Phenacoccus arthropityi Arcm.
223-227, 351
- Thysanoptera
- Haplothrips mordvilkoï John.
223, 224, 226, 227
- Coleoptera
- Histeridae
- Chalcionellus hauseri Schm. 259
- Scarabaeidae
- Oryctes ata Sem. et Medv. 39,
259, 261
- O.punctipennis Motsch. 39
- Pentodon minutus Reitt. 38, 117,
161, 164, 165, 167, 173, 174,
176, 178, 180, 330
- Anobiidae
- Lasioderma costulatum Schilsky
39, 117, 244-251, 262
- Bostrychidae
- Maneadesmus punctulatus Furs.
40, 41
- E. sinadskyi Furs. 40, 41, 151,
153, 159, 160
- E.vicinus Furs. 40, 41
- Phonapate deserti Sem. 40, 41,
152, 159, 160
- P.cum-chan Sem. 40, 41, 152,
159, 160
- Xylogenes dilatatus Reitt. 40
- Elateridae
- Cardiophorus variipennis Schus.
41, 154, 167, 169, 173, 174, 176,
178, 330
- Melanotus acuminatus Reitt. 41,
- 167, 169, 173, 174, 176, 178,
184
- M.avitus Cand. 169, 173, 178,
184
- Eucnemidae
- Asiocnemis ravitzi (Sem.) 7,
41, 154, 160, 161, 163, 164,
167, 173, 174, 176, 178, 180,
182, 184
- Buprestidae
- Acmaeoderella candens Volk. 45,
50, 63, 70, 281, 282, 284, 331
- A.canescens (Sem.) 45, 49, 59,
65, 70, 244, 245, 248-250
- A.caspica suturifera (Reitt.)
44, 49, 57, 69, 239, 254-257,
260, 264, 265, 270, 304
- A.dilatatiequamis (Ob.) 45, 49,
59, 65, 70, 244, 245-250
- A.dubia (Ball.) 45, 49, 62, 63,
65, 68, 70, 273, 275, 281, 283,
331
- A.insueta Volk. 45, 49, 63, 65,
70, 275
- A.nivetecta Volk. 44, 49, 56-58,
67, 239, 251-253, 260, 264, 265,
303, 325
- A.personata (Sem.) 44, 49, 54
- A.plaviscikovi (Ob.) 44
- A.repetekensis (Ob.) 43, 44, 49,
142, 143, 145, 146-148, 150, 173,
181, 188, 301
- A.soluskyi (Ob.) 44, 49
- A.xerxes (Ob.) 44
- Agrilus albogularis richteri
Alex. 48
- A.validiusculus Sem. 48, 51, 54
- Anthaxia lucidiceps Gory 45, 50,
57, 59, 65, 67, 242-251, 264

- Capnodis excisa* Men. 47, 51,
 54, 55, 69, 151, 153-160, 182,
 300
Chrysobothris deserticola Sem.
 et Richt. 43, 48, 51, 52, 68,
 142; 143, 145-148, 150, 181,
 188
C.globicollis Reitt. 47, 51,
 56, 68, 160, 161, 163, 164,
 173, 182, 300
C.jakovlevi Sem. 48, 51, 52,
 142, 143, 145-148, 150, 188
Clema deserti Sem. 48, 51, 59,
 60, 67-69, 237, 239, 240, 265,
 267, 270, 302, 331, 352
Cylindromorphus pubescens Sem.
 17, 48, 51, 60-62, 65, 67, 68,
 70, 239-241, 260, 267, 270,
 302, 303, 331, 353
Julodis variolaris Pall. 42
Lampetis argentata (Mnnhn.) 47,
 50, 52, 53, 68, 69, 165, 173,
 178, 180, 182, 300
Sphenoptera ahngeri Jak. 46, 50,
 54, 188, 300
S.amplicollis B.Jak. 45, 50, 54
S.beckeri Dohrn. 47, 50, 62, 68,
 69, 280, 285, 286, 331
S.bifulgida Reitt. 47, 50, 62,
 69, 285
S.caspica Jak. 46, 50, 52
S.curta B.Jak. 50
S.egregia B.Jak. 46, 69
S.halybae Men. 46
S.hauseri Reitt. 46, 50, 54,
 164, 173, 178, 180, 188, 300
S.mesopotamica Mars. 45
S.ovata Alex. 46
S.potanini Jak. 45, 50, 52, 67,
 68, 167, 173, 178, 180
S.pseudoignita Alex. 47, 62,
 69, 283-286
S.punctatissima Reitt. 45, 50,
 53, 164, 173, 178, 180, 188,
 300, 330
S.repetekensis Ob. 46, 50, 56,
 68, 69
S.schneideri Reitt. 46, 50, 54,
 55, 68, 151, 153-160, 173, 188,
 300
S.scovitzii Fald. 47, 68, 285,
 286
S.serripes B.Jak. 46
S.viridiaurea Kraatz. 47, 62,
 285, 286
Xantheremia koenigi (Ganglb.)
 44, 70
X.subscalaris (Reitt.) 44
Xantheremia sp. 43, 44, 49, 52,
 142
 Nitidulidae
Idiogethes angustitarsus Kirejt.
 70, 253, 254, 270, 305
Meligethes bactrianus Jel. 71,
 277, 278
 Oedemeridae
Homomorpha semenovi Kuzn. 8, 71,
 153, 154, 157, 158, 160, 161,
 163, 164, 184
 Mordellidae
Mordellistena sp. 71, 242, 243,
 258, 265
 Alleculidae
Mycetocharina deserticola Sem.
 72, 169, 178
M.puncticollis Reitt. 72, 169,
 178

- C. rambycidae*
- Apatophysis caspica* Sem. 73,
76, 77
- Chlorophorus varius* Müll. 74,
79, 81
- Hesperophanes heydeni* Baechl.
72, 74, 83
- Phytoecia repetekensis* Sem. 74,
75, 79-81, 83, 239, 253, 254,
267, 270, 303, 304, 328, 331
- P. transcaspica* Fuchs 74, 75,
79-81, 83, 239, 251-253, 265,
270, 304, 328
- P. varentzovi* Sem. 74, 75, 79-
81, 84, 273, 276, 278, 298,
304, 305, 328
- Plocaederes scapularis* Fisch.-W.
74, 75, 77, 78, 244-247, 250,
263, 264, 266, 270, 316, 325,
330, 331
- Prionus angustatus* B. Jak. 73, 75,
76, 164, 165, 167, 173, 175,
177, 178, 180, 184, 328
- P. brachypterus* Gebl. 323
- P. komarovi* Dohrn. 73, 75, 77, 83,
161, 167, 169, 173, 175, 177,
179, 180, 184
- Turkmenigena varentzovi* Melg.
73, 75, 76, 83, 165, 167, 173,
175, 177, 179, 180, 182, 300,
328, 330
- Chrysomelidae**
- Nyctiphantus hirtus nocturnus*
Sem. 144, 352
- Bruchidae**
- Acanthoscelides semenovi* Luc.
et Ter.-Min. 84, 234, 305
- Caryedon lagonychi* Motsch. 84,
85, 241, 265, 270, 306
- Rhaebus mannerheimi* Motsch. 234,
236
- Bruchelidae**
- Bruchela albescens* Reitt. 85,
275, 278
- Rhaebus mannerheimi* Motsch. 234,
236
- Rhinomaceridae**
- Nemonyx canescens* Sols. 85, 273,
2, 8
- Curculionidae**
- Apion gaudiale* Faust 95
- A. gelidum* Faust 95
- A. mesasiaticus* Ter.-Min. 90, 94,
102, 106, 111, 193, 213, 216,
220, 331
- A. myocaurum* Schils. 91, 94, 102,
106, 193, 213, 216, 220
- A. nitrariae* Ter.-Min. 95
- A. uniseriatum* Faust 91, 95, 103,
106, 110, 254, 255, 257
- Antlypurus transversus* Faust 93
- Baris kryzhanovskii* Zasl. 90,
101, 106
- B. scolopacea* Germ. 90, 93, 101,
106, 109, 279-281, 283, 284
- Bariscelis fausti* Reitt. 90, 93,
101, 106, 110, 273, 274, 277
- Ceutorhynchus aenescens* Schultze
93
- C. humeralis* Gyll. 93
- C. intermixtus* Voss 89, 92, 100,
101, 110, 273, 276
- C. setosellus* Voss 89, 93, 100,
101, 110, 273, 275, 276
- Chromoderus declivis* Ol. 87,
104, 109, 222, 284, 331
- Comimalia comaroffi* Faust 90
- C. setulosus* Tourn. 93

- Elasmobaris alboguttata* Bris. 93, 283, 285, 286
E. signifer Faus^t 93
Eugeniodecus pavlovskii L. Arn. 87
E. turkmenicus Ter.-Min. 87, 104
Euoxyonyx inornatus Schze. 89, 92, 99, 110, 234
Eustenopus lanuginosus Faust 86, 87, 91, 110, 238, 262
Larinus bardus Gyll. 86, 87, 91, 110, 239, 255, 256, 258, 262, 270
Lepidotychius sp. 93
Liocleonus clathratus Ol. 87, 104, 107, 109, 328
Lixus astrachanicus Faust 88, 92, 97, 104, 109, 282, 284
L. desertorum Gebl. 87, 91, 99, 104, 108, 110, 244-247, 250, 251, 262, 331
L. hirticollis Men. 87
L. incanescens Boh. 38, 92, 97, 104, 110, 279, 280
L. kraatzi Cap. 39
L. linnei Faust 86, 92, 96, 104, 273, 274, 275
L. rubicundus Zoubk. 88, 92, 97, 98, 104, 109, 280, 282, 283, 284
L. strangulatus Faust 88, 92, 98, 104, 110, 239, 254-255, 265, 270, 304, 331
L. subulatus Faust 89, 92, 97, 104, 109, 282, 284, 331
L. sulphureovittis Brancsic 88, 104
Miccotrogus distans Faust 94
M. p. bicollis Petri 34
Nanophyes pallidus Ol. 90, 232, 328
N. marmoratus Gz. 90, 232
Neosiroc lus pulvinatus Gyll. 93
Odontocoeliodes dentimanus (R+t.) 89, 92, 100, 110, 241, 265
Oxyonyx medvedevi Korot. 92
Platygastronyx akibaensis Ter.-Min. 89, 101, 110, 277
P. kaplini Korot. 92
Rhynchaeus distans Faust 94
Rhincolus sp. 89
Sibinia bipunctata Kirsch. 94
S. subirrorata Faust 94
S. taschkentica Faust 90, 94, 102, 271, 273, 297, 306
S. zuberi Desb. 94
Vallichanovia kostina Bajt. 8, 89, 92, 99, 103, 167
Ulobaris loricata Boh. 90, 93, 101, 106, 109, 110, 279-282, 285, 286, 295, 296, 331
 Ipidae
Cisurgus filum Reitt. 111, 244, 248-250
 Lepidoptera
 Cossidae
Holcocerus arenicola Staud. 112, 113
H. campicola Eversm. 112, 113, 167, 173, 175, 177, 180, 330
H. inspersus Chr. 112, 113, 167, 173, 175, 177, 178-180, 239, 300
Holcocerus spp. 112, 113, 116, 143-148, 150, 160, 161, 163, 164, 178, 300
 Gelechiidae
Amblypalpis tomaticella Dan. 113
Epiparasia mitaevi Dan. 114

- Parapodia* sp. 114
Scrobipalpa sp. 114, 116, 165,
 167, 175, 177, 180, 181
Stomopteryx sp. 114, 116, 151,
 154, 157-160, 181
 Coleophoridae
Coleophora alhagii Flkv. 114,
 265
C. ammodyta Flkv. 114, 232
C. caroxyl Flkv. 235
C. galligena Flkv. 114
C. gallivora Flkv. 223, 225-227,
 235, 305
C. sirinipennela Chr. 114
C. transcaspica Toll. 114, 286
 Momphidae
Calycobathra calligoni Sinev
 115, 234, 305
 Pyralidae
Ancylodes leucocephala Stgr.
 193, 194
Etiella zinkenella Tr. 115, 116,
 232, 234, 305
 Tortricidae
Aethes xanthiana Flkv. 115, 116,
 244-246, 248-251
 Hymenoptera
 Formicidae
Crematogaster subdentata Mayr
 144, 153, 161
 Diptera
 Cecidomyiidae
Aridofavilla bicuspidata Mam.
 119
Asiodiplosis deserta Marik. 127,
 133
A. festinans Marik. 126, 135, 202
A. hirta Marik. 127
A. iliensis Marik. 127
A. meridiana Marik. 127
A. noxia Marik. 126
A. palpata Marik. 127, 133
A. rosaria Mam. 126
A. sphaerobia Marik. 127
A. stackelbergi Marik. 126, 131,
 132, 134, 135, 137, 141, 199,
 202, 204, 206, 208, 221, 328,
 330
A. syrdarjensis Marik. 128
A. vernalis Marik. 126, 131, 140,
 141, 199
A. ulkunkalkani Marik. 127
Asphondylia aelleniae Mam. 128
Baldratia haloxyl Möhn 119
B. kozlovi Marik. 119, 129, 199
B. przewalskii Marik. 119, 129,
 199
B. tibulata Mam. 119
Careopalpis anabasis Marik.
 123
C. davletschinae Marik. 123, 129,
 232
Contarinia psammophila Marik.
 128, 131, 135, 136, 140, 234,
 305, 331
C. turkmenica Beckn. et Mam. 128,
 234
Dasyneura sp. 124, 131
Dasyneuriola tamariciphila Marik.
 123, 131
Desertovelum stackelbergi Mam.
 128, 285, 286
Gobidiplosis kandybinae Mam. 128
Haloxyllophaga biennis Marik.
 125, 199
H. consociata Marik. 125
H. floripara Mam. 125
H. infestans Marik. 125

- Haloxylaphaga inornata* Marik. 136, 200, 202, 221, 328, 331
S.heterobia (Marik.) 120
S.insignata Mam. 122
S.insignis (Marik.) 121
S.miscella Mam. 121
S.certa Möhn 122
S.polita Mam. 121
S.psamphila Mam. 121
S.pusilla (Marik.) 121, 202, 206, 208
S.ramicola Mam. 120, 129, 165, 301
S.similata Mam. 120, 129, 130, 136, 140, 200, 202, 204, 206, 207 328
S.tubifera Mam. 122
Trilobophora niterrariae Marik. 124
Xerephe romyia bipartita Mam. 123, 131, 194, 199
 Stratiomyidae
Adoxomyia sp. 117, 244, 261
 Asilidae
Ctenota molitrix Loew 117, 285
C.ruficornis v.d. Wulp. 117, 285
Satanas gigas Eversm. 117
 Syrphidae
Eumerus sp. 117, 244, 247-250, 261
Eumerus ammophilus Par. 118, 259
E.turkmenorum Pal. 118, 258
 Ulidiidae
Tilia sp. 118, 167, 180, 184, 188
 Chamaemyiidae
Leucopis auraria Tanas. 23, 226
 Lonchaeidae
Lonchaea sp. 17
Prepseudotrachia helseri Kriv. 117 244, 245, 248-250

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
Современное состояние исследований членистоногих, обитающих в тканях растений песчаных пустынь	7
Палеогеография и природные условия песчаных пустынь	10
Материал и методика исследований	15
Распространение, ландшафтное распределение и экологическая характеристика основных таксономических групп членистоногих, обитающих в тканях растений	20
Комплексы членистоногих в древесине деревьев и кустарников	142
Комплексы членистоногих в зеленых побегах деревьев и кустарников	193
Комплексы членистоногих в галлах насекомых	220
Комплексы членистоногих в цветках, плодах и семенах древесных растений	231
Комплексы членистоногих в тканях многолетних трав	237
Комплексы членистоногих в тканях однолетних трав	271
Роль обитателей тканей растений в пустынных фитоценозах и вредители пастбищной и пескоукрепительной растительности	299
Сравнительная характеристика комплексов членистоногих, обитающих в тканях растений песчаных пустынь	306
Выводы	342
Литература	348
Указатель латинских названий растений	366
Систематический указатель латинских названий животных	369

Владимир Григорьевич Каплин

Комплексы членистоногих животных, обитающих в тканях растений песчаных пустынь (на примере Каракумов)

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета АН СССР

Редакторы Э. Шехтер, С. Карашинская
Технический редактор Г. Артыкова

ИБ № 46.

Подписано в печать 4. 12. 1981 г. И-04388. Формат 60x84¹/16.

Печать плоская. Физ. печ. л. 23, 5. Уч.-изд. л. 19,76.

Усл. печ. л. 21,85. Тираж 500. Заказ № 4375 Изд. № 132.

Цена Зр.

Издательство "Шльм" АН СССР, 744000, Ашхабад, Энгельса, 6.
Типография АН СССР, 744012, Ашхабад, ул. Советских пограничников, 92а.