

На правах рукописи

Кравченко Василий Дмитриевич



**ФАУНА СОВОК (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) ЮГО-ВОСТОЧНОГО
СРЕДИЗЕМНОМОРЬЯ: СТРУКТУРА И ЛАНДШАФТНОЕ
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ**

03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва – 2010

Работа выполнена на кафедре зоологии факультета Естественных наук им.
Дж. Визе Тель-Авивского Университета

Научный консультант:	член корреспондент РАН, профессор Стриганова Белла Рафаиловна
Официальные оппоненты:	доктор биологических наук, профессор Сачков Сергей Анатольевич доктор биологических наук, профессор Чернышев Владимир Борисович доктор биологических наук Синёв Сергей Юрьевич
Ведущее учреждение:	Московский Педагогический Государственный Университет, Биолого-химический факультет

Защита диссертации состоится 19 октября 2010 г. в 14 часов на заседании Диссертационного совета Д. 002.213.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, стр. 1; тел/факс: 7 (095) 954 5534, e-mail: zashita@sevin.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу 119071, Москва В-71, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан “___” _____ 2010 года.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Е. А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В настоящее время зарегистрировано более 180.000 видов чешуекрылых, объединенных в 4200 родов и 128 семейств (Kristensen, 1999). Семейству Noctuidae (совки) принадлежит около 35000 только описанных видов, а их возможная общая численность может достигать примерно 100 тыс. видов.

Представители семейства совок зарегистрированы во всех наземных биотопах. Благодаря высокой экологической пластичности, количество видов совок в отдельных местообитаниях, даже с экстремальными условиями, обычно составляет не менее сотни. Так, например, в окрестностях Мёртвого моря в пустыне Арава, где температура летом часто достигает 45-50 °С, зимой бывают заморозки на почве, а осадки не выпадают годами, нами обнаружен 141 вид Noctuidae (Kravchenko et al., 2009). Списки видов совок по отдельным странам включают до нескольких сотен видов, например 597 видов в центральной Европе (Nowacki, 1998), 666 – в Азербайджане (Алиев, 1984), 684 – в Предкавказье (Poltavskiy, Liman, 2002), 549 – в Израиле (Kravchenko et al., 2007a, 2007b).

Важнейшей составляющей экологической пластичности совок является организация сезонных циклов развития, продолжительность которых от яйца до бабочки непосредственно связана с температурой окружающей среды. При оптимальных температурах 26–28 °С срок одной генерации составляет 1–1.5 месяца (Rivnay, 1962), так что периоды лёта бабочек у мультивольтинных видов повторяются с этим интервалом. Такие «безостановочные» циклы развития свойственны многим видам тропического происхождения, а количество поколений за сезон у них определяется суммой эффективных температур. Многие виды могут приостанавливать развитие на различных стадиях (яйцо, гусеница, куколка, бабочка) с помощью диапаузы, или эстивации для синхронизации цикла своего развития с конкретными условиями окружающей среды. Время лёта бабочек в каждом конкретном месте повторяется из года в год и является интегральной частью фенологической картины места.

Во всех экологических нишах совки находят необходимые ресурсы для существования. Дополнительным питанием бабочек являются нектар цветковых растений, сок

фруктов и деревьев, жидкие экскременты животных и разлагающиеся остатки органического происхождения. От качества питания зависит плодовитость самок, и количество яиц варьирует от нескольких десятков до нескольких сотен. Однако, самки многих специализированных пустынных видов могут реализовать свой репродуктивный потенциал и без дополнительного питания.

Гусеницы совок обычно растительноядные. Листогрызущие гусеницы питаются, открыто на листьях деревьев или травянистой растительности, но в засушливых районах большинство открыто-живущих гусениц питается только ночью, а днём скрывается в почве. Подгрызающие совки питаются корнями и приземными частями растений; в пустынях есть виды-эндофаги, гусеницы которых прячутся глубоко в почве, поедая корни растений, и вообще не выходят на поверхность. Есть виды, гусеницы которых живут внутри стеблей растений, другие специализируются на репродуктивных органах растений (бутоны, цветы, семена), на грибах и лишайниках. У видов подсемейства *Eublemminae* гусеницы плотоядны и питаются червецами и щитовками (*Coccoidea*), живущими на листьях плодовых деревьев. Пищевая специализация гусениц совок варьирует от монофагии – гусеницы развиваются на одном виде растения, до широкой полифагии – питание на нескольких сотнях видов растений из различных семейств.

Гусеницы некоторых видов совок широко известны как вредители сельскохозяйственных растений. Фактически, в списке вредителей любой из сельскохозяйственных культур есть совки. В большинстве своём это виды с широким спектром питания и более чем одним поколением в год. На территории бывшего СССР 149 видов совок считаются вредителями растений (Сухарева, 1999), что составляет 5% от общего числа их видов на этой территории. Немало вредящих видов совок отмечено и на территории Юго-Восточного Средиземноморья (Avidov, Harpaz, 1969; Gerling, Kugler, 1970–1973).

Недостаточная изученность видового состава и биологии совок Юго-Восточного Средиземноморья не позволяла проводить мониторинг их разнообразия и осуществлять охрану редких и исчезающих видов. Таким образом, изучение фауны и экологии совок Юго-Восточного Средиземноморья является актуальным направлением исследований, имеющим не только научно-теоретическое, но и прикладное значение.

Цель и задачи исследования. Цель настоящего исследования – изучение состава и распределения фауны совок Юго-Восточного Средиземноморья, закономерностей зонально-ландшафтного распространения и адаптаций к гидротермическим условиям зоны аридного климата. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи.

1. Выявление видового состава совок Юго-Восточного Средиземноморья.
2. Ареалогический анализ региональной фауны ЮВС
3. Выяснение закономерностей пространственного (зонального и вертикально-поясного) распространения совок.
4. Выявление особенностей фауногенеза совок исследуемой территории.
5. Выяснение основных типов адаптаций жизненного цикла к фенологии кормовых растений и гидротермическим условиям местообитаний, а также основных принципов экологической дифференциации совок по ландшафтам и сезонам.
6. Мониторинг динамики разнообразия совок за последние 150 лет.

Научная новизна работы. Впервые составлен полный фаунистический список совок, включающий 634 вида, относящихся к 27 подсемействам, 34 трибам и 213 родам. Из них 22 вида описаны как новые для науки, а 163 вида (четверть от общего числа) впервые отмечены для юго-восточного Средиземноморья. Проведена оценка таксономического разнообразия совок.

Впервые проведен зоогеографический анализ фауны совок Юго-Восточного Средиземноморья, который позволил выявить представителей Средиземноморской (27.1%), Ирано-Туранской (26.1%), Сахаро-Синдской (24.1%) и тропической (7.4%) фаун, а также виды, широко распространенные по всей Палеарктике (15.3%).

Впервые проведен анализ зонального и вертикально-поясного распределения совок Юго-Восточного Средиземноморья и изучен характер их биотопического распределения, выявлены виды с различными трофическими спектрами гусениц, среди которых преобладают моно - и олигофаги, составляющие в различных биотопах от 56.3% до 74%.

Предложена гипотеза, объясняющая повышенное видовое разнообразие совок в горах и рифтовой долине.

Создан компьютерный банк данных для мониторинга численности и видового состава совок.

Теоретическая ценность и практическая значимость работы. Проведен мониторинг биоразнообразия и биологическая индикация степени антропогенного влияния на естественные экосистемы. Полученные данные являются теоретической основой организации мероприятий по охране природы Юго-Восточного Средиземноморья.

В рамках совместного проекта между Тель-Авивским университетом и Управлением охраны природы (Israel Nature & National Parks Protection Authority) выявлены редкие и локальные виды совок, оценен риск исчезновения различных биотопов для регистрации в Красной книге насекомых Израиля.

Практическая значимость работы определяется наличием среди совок большого количества видов вредителей сельскохозяйственных культур. Большинство таких видов широко распространено и встречается как в Юго-Восточном Средиземноморье, так и в России. Сравнение экологических характеристик одного и того же вида из разных регионов позволяет лучше понять его биологию, а соответственно и увеличить точность прогноза времени его появления и сезонных флуктуаций численности. Выявление кормовых растений и предпочитаемых биотопов в природных условиях позволяет оценить их численность и локализацию в природе, а также время сезонного перехода на сельскохозяйственные культуры. Понимание связей между фенологией вредителя и фенологией кормового растения даёт возможность более точно прогнозировать стратегию борьбы с насекомыми вредителями растений.

Результаты настоящей работы могут быть использованы при чтении лекций и проведении практических и лабораторных занятий по зоологии, экологии и зоогеографии для студентов ВУЗов и других учебных заведений.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Фауна совок Юго-Восточного Средиземноморья обладает повышенным видовым разнообразием в связи с пограничным положением региона между тремя зоогеографи-

ческими подобластями: Средиземноморской (27,2% видов), Ирано-Туранской (26,1%) и Сахаро-Синдской (24,1%). Из 100% (634 вида) совок Юго-Восточного Средиземноморья 8,5% являются эндемиками.

2. Характерной особенностью Юго-Восточного Средиземноморья является повышенное количество видов, находящихся на окраине ареала, многие из которых представлены популяциями, далеко отстоящими от границ основного ареала (эксклавами).

3. У совок впервые выявлены две альтернативные стратегии, позволяющие синхронизировать развитие личиночной фазы с периодом вегетации кормовых растений: (1) У ранневесенних олиго- или монофагов - избирательная откладка яиц на кормовые растения в начале периода их вегетации. Это – специализированные виды с агрегированным распределением, соответствующим пространственному распределению их кормовых растений. (2) У полифагов неизбирательная откладка яиц осенью на сухие растения. Это виды– полифаги с относительно равномерным распределением в пределах ареала.

Публикация результатов исследований. По теме диссертации опубликовано 58 печатных работ, из них 26 опубликованы в журналах из перечня ВАК РФ (общий список работ автора составляет 122 публикации). Основные положения диссертации опубликованы в журналах перечня ВАК РФ и в двух коллективных монографиях в серии «Бабочки Израиля», Т. 1 – «Erebidae» и Т. 2 – «Noctuidae» (издательство Pensoft Series Faunistica 62; 63). Материалы опубликованы в различных рецензируемых журналах, издаваемых в России, Германии Испании и Израиле на русском, английском, иврите и немецком языках, а так же в 12 материалах докладов на международных, и региональных конференциях.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены на международных научных конференциях: на 14 Европейском Лепидоптерологическом Конгрессе (XIV European Congress of Lepidopterology - Rome 12-17 September 2005); на международном симпозиуме «Документация, Анализ и Управление Биоразнообразием на Ближнем Востоке (International Symposium. Documenting, Analyzing and Managing Biodiversity in the Middle East - Amman, Jordan 20-22 October 2008); на I Международном Конгрессе

«Бабочки Ближнего Востока» (Butterflies of the Middle East - First International Congress - Hebrew University, Jerusalem 29-30 May 2008); а так же на ежегодных встречах Зоологического Общества Израиля в 2002, 2004, 2005 годах (The Annual Meeting of the Zoological Society of Israel) и ежегодных встречах Энтомологического Общества Израиля в 2002, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009 годах (The Annual Meeting of the Entomological Society of Israel, The Agricultural Research Organization (ARO), the research arm of the Israel Ministry of Agriculture. Rehovot).

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 348 страницах, состоит из оглавления, введения, 10 глав, выводов, списка литературы и приложения. В работе использовано 15 рисунков и 11 таблиц. Список цитированной литературы включает 331 источник, из них 22 на русском и 309 на иностранных языках.

Благодарности. Автор приносит искреннюю благодарность своим коллегам Гюнтеру Мюллеру (Gunter Müller, Department of Parasitology, Kuvim Centre for the Study of Infectious and Tropical Diseases, The Hebrew University Hadassah-Medical School, Jerusalem), Валерии Сеплярской (Plant Protection and Inspection Services, Ministry of Agriculture and Rural Development, Israel). Сотрудникам Тель-Авивского Университета: Леониду Фридману, Владимиру Чикатунову, Сергею Зонштейну, и своему непосредственному начальнику и коллеге куратору энтомологической коллекции Тель-авивского Университета Амнону Фрайдбергу (Amnon Freidberg), а также директору Национального Зоологического Музея Израиля – профессору Тамар Даян (Tamar Dayan) за помощь и поддержку при выполнении данной работы. Также автор признателен профессорам Зоологического факультета Тель-Авивского Университета Дану Герлингу (Dan Gerling), Давиду Вулю (David Wool) и Льву Фишельзону (Lev Fishelson) за постоянную поддержку и участие.

В процессе работы помощь автору оказали специалисты энтомологи: куратор коллекции бабочек Венгерского музея естественной истории Ласло Ронкай (Laszlo Ronkay), куратор коллекции бабочек Зоологической государственной коллекции в Мюнхене Аксель Хаусман (Axel Hausman). Выражаем признательность руководству и всему коллективу Управления охраны природы Израиля, особенно Рувену Орталю, много лет

помогавших автору в организации полевых работ, а также многим простым гражданам Израиля, Иордании и Египта за помощь в полевых работах.

Автор искренне благодарен своим первым учителям и наставникам Ленине Владимировне Руденской, Екатерине Поливановой и всем сотрудникам Лаборатории почвенной зоологии и экспериментальной энтомологии ИПЭЭ РАН, за дружеское участие и профессиональную поддержку.

Особую благодарность автор выражает научному консультанту, заслуженному деятелю науки Российской Федерации, д.б.н., члену-корреспонденту РАН, проф. Б.Р. Стригановой за ценные советы при обсуждении научных результатов работы и неизменную поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ – ЮГО-ВОСТОЧНОЕ СРЕДИЗЕМНОМОРЬЕ

1.1. Краткий физико-географический очерк и особенности природных условий

Юго-Восточное Средиземноморье (далее ЮВС) входит в Палеосредиземноморскую биогеографическую область и расположено на стыке трёх подобластей: Средиземноморской, Сахаро-Синдской и Ирано-Туранской. Биогеографически эта территория соответствует Левантийской подпровинции (Емельянов, 1974; Дубатулов, 2007). В современных границах Левант включает Сирию, Ливан, Израиль, Иорданию и Синайский полуостров (часть Египта) (online at: <http://en.wikipedia.org/wiki/Levant>). В главе охарактеризованы особенности эколого-географических условий ЮВС в связи с экологией совок. Приводится краткая характеристика климата, рельефа, почв и растительности ЮВС. Более подробно рассмотрены основные особенности широтно-климатических зон и высотных поясов. Представлены сведения об истории формирования территории ЮВС.

1.2. Различные типы районирования

Рельеф ЮВС расчленён с перепадами высот от 3088 м выше уровня моря на Ливанском хребте (гора Курнет-эс-Сауда), до 420 м ниже уровня моря в районе Мёртвого моря. ЮВС представляет собой ряд крупных рельефных структур (рис. 1).

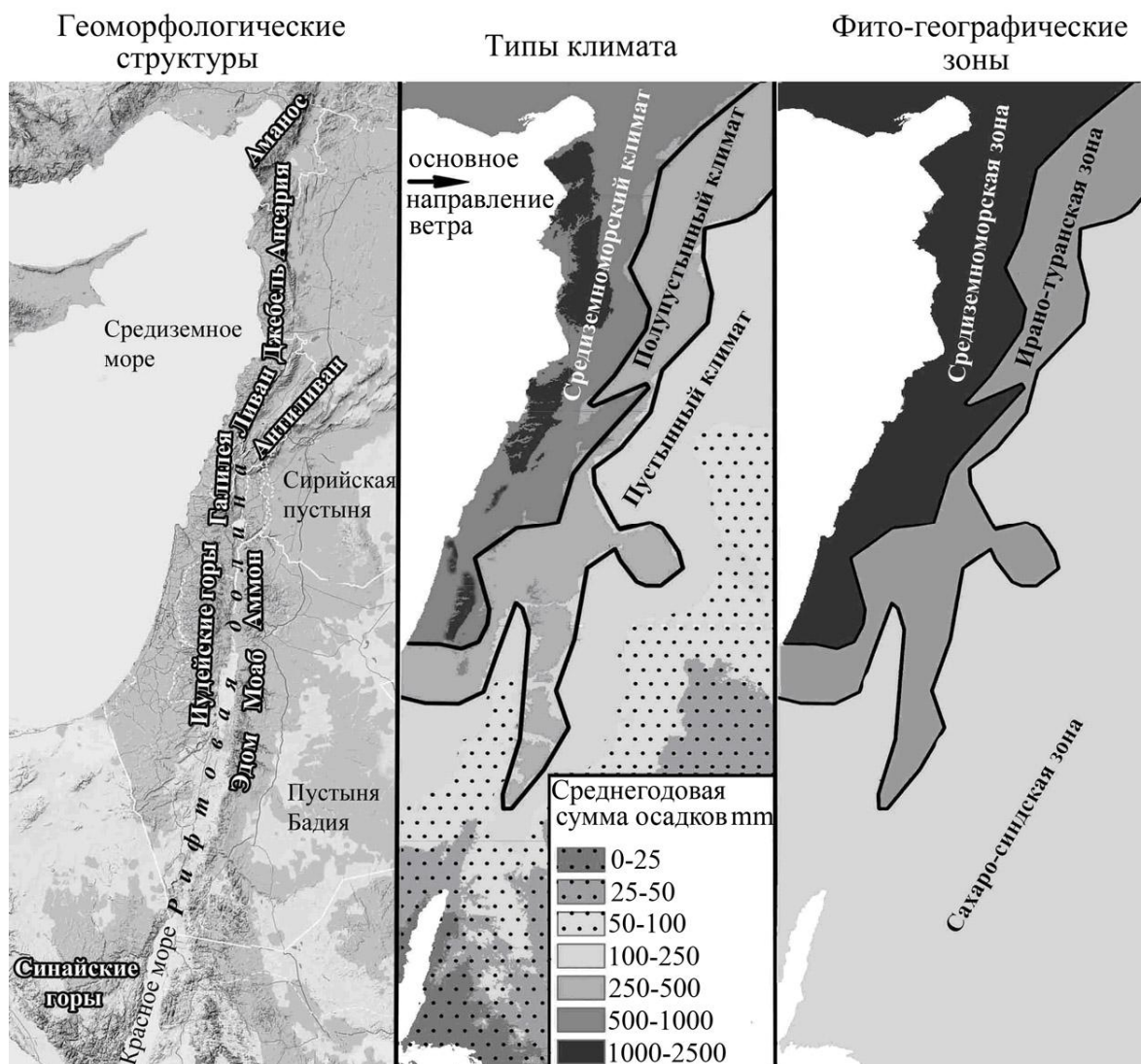


Рис. 1. Районирование ЮВС.

Вдоль Средиземного моря расположена прибрежная низменность шириной от 1,5 до 50 км. Восточнее находится цепь горных хребтов, включающая Аманос (южная Турция), Джебел Ансария (Сирия), Ливанские горы (Ливан) и Иудейские горы (Изра-

иль). Далее вглубь континента расположена глубочайшая в мире рифтовая долина. Она тянется примерно на 1000 км от Красного моря, через Мёртвое море, по долине Хула, долине Бека и заканчивается грабеном Эль-Габ в Сирии. На восток от рифтовой долины расположена вторая горная цепь. Она включает хребет Антиливан (Сирия, Израиль), продолжается в Иордании хребтами Аммон, Моаб и Эдом. Далее на восток следуют равнинные пустыни – Бадия (в Иордании) и Сирийская.

Все перечисленные горные структуры ЮВС вытянуты меридионально, а основной ветровой перенос влаги происходит от моря (широтно). В связи с этим, западные наветренные склоны горных хребтов получают большее количество влаги. Поэтому рельеф является важнейшим модификатором климата, а природные условия в ЮВС меняются не столько зонально (широтно), сколько меридионально.

В пределах ЮВС выделяют три типа климата (рис. 1, табл. 1) - средиземноморский, полупустынный и пустынный (Jaffe, 1988). Им соответствуют три ландшафтных района и три зоны растительности различные по своей хорологии (Danin, 1988).

На территории со средиземноморским типом климата доминируют растения со средиземноморскими типами ареалов, на территории с полупустынным климатом – с ирано-туранскими ареалами, а в пустынном климате – растения с сахаро-синдскими ареалами.

Таблица 1

Среднегодовые характеристики различных климатов ЮВС (по Jaffe, 1988)

Климат	Максимальная среднемесячная температура °C	Количество осадков, мм / год	Количество дождливых дней в году
Средиземноморский	17 - 29	500 - 600	40 - 55
Полупустынный	18 - 37	250 - 400	15 - 22
Пустынный	20 - 39	50 - 100	0 - 10

ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФАУНЫ

2.1. Фаунистические исследования в период до 1990 года

Изучение фауны чешуекрылых ЮВС имеет богатую историю. Интенсивные фаунистические исследования в конце XIX – начале XX века позволили описать 58 новых для науки видов и более 200 обнаруженных видов были новыми для ЮВС (рис. 2). В дальнейшем интенсивность исследований снизилась, к 1990 году в ЮВС был известен 471 вид совок.

2.2. Изучение фауны юго-восточного Средиземноморья после 1990 года

В результате наших сборов в период с 1990 по 2010 годы было выявлено ещё 163 вида, включая 22 вида новых для науки, описанных автором. Таким образом, в настоящее время в ЮВС зарегистрировано 634 вида (рис.2).

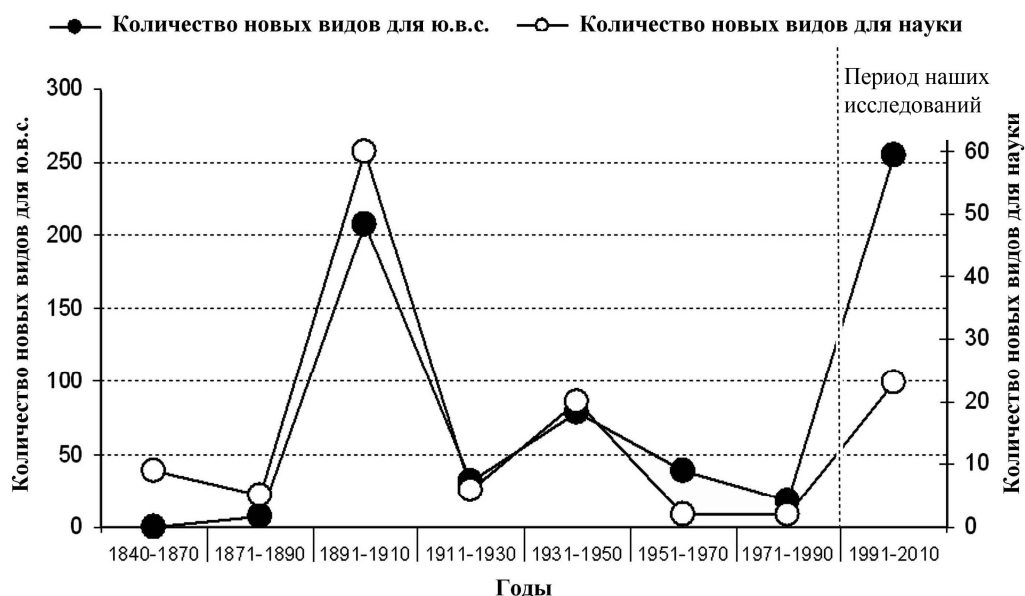


Рис. 2. Динамика исследования фауны совок в ЮВС

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Материалы

За период с 1990 по 2008 год в Израиле, Иордании и Синае (Египет) нами собрано и определено более 800 000 экземпляров совок. Фаунистическими сборам был охвачен регион площадью более чем 170000 кв.км. Просмотрено и определено около 50 000 экземпляров совок из различных коллекций.

Впервые на Ближнем Востоке, для выявления пространственного и сезонного распределения совок нами была организована сеть стационарных автоматических светоловушек (рис. 3). Она охватывала весь спектр биотопов в Израиле, Иордании и Синае. Для выявления сезонной картины лёта такие ловушки оставляли работать как минимум год с выемкой материала 1 – 2 раза в месяц. Весь материал определен, подсчитан и занесён в базу данных и хранится в Музее Естественной Истории при Тель Авивском Университете.

3.2. Методика

Совки, как и большинство ночных насекомых, летят на свет, поэтому основной метод сбора имаго – лов возле источников света. Для отлова бабочек мы использовали автоматические светоловушки (рис.3), представляющие собой источники света, снабжённые сборниками для насекомых (Кравченко, 1981а; 1981б; 1984; Полтавский, Лиман, 2002). Каждая из ловушек постоянно работала на одном и том же месте как минимум год в течение 3 лет – с 2005 по 2008 год. Материал в светоловушке проверяли 1–2 раза в месяц.

Многие бабочки, развивающиеся на деревьях, охотно летят на запах бродящего древесного сока, гниющих фруктов и бродящего вина. Поэтому в лесных районах мы устанавливали автоматические ловушки с бродящим вином.

Для выявления кормовых растений и циклов развития мы собирали гусениц в природе и дорастивали гусениц в садках. Так же выращивали гусениц вышедших из яиц, отложенных самками, прилетевшими на свет.

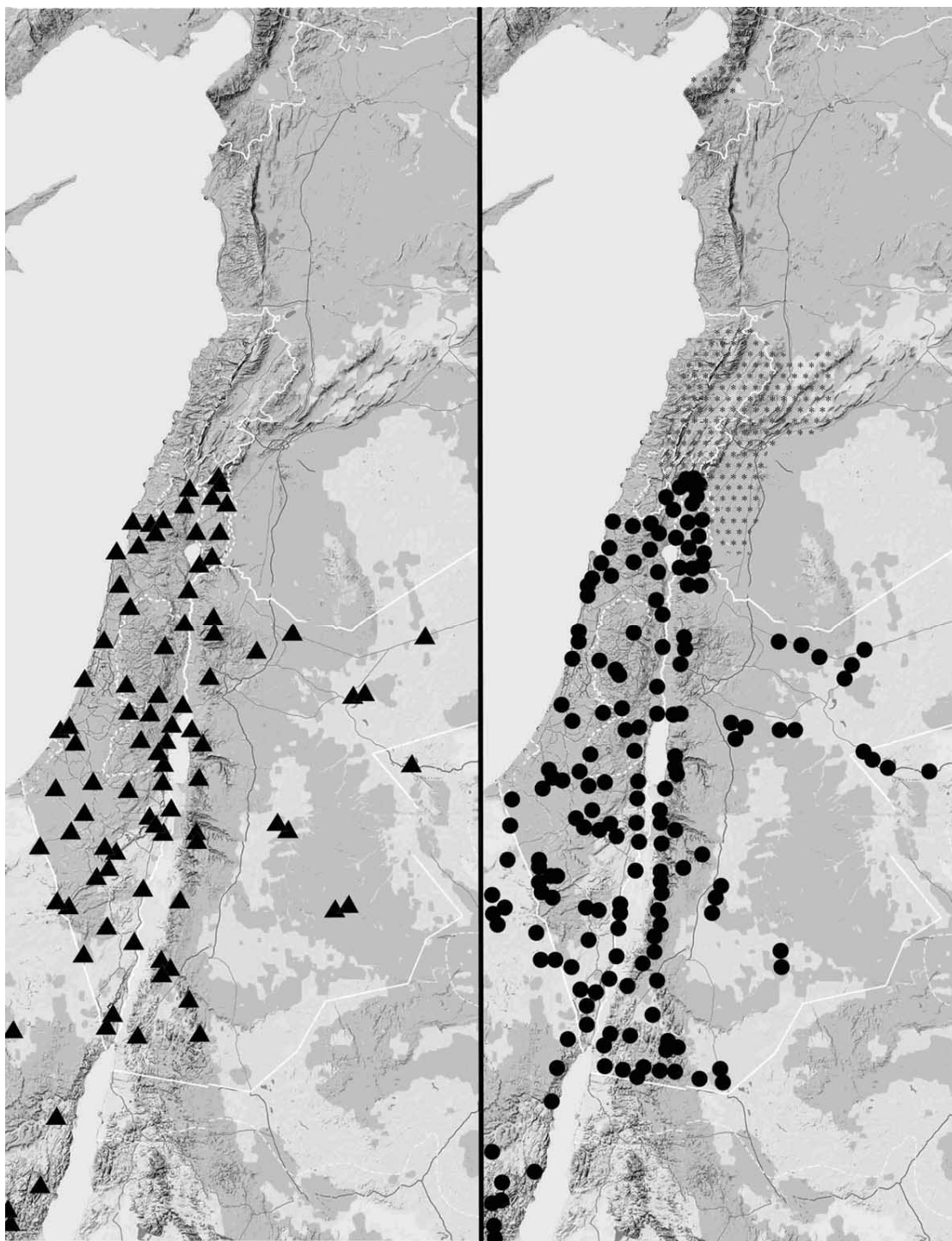


Рис. 3. Сеть светоловушек в ЮВС. Светоловушки установленные автором: треугольники – стационарные ловушки, круги – переносные ловушки, штриховка – места сбора другими исследователями.

Глава 4. ФАУНА СОВОК

4.1. Таксономическая структура

В ЮВС к настоящему времени насчитывается 634 вида совок, принадлежащих к 27 подсемействам, 34 трибам и 213 родам (табл. 2). Такое видовое разнообразие существенно превосходит количество видов известных в соседних, гораздо более крупных по размерам территориях. В фауне Саудовской Аравии насчитывается 412 видов совок (Wiltshire, 1994), в Египте 242 вида (Wiltshire, 1948, 1949), в Ираке – 305 видов (Wiltshire, 1957) и материковой Сирии – 214 видов (Wiltshire, 1935; 1952; Hacker, 2001).

Распределение подсемейств, триб, родов и видов, отсортированных соответственно количеству видов в подсемействе, показано в таблице 2. Семь подсемейств, включающих всего по 1, 2 вида, не внесены в таблицу.

Таблица 2

Таксономическое разнообразие совок ЮВС

Подсемейство	К-во триб	К-во родов	К-во видов
Xyleninae	8	62	169
Noctuinae	2	16	93
Catocalinae	9	30	88
Hadeninae	5	19	66
Oncocnemidinae		18	42
Eublemminae		6	30
Cuculliinae		2	20
Plusiinae	3	10	18
Acontiinae	3	5	14
Bryophilinae		2	14
Acronictinae		3	10
Heliothinae		6	10
Metoponiinae		6	10
Eustrotinae		5	8
Amphipyridae		2	7
Hypeninae		2	7
Calpinae	4	4	5
Psaphidinae		2	5
Condicinae		1	4
Herminiinae		2	3

Основная масса видов (~ 80 %) относится к первым 7 подсемействам: *Xyleninae*, *Noctuinae*, *Catocalinae*, *Hadeninae*, *Oncocnemidinae*, *Eublemminae* и *Cuculliinae*. Такое соотношение числа видов в подсемействах обычно для Палеарктики (серия книг «*Noctuidae Europaeae*», Soro, 1990 - 2005). Только *Oncocnemidinae* представлены повышенным количеством видов, которые являются ксерофилами, распространёнными в засушливых районах Ближнего Востока (Ronkay & Ronkay, 1995).

Для выявления особенностей таксономической структуры фауны совок ЮВС мы сравниваем списки видов соседних территорий - Саудовской Аравии (Wiltshire, 1994), Египта (Wiltshire, 1948, 1949), Ирака (Wiltshire, 1957) и Турции (Hacker, 1990; Kemal and Kosak, 2007) (табл. 3). Соответственно индексам сходства Чекановского (Песенко, 1982), видовые составы соседних территорий более сходны с составом ЮВС (0,61 – 0,75), чем между собой (0,21 – 0,49), то есть - ЮВС является перекрёстком, где встречаются таксономически различные фауны совков.

Таблица 3

Индексы сходства между списками видов юго-восточного Средиземноморья
и окружающих стран

Страны	Турция	Ирак	С. Аравия и Египет	ЮВС
Турция	1			
Ирак	0,38	1		
С. Аравия и Египет	0,21	0,49	1	
ЮВС	0,65	0,61	0,75	1

4.2. Ареалогический состав

Соответственно своему пограничному положению между 3-мя подобластями, 77.3% ареалов видов совков ЮВС по своему типу относятся к одной из них. Доли участия каждой из подобластей в формировании фауны ЮВС близки и колеблются в пределах 24.1-27.1%. Тропические виды (палеотропические, афро-тропические и ориентальные) составляют всего 7.4%, а виды, широко распространенные по всей Палеарктике – 15.3%.

4.3. Сравнение ареалогического состава фаун сопредельных стран

Сравнение ареалогического состава совков ЮВС с аналогичным составом окружающих стран по индексам сходства Чекановского показало, что фауны соседних территорий также более сходны с фауной ЮВС (0.59–0.71), чем между собой (0.23–0.43)

4.4. Основные тенденции в пространственном распределении совков

Несмотря на большое ландшафтное разнообразие, территория ЮВС плотно заселена совками. Видовое богатство колеблется в различных районах от 141 (пустыня Арава), до 291 вида (горы Хермон). Соответственно климатическим трендам, в меридиональном направлении происходит снижение доли средиземноморских видов с 67% в северной части до 23.2% в южной и снижение сахаро-синдских видов с 61.3% на юге до 11.2% на севере.

В широтном направлении с запада на восток снижается количество средиземноморских видов и увеличивается количество ирано-туранских. На побережье Средиземного моря средиземноморских видов всего 11.5%, а в западной части Иордании они составляют более половины – 52.4%. Снижение доли ирано-туранских видов в составе фауны происходит за счёт целого ряда видов обычных в Средней Азии и достигающих восточной (континентальной) части ЮВС, однако не выходящих на побережье Средиземного моря.

Климатические условия определяют как ареалогический состав зональных фаун совков, так и состав растительного покрова. В Средиземноморской зоне доминируют совки со средиземноморскими, или широкими палеарктическими ареалами, в зоне полупустынного климата – ирано-туранские виды, а в зоне пустынного климата – виды сахаро-синдского происхождения.

4.5. Фауна переходных территорий

Нами проведен анализ фауны совков в соседних зонах и на переходных территориях между ними (табл. 4). От полупустынной зоны (верхняя часть Иудейской пустыни) до

пустынной (пустыни возле Мёртвого моря) с переходной территорией на склоне к Мёртвому морю, а также от Средиземноморской зоны (в центральной части Израиля) до полупустынной зоны (высокий Негев, Сде Бокер) с переходной территорией в районе Беершевы.

Таблица 4

Процент специализированных и не специализированных видов
в отдельных зонах и на переходных территориях

Переходы	Специалисты	Генералисты
Средиземноморская зона	68,5	31,5
Переходная территория	25,4	74,6
Полупустынная зона	68	32

Полупустынная зона	62,4	37,6
Переходная территория	16,5	83,5
Пустынная зона	59	41

Оказалось, что на переходных территориях повышено обилие видов-полифагов с мультимодальной сезонной динамикой, а также видов, свойственных нарушенным местообитаниям (виды-генералисты). На склоне к Мёртвому морю их общее обилие составляло 83.5%, а возле Беершевы – 74.6%, в то время как в биоценозах, характерных для отдельных зон, их количество варьировало от 31.5% (в Средиземноморской зоне) до 41% (в пустыне возле Мёртвого моря). По всей вероятности, это связано с тем, что видовой состав растительности на переходных территориях флуктуирует в зависимости от количества осадков в отдельные годы, поскольку хранящиеся в почве семена разных видов растений получают преимущество для вегетации в разные годы (Schmidt, Gitelson, 2000).

Глава 5. СЕЗОННЫЕ АДАПТАЦИИ СОВОК

5.1. Сезонная динамика встречаемости и количество поколений

В главе рассматриваются связи между сезонной динамикой лёта на свет и количеством генераций. Соответственно количеству периодов лёта за год среди совков выделяют виды с унимодальной (один пик) и мультимодальной (более чем один пик) сезонной динамикой встречаемости (Саулич, Соколова, 2002). Унимодальная динамика характерна для видов с одним поколением в году (унивольтинных). Два пика встречаемости за год не всегда соответствуют наличию двух генераций в год. В условиях летнего выгорания травянистой растительности, свойственного многим биотопам ЮВС, бабочки ряда унивольтинных видов выходят из куколок в апреле-мае, питаются, а затем уходят в летнюю диапаузу (эстивацию) и вновь начинают летать только в октябре-ноябре, когда и происходит спаривание и откладка яиц (Tauber et al., 1986). В этом случае унивольтинный вид просто демонстрирует бимодальную динамику встречаемости.

5.2. Сезонные изменения таксономического и хорологического состава совков

Несмотря на специфику отдельных биотопов, в целом для региона отмечено 2 периода наибольшего видового разнообразия совков. Весенний период продолжается с марта по май, осенний приходится на сентябрь – ноябрь (рис. 4).

Оба периода включают комплексы различных фаун. Единой составляющей для них является группа видов с периодами наибольшей встречаемостью в апреле и октябре, состоящая в ЮВС из 182 видов. Наибольшее количество таких видов встречается дважды, весной – в апреле, мае и осенью – в октябре. Такая сезонная динамика лёта характерна для 85% видов тропического происхождения, 72% широко распространённых палеарктических видов, 41,8% - средиземноморских, 32,4% - ирано-туранских и 4% сахаро-синдских видов. Из 28 подсемейств совков ЮВС, весенне-осенняя динамика лёта свойственна большинству видов подсемейств *Catocalinae*, *Plusiinae* и *Eublemminae*.

Группы	МЕСЯЦЫ												Мультимодальные	Унимодальные
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
МУЛЬТИМОДАЛЬНЫЕ													$\Sigma=182$	
Сахаро-синдские													8	
Ирано-туранские													36	
Средиземноморские													54	
Широко распространённые													29	
Тропические													55	
УНИМОДАЛЬНЫЕ														$\Sigma=452$
Сахаро-синдские													103	
Ирано-туранские													129	
Средиземноморские													144	
Широко распространённые													68	
Тропические													8	
ПОДСЕМЕЙСТВА														
Oncocnemidinae													2	40
Cuculliinae													0	20
Catocalinae													48	40
Eublemminae													19	11
Plusinae													10	8
Hadeninae													19	47
Xyleninae													32	137
Noctuinae													13	80

Рис. 4. Сезонная динамика лёта совок различных зоогеографических и таксономических групп. Ячейки серого цвета соответствуют месяцам, когда летает более 80% процентов видов из группы. Приведенные подсемейства охватывают 83% видов ЮВС.

Большая часть видов совок в ЮВС (452/634) относится к унимодальным. Среди унимодальных видов выделено 2 группы. Это виды, летающие весной, и виды, летающие осенью. В марте в степях и пустынях наблюдается лёт преимущественно сахаро-синдских видов, представленных в основном видами подсемейств Oncocnemidinae и Cuculliinae.

В апреле, мае происходит лёт весенних видов подсемейств Hadeninae, Eublemminae, Plusinae, а в ноябре - сахаро-синдских, представленных в основном видами

подсемейств *Xyleninae* и *Noctuinae*. В средиземноморской и ирано-туранской части ЮВС осенние унимодальные виды летают в октябре и так же представлены преимущественно подсемействами *Xyleninae* и *Noctuinae*.

5.3. Сезонность лёта как адаптация к циклу развития кормового растения

Большинство гусениц совок развиваются на растениях, причем наличие подходящих растений зависит от сезона. Большая часть травянистой растительности ЮВС пересыхает в жаркое и засушливое время года, а пустынная эфемерная флора активно вегетирует фактически только месяц в году. Для развития растений в ЮВС критическим фактором является не температура, а влажность, поэтому период интенсивной вегетации приходится на окончание периода дождей, когда почва максимально увлажнена (Kadmon, Danin, 1999). Адаптация сезонного цикла развития бабочек к фенологии кормового растения направлена на синхронизацию времени развития гусениц с периодом активной вегетации кормового растения (Yela, Herrera, 1993). При этом гусеничная стадия развития приходится на период массовой вегетации, а откладка яиц (т.е. лёт бабочек) должна происходить до начала периода вегетации. Таким образом, сроки лета становятся важнейшей экологической составляющей репродуктивного успеха.

Анализ времени лёта бабочек показал, что в период интенсивного роста растений их лёт минимален. «Окно» для времени лёта определяется не только фенологией кормового растения, но и температурой воздуха в ночное время. В разных зонах и в различных биотопах складываются свои стратегии развития.

5.4. Циклы развития совок в различных биотопах

В главе выявлены периоды наибольшего видового разнообразия в различных растительных ассоциациях: в горных степях, в постоянно-влажных травянистых ассоциациях, в сезонно-пересыхающих травянистых биотопах, в горных лесах, на вечнозелёных дубах, на акации и на тамариксах. Показано, что продолжительность лёта на древесной растительности больше, чем на травянистой.

5.5. Широта спектра кормовых растений гусениц и периоды лёта

Анализ периодов лёта бабочек и широты их кормового спектра показал, что у уни-модальных осенних видов гусеницы являются полифагами. Преимущественно это гусеницы, скрывающиеся днём в верхнем слое почвы, а ночью питающиеся приземными частями растений. В то же время гусеницы ранневесенних видов по большей части монофаги и олигофаги, то есть развиваются на растениях одного рода или одного семейства (Kravchenko, Müller, 2009).

Это две стратегии, позволяющие совкам синхронизировать время развития гусениц с периодом активной вегетации кормовых растений. Бабочки ранневесенних видов появляются непосредственно перед началом вегетации кормовых растений и откладывают яйца на живые растения. Такая стратегия требует высокой прогностической точности по отношению к фенологии кормового растения. При этом, сами эфемерные растения не имеют специальных физиологических механизмов для выживания в пустынях, а их репродуктивный успех зависит от синхронизации их вегетации с подходящими условиями среды (Leopold, Kriedemann 1975).

Откладка яиц предполагает оценку состояния растения яйцекладущими самками. Такая оценка возможна только в случае активного физиологического состояния растений, и происходит в периоды образования новых органов (критические периоды), например - время образования почек, бутонов и плодов. Время откладки яиц совками соответствует этим периодам сезонного развития кормового растения (Кравченко и Кембель, 1990).

Осенние виды откладывают яйца в октябре-ноябре - т.е. задолго до периода активной вегетации кормовых растений. Поэтому они лишены возможности оценить специфичность и будущую кормовую ценность этих растений. Большинство этих видов полифаги и откладывают яйца «вслепую» на сухие растения, на почву, а некоторые специализированные пустынные виды рода *Agrotis* со склеротизированным яйцекладом откладывают яйца даже в верхние слои почвы. У многих видов осенних подгрызающих совок (как например, у видов рода *Euxoa*) гусеницы первого возраста остаются в яйцевой оболочке до наступления благоприятного периода, затем съедают оболочку

яйца и после этого приступают к питанию на растениях. Время и интенсивность осадков в пустыне мало предсказуемы, однако, у таких видов сигналом к выходу гусениц из яиц является повышение влажности почвы, то есть тот же фактор, который запускает рост растений. Этим обеспечена синхронность развития гусениц и кормовых растений. Такая стратегия избавляет от необходимости синхронизировать время лёта со временем интенсивной вегетации растений, но предполагает широкий спектр питания у гусениц.

Глава 6. ВЛИЯНИЕ РЕЛЬЕФА НА РАЗНООБРАЗИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА СОВОК

6.1. Экспозиция склонов и ветровой перенос влаги

Основное направление ветра в средиземноморской части ЮВС ориентировано со стороны моря (с запада), горные цепи вытянуты меридионально (вдоль моря) в два ряда, поэтому наветренные склоны хребтов, обращённые к морю увлажнены гораздо лучше, чем подветренные, обращённые в сторону континента. В связи с этим в меридиональном направлении наветренные склоны одного и того же хребта являются путём проникновения мезофильной фауны на юг, а подветренные склоны – путём проникновения аридной фауны на север. Для выявления влияния ветрового переноса влаги рассмотрены особенности изменений видового состава совков на профиле от Тель Авива до пустыни Бадия (рис. 5).

Показано, что на наветренных (более увлажнённых) склонах хребтов преобладают мультимодальные виды средиземноморского происхождения, а на подветренных – унимодальные виды ирано-туранского происхождения. В приморской части преобладают мультимодальные виды тропического, средиземноморского происхождения. На дне рифтовой долины в окрестностях Мёртвого моря доминируют унимодальные пустынные виды сахаро-синдского происхождения.

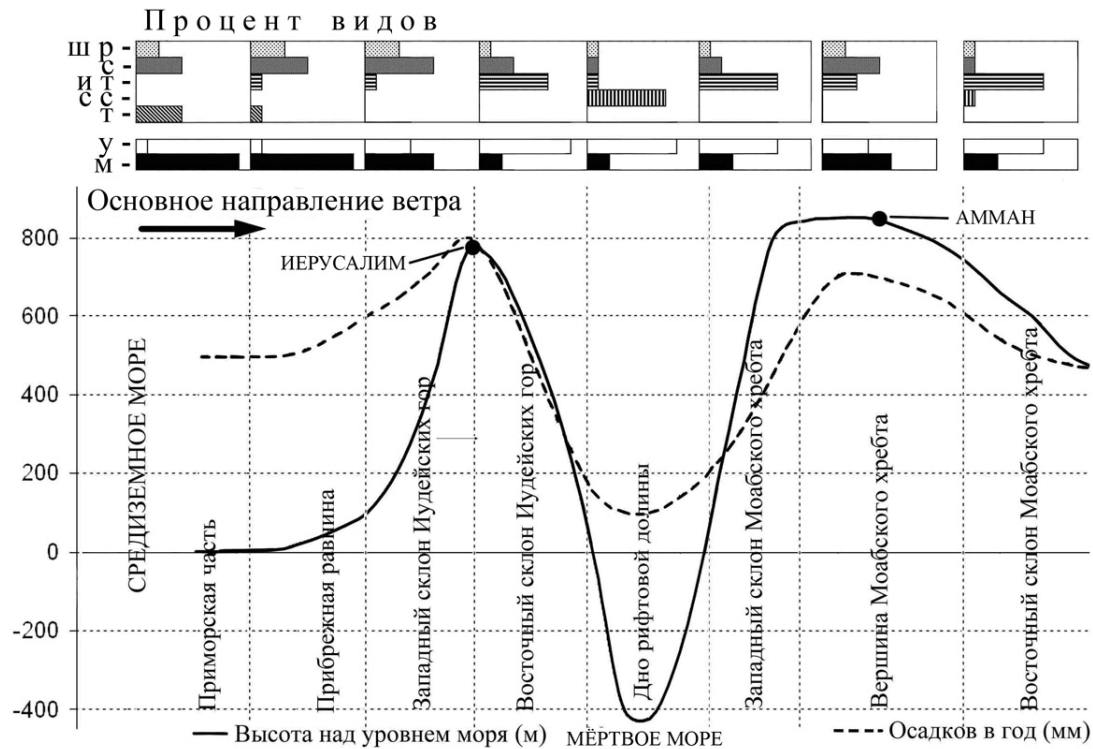


Рис. 5. Распределение видов соответственно их ареалогическим характеристикам и количеству периодов лёта на геоморфологическом профиле Тель Авив – Амман. ШР – широко распространенные виды. СТ – средиземноморские, ИТ – ирано-туранские, СС – сахаро-синдские, Т – тропические, У – унимодальные, М – мультимодальные.

6.2. Экспозиция склонов и освещённость

Высокая степень расчленённости ЮВС имеет место не только в меридиональном, но и в широтном направлении. Западные склоны горных хребтов прорезаны многочисленными глубокими каньонами, выработанными реками, стекающими к морю, и ориентированы в широтном направлении. Экспозиция этих каньонов весьма сходна. Соответственно наклону земной оси, склоны каньонов обращённые на юг, получают гораздо большее количество солнечной радиации, чем склоны, обращённые на север (в южном полушарии ситуация обратная). Различия в величине радиационного баланса сказываются на микроклимате склонов (Pavlíček et al., 2003), а соответственно и на составе фауны бабочек и времени их лёта (Kravchenko, 2002a; 2002b).

Сравнение фауны совок в двух каньонах, расположенных в Средиземноморской зоне на расстоянии более 100 км друг от друга (Nahal Keziv – в верхней Галилее и Nahal Oren – на Кармеле) показало, что видовой состав совок на склонах с одинаковой экспозицией более сходен между собой, чем видовой состав противоположных склонов в одном и том же каньоне (рис. 6).

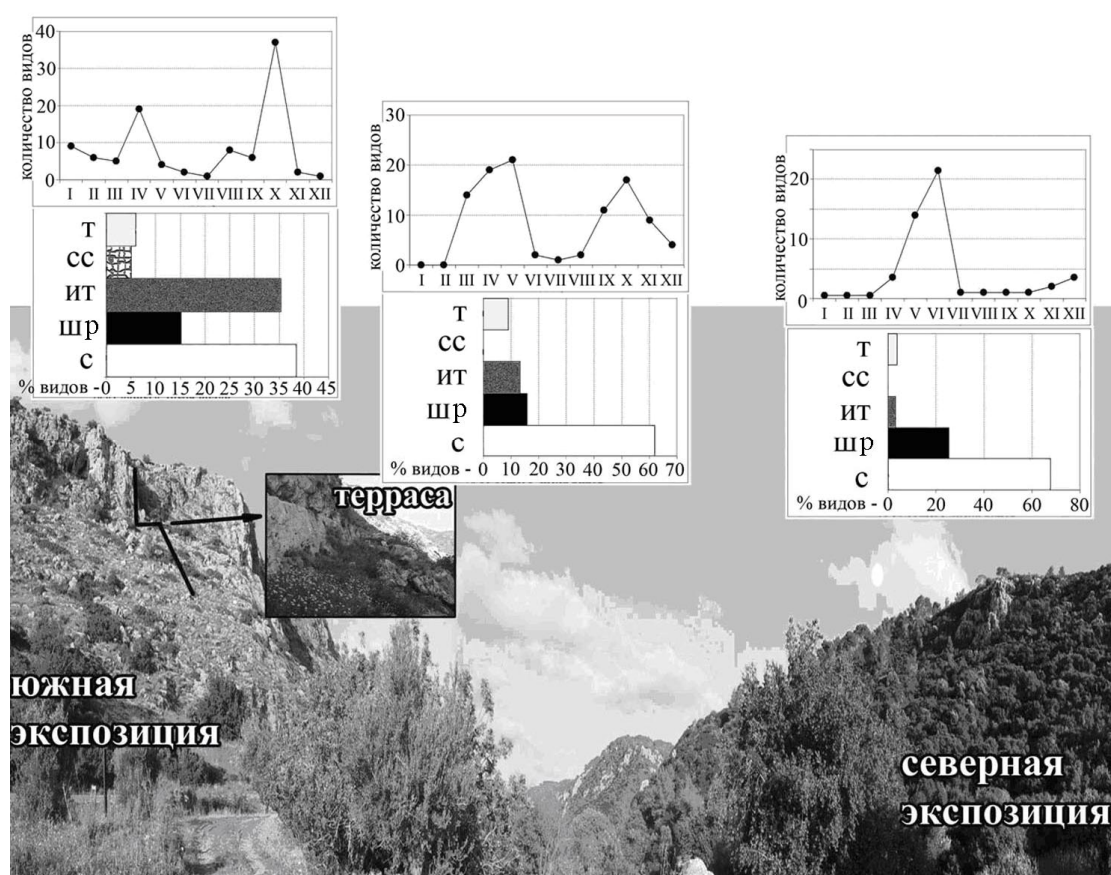


Рис. 6. Влияние освещенности на склонах с разной экспозиции на видовой состав и численность совок. Е – тропические, СС – сахаро-синдские, ИТ – Ирано-туранские, ШР – широко распространенные, С – средиземноморские.

Видовой состав на склонах с южной экспозицией сходен (индекс сходства Чекановского = 0,74), а в сезонной динамике проявляются весенний и осенний пики видового разнообразия. Весной преобладают унимодальные средиземноморские скальные виды обычные в сходных биотопах в Италии, Греции и Турции. Осенняя фауна пред-

ставлена унимодальными ирано-туранскими видами подсемейства *Amphipyginae*, развивающимися на травянистой растительности. Фауна северных склонов обоих каньонов сходна (индекс = 0,78) и представлена средиземноморскими видами, развивающимися на деревьях, преимущественно видами рода *Catocala*. Сезонная динамика видового разнообразия на склонах обоих каньонов с северной экспозицией характеризуется только одним пиком видового разнообразия – в мае, июне.

Характерной геоморфологической особенностью строения склона каньонов, является терраса между наклонной равниной, образованной осыпанием отвесного склона (педимент) и самой отвесной скалой. Подстилающим горизонтом таких террас является водоупорный слой, способствующий накоплению конденсатной влаги с поверхности отвесной скалы. Поэтому такая терраса становится центром видового разнообразия растений и бабочек, а в жаркие летние месяцы естественным резерватом для мультивольтинных средиземноморских видов и видов с широкими палеарктическими ареалами.

6.3. Вертикальная зональность

6.3.1. Западный (наветренный) склон Антиливанского хребта

Высотные пояса и растительные ассоциации для наветренного склона Антиливанского хребта выделены Шмида (Shmida, 1977), а так же Даниным и Питманом (Danin, Plitmann, 1987). В главе прослежены изменения видового состава совков с предгорий на высоте 200-300 м до высоты 2200м. Всего выявлен 291 вид совков, из них только 41 вид (14,1 %) встречался по всему склону, остальные 250 видов специфичны для отдельных биотопов.

6.3.2. Сравнение западного и восточного склонов Антиливанского хребта

Высотные пояса и растительные ассоциации для восточного склона Антиливанского хребта выделены Коэном (Cohen et al., 1981). Этот склон поднимается от Сирийской пустыни и только на высоте около 500 м на нем появляется типичная степная растительность, выше которой расположен пояс вечнозелёных дубов, за которым начинается пояс трагакантов.

Здесь пояс горных лесов и кустарников совершенно не выражен. Восточный склон обследован менее детально, чем западный, однако и на нём поймано 196 видов совок. Из них только 24 вида (12,2%) встречались по всему склону, остальные были специфичными для отдельных биотопов.

Фауна предгорий, представленная преимущественно видами сахаро-синдского происхождения, по составу крайне схожа с фауной пустыни Бадия в восточной Иордании (индекс сходства Чекановского = 0,78). Фауна степей на высоте 500 – 900 м, схожа со степной фауной Иорданской долины (индекс сходства = 0,73). Фауна совок вечнозелёных дубов фактически сходна на обоих склонах, однако открытые участки в дубовых лесах на восточном склоне гораздо суше, чем на западном, поэтому здесь преобладают ирано-туранские виды (14 из 19). Над поясом вечнозелёных дубов отмечено 12 горно-степных видов, в отличие от западного склона, преимущественно ирано-туранского происхождения.

Выше по склону начинается пояс трагакантов, населённый такими же видами, как и на противоположном склоне. Участков с альпийской растительностью на этом склоне не обнаружено.

Ниже приводятся краткие эколого-географические характеристики комплексов совок отдельных местообитаний горных склонов (рис. 7).

1) В нижней части западного склона на заболоченных и луговых участках присутствуют мультимодальные луговые (полифаги) и болотные (монофаги) виды с широкими палеарктическими ареалами.

2) В приречных лесах - унимодальные зимние, или ранневесенние монофаги, развивающиеся на деревьях, таких же, как и в лесной зоне Евразии.

3) В поясе лесов вечнозелёных дубов обитают унимодальные летние монофаги средиземноморского происхождения.

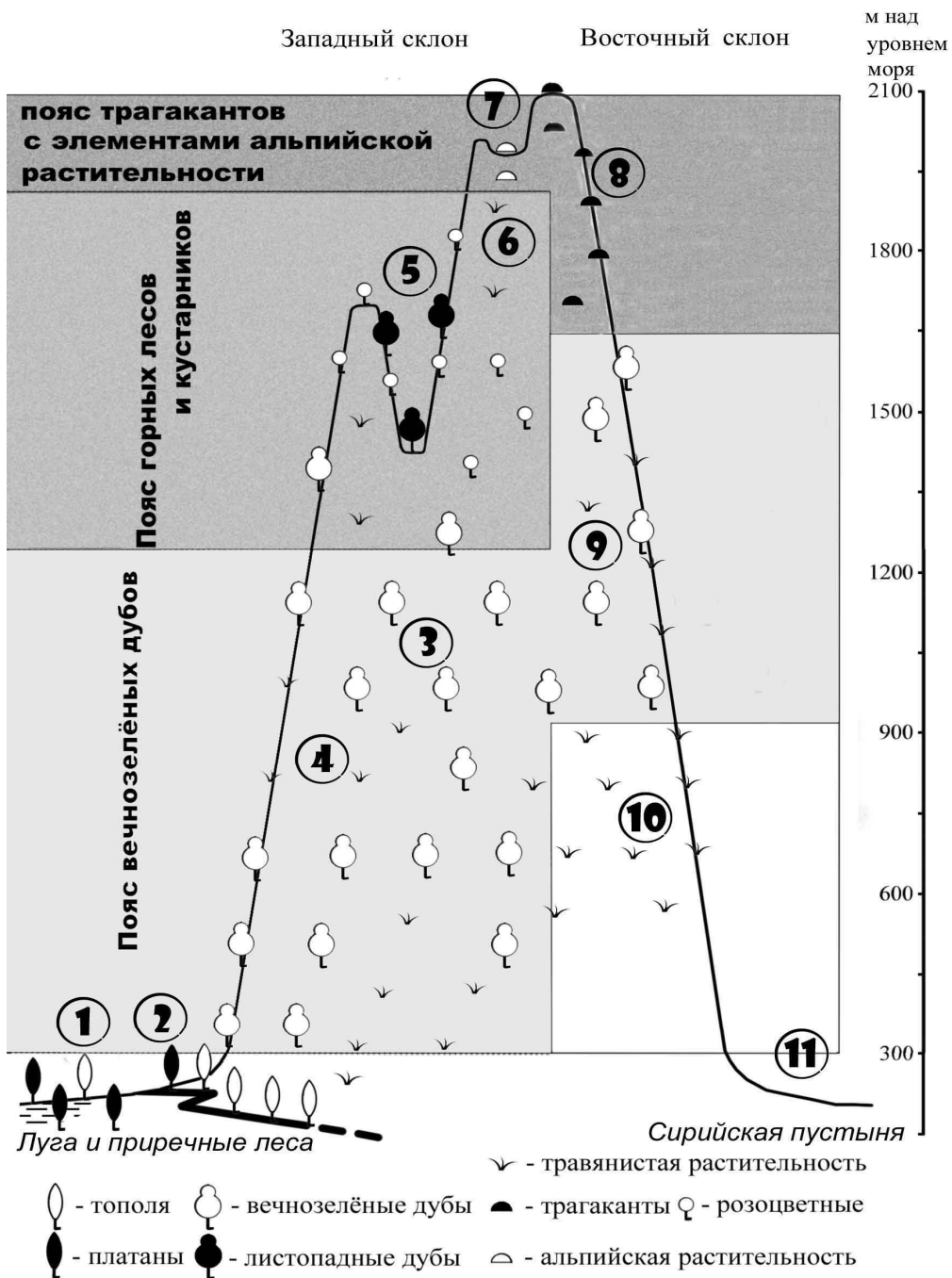


Рис. 7. Комплексы совок в южной части Антиливанского хребта. 1) Заболоченные и луговые участки. 2) Приречные леса. 3) Леса из вечнозелёного дуба. 4) Открытые участки среди леса. 5) Горные леса. 6) Горные степи. 7) Участки с альпийской растительностью. 8) Трагаканты. 9) Открытые участки среди леса. 10) Степи. 11) Сирийская пустыня.

4) В открытых местообитаниях среди леса на западном склоне - унимодальные летние и осенние полифаги со средиземноморскими и широко-палеарктическими ареалами, связанные с травянистой растительностью, а на восточном склоне - унимодальные осенние полифаги на травянистой растительности с ирано-туранскими ареалами.

5) В горных лесах обитают унимодальные осенние монофаги на листопадных дубах и розоцветных, распространенные так же и на юге лесной зоны Европы.

6) В горно-степных местообитаниях западного склона - унимодальные раннелетние и осенние средиземноморские и ирано-туранские полифаги, связанные с травянистой растительностью.

7) В альпийских местообитаниях - унимодальные раннелетние полифаги с горно-средиземноморскими ареалами на травянистой растительности.

8) В сообществах трагакантов - унимодальные раннелетние и осенние подгрызающие совки со средиземноморскими и ирано-туранскими ареалами.

9) В открытых местообитаниях среди леса на восточном склоне - унимодальные осенние полифаги на травянистой растительности с ирано-туранскими ареалами.

10) В степях предгорий восточного склона - унимодальные ранневесенние и осенние полифаги с ирано-туранскими ареалами на травянистой растительности.

11) У подножья восточного склона в Сирийской пустыне - унимодальные ранневесенние (монофаги) и осенние (полифаги) с сахаро-синдскими ареалами на эфемерной растительности.

6.3..3. Сравнение видового состава западных склонов Ливанского и Антиливанского хребтов

Реконструкция вертикального распределения совков на Ливанском хребте основана на анализе материалов, собранных Бетинским-Зальцем (Bytinski-Salz) в 1950 – 60-х годах в Ливане и публикаций Уилче (Wiltshire, 1940; 1952), Элисона и Уилче (Ellison and Wiltshire, 1939) и Тальхука (Talhouk, 1997). Растительные ассоциации и высотные

пояса наветренного склона Ливанского хребта (по Ramadan-Jaradi & Ramadan-Jaradi, 1999) соответствуют таковым на наветренном склоне Антиливанского хребта.

Отличия между хребтами проявляются в фауне предгорий и высокогорий. На Ливанском хребте отмечено 43 вида совков, не найденных на Антиливанском хребте. В высокогорьях Ливанского хребта отмечено 14 видов, отсутствующих в высокогорьях Антиливана. Преимущественно это горно-средиземноморские и широко распространённые в Палеарктике виды. В высокогорьях Антиливана пойман 21 вид, не отмеченный на Ливанском хребте. Большинство этих видов ирано-туранского происхождения.

В предгорьях Ливанского хребта большая площадь влажных биотопов по сравнению с Антиливаном. Поэтому, в предгорьях Ливанского хребта луговых и болотных видов значительно больше, в предгорьях Антиливана. В фауне высокогорий Антиливанского хребта преобладают ирано-туранские виды (79 %), тогда как на Ливанском хребте их всего 31 %. Такая разница связана с высоким уровнем увлажнения и меньшей сезонной амплитудой температур на наветренном склоне Ливанского хребта, по сравнению с континентальными и засушливыми вершинами Антиливана.

6.4. Преобладание подгрызающих совков - характерная особенность высокогорий

Характерной чертой обоих высокогорий является повышенное количество видов подгрызающих совков. Это происходит вследствие появления здесь видов специфических горных родов таких, например, как *Chersotis* и *Dichagyris*. Расцвет подгрызающих совков в горах, вероятно, связан с повышенной плотностью корней растений в почве. Стебли горных растений укорочены и прилегают к земле, а корневая система сильно развита и образует единую сеть для препятствования водному смыву на крутых горных склонах.

Глава 7. ОСОБЕННОСТИ ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СОВОК

В ЮВС выделены три ландшафтных района (глава 1.2.) в пределах, которых описано 25 биотопов. За основу выявления отдельных биотопов принято геоботаническое

описание (Danin, 1988). Эта схема дополнена нами выделением ряда местообитаний, характеризующихся наличием специфических видов совок. Для всех выделов указаны специфические виды совок, встречающиеся только в этом биотопе, а так же виды, находящиеся на окраине их ареалов и эндемики ЮВС. Рассматриваются трофическая специализация и время лёта специфических видов.

Глава 8. ЦЕНТРЫ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ СОВОК В ЮВС

8.1. Распределение видов, находящихся на окраине своего ареала по биотопам

Поскольку ЮВС расположено на границе трёх подобластей, почти половина видов совок здесь (294/634 – 46,4 %) находится на окраине своего ареала. Для сравнения, на территории соседних стран доля таких видов гораздо ниже. Например, в Турции – 11,4%, в Ираке - 6,2%, в Саудовской Аравии и Египте – 7,8%. Согласно пограничному положению ЮВС, большинство маргинальных популяций представлено средиземноморскими видами (98 видов – 33,3 %), ирано-туранскими (93 – 31,6 %) и сахаросиндскими (103 – 35 %). Для 86 видов в ЮВС отмечены популяции, далеко отстоящие от границ основного ареала (т.е. эксклавами).

Процент видов находящихся на окраине их ареала в различных биотопах составляет от 21,7% до 90,9% (рис. 8). Характерно, что большинство этих же видов являются специфическими для биотопов, которые они населяют. Это связано с тем, что выраженность экологических границ между различными биотопами на границе ландшафтных районов увеличивается (Safriel et al., 1994).

Анализ карты распределения биотопов с повышенным количеством видов на окраине их ареала и эксклавов показывает, что в пределах ЮВС они концентрируются либо в горных системах, либо в рифтовой долине (рис. 9). Все новые для науки виды обнаружены там же. Для многих видов описанных из ЮВС в XIX и XX веках, типовое местонахождение указано не определённо (например «Palestine»). Но для 56 видов оно известно с точностью до ближайшего населённого пункта.

Ландшафтные районы / биотопы	Специфические	На окраине ареала	На окраине ареала %	Сахаро-Синдские	Ирано-Туранские	Средиземноморские	Широкие палеарктические	Тропические
1. Горные леса	38	31	81,6		1	28	2	
3. Маквисы	7					3		
2. Приречные леса*	39	32	82,1		2	19	11	
4. Парковые (редкостойные) леса	2	2				2		
5. Лесостепь	12	5	41,7			3	2	
6. Луга*	16	12	75			7	5	
7. Поляны в Маквисах*	23	5	21,7			5		
8. Кустарничковая полупустель	27	7	25,9		5	2		
9. Степи	20	7	35		5	2		
10. Горные степи	57	41	71,9		26	15		
11. Трагаканты	26	23	88,5		14	7	2	
12. Участки с альпийской растительностью	7	7				6	1	
13. Полупустыни	11	3	27,3	1	2			
14. Пустыни аллювиальные*	42	36	85,7	32	4			
15. Пустыни глинисто-каменистые средневысотные*	15	5	33,3	5				
16. Скалистые участки в глинисто-каменистых пустынях*	11	9	81,8	8	1			
17. Пески прибрежной полосы Средиземного моря*	11	10	90,9	10				
18. Песчаные участки на дне рифтовой долины*	19	16	84,2	12	4			
19. Песчанно-скалистые участки*	13	10	76,9	9	1			
20. Кальцефитные биотопы*	4	4				4		
21. Прибрежные болота*	1	1				1		

Рис. 8. Количество специфических видов, видов на окраине ареала и их биогеографические характеристики. Биотопы отсортированы соответственно убыванию процента видов на окраине их ареала. Биотопы с более, 70% видов на окраине их ареала помечены жирным шрифтом. Ландшафтные районы: С – средиземноморский, ИТ – Ирано-Туранский, СС – Сахаро-Синдский.

Все эти виды так же были обнаружены либо в Ливанских горах – 16 видов, либо на склонах Антиливанских гор – 12 видов, либо в рифтовой долине и её окрестностях (Jerusalem, Jericho) – 28 видов. Несмотря на равномерное обследование территории Израиля, и Иордании в последние 18 лет, все 22 вида, описанных нами, так же были обнаружены в пределах рифтовой долины, или на хребте Антиливан.

8.2.Рефугиальные комплексы

8.2.1. Горные системы

Анализ вертикального распределения бабочек в различных горных системах Центральной Европы и Средиземноморья показал, что наибольшее видовое богатство приходится на нижние или средние высоты (Claridge, Singharao, 1978; Sanchez-Rodriguez, Baz, 1995). По мере подъёма уменьшается число неспециализированных горных видов, соответственно, увеличивается количество специализированных. При этом общее количество видов в высокогорьях снижено в связи со специфичностью условий. В отличие от таких горных систем, в горах ЮВС общее количество видов бабочек в высокогорьях не только не снижается, но даже увеличивается.

Такая особенность рассматривается как следствие смещения видов из низких высотных поясов на вершины из-за климатических флуктуаций. В ЮВС этот процесс усложняется различиями между западными и восточными склонами одних и тех же горных хребтов. На западных (наветренных) склонах зональность ранжируется от предгорных лугов до пояса трагакантов и альпийской растительности, а средние высоты служат убежищем для видов со средиземноморскими или широкими палеарктическими ареалами. На восточных (подветренных) склонах зональность ранжируется от Сирийской пустыни до горных степей и фауна меняется от сахаро-синдской до ирано-туранской (рис. 7). Поэтому, на вершинах гор в полной мере представлены специализированные виды высокогорий, как средиземноморской, так и ирано-туранской фауны.

Для 73.1 % видов специализированной горной фауны вершины Ливанского и Антиливанского хребтов являются окраиной их ареала. Этот феномен проявляется и на родовом уровне. Например, все 7 отмеченных в ЮВС видов горно-средиземноморского рода *Chersotis* не встречаются южнее этих хребтов. Для 17 из 25 видов горного, пре-

имущественно ирано-туранского рода *Dichagyris*, это также южная граница ареала. Остальные виды этого рода продвигаются на юг по вершинам сухих гор. Они отмечены на вершинах Иудейских гор, высоком Негеве (Мицпе Рамон) и 4 вида доходят вплоть до гор южного Синая (Санта Катарина – 2800 м). В зоне трагакантов в замкнутых долинах концентрируется альпийская растительность и здесь же встречается большинство специализированных горных видов рода *Hadena*, для которых эти долины также становятся южной окраиной ареала.

В горных степях ЮВС большая часть специфических видов так же находятся на южной окраине их ареала. Севернее, в центрах их ареалов они широко распространены в низинных травянистых биотопах, но по мере продвижения на юг поднимаются в горы. Например, это ряд обычных лесостепных европейских видов: *Hadena compta*, *Lygephila lusoria*, и даже несколько известных вредителей овощных и зерновых культур в Палеарктике: серая зерновая совка - *Apamea anceps*, совка восклицательная *Agrotis exclamationis*.

Западные склоны приморских хребтов являются южным форпостом для большинства средиземноморских моно- и олигофагов, развивающихся на деревьях. Среди них, виды связанные с розоцветными деревьями и кустарниками, как например все виды подсемейства *Psaphidinae*, *Catocala hymenaea*, *Tiliacea cypreago* и другие. Для видов развивающихся на листопадных дубах это также южная окраина ареала. Это виды рода *Dichonia*, *Maraschia grisescens*, *Rileyiana fovea*, *Scotochrosta pulla* и многие другие.

В приречных лесах у подножия западных склонов большинство видов так же находится на южной окраине их ареала. По большей части, это виды обычные в умеренных областях Европы и Азии, развивающиеся на тополях и ивах. Как, например виды родов *Orthosia*, *Acrionicta*, *Craniophora*, *Lithophane*, а также виды рода *Egira*, связанные преимущественно с платанами.

По внутриконтинентальной цепи гор (от Антиливана в Сирии до гор Эдом в южной Иордании) прослеживается ещё одна граница распространения видов. Здесь исчезает ряд ирано-туранских видов, которые не переходят через рифтовую долину в Средизем-

номорскую (прибрежную) часть ЮВС. Например, это *Eicomorpha antiqua*, *Cucullia hemidiaphana*, *Caradrina belucha* и *Tarachephia hueberi*.

8.2.2. Рифтовая долина

Рифтовая долина является северной частью Большого Африканского разлома, и опускается в районе Мёртвого моря на 420 м ниже уровня мирового океана. Множество пустынных видов в ЮВС встречаются только узкой полосой по дну этой долины. Из 55 специфических видов, населяющих эту долину, большинство так же находятся на окраине их ареала. Часть из них - псаммофилы из внутренних районов Сахары, как например виды родов *Anumeta*, *Anydrophila*, *Eremodrina*, или виды обычные для лёссовых почв Аравийского полуострова, как например пустынные виды рода *Agrotis*, *Polymixis juditha*, *P. lea*, *P. aegyptiaca*, *Diadochia stigmatica* и другие.

Своеобразной смесью различных фаун являются пресноводные оазисы в рифтовой долине. Здесь большинство специфических видов также находятся на окраине своего ареала. Часть из них – типичные обитатели оазисов в пустынях Африки и Аравийского полуострова, например: *Condica palaestinensis*, *Arenostola deserticola*, *Rhabdophera arefacta*, другие типичны для эфиопской фауны, как например виды рода *Ulotrichopus*.

8.2.3. Побережье Средиземного моря

На побережье маргинальные популяции видов обнаружены в двух типах биотопов. Один из них, орошаемые парки скверы и газоны в городах и населённых пунктах, где обычны виды, интродуцированные из тропической Африки и Индии. Другой - песчаные дюны со своеобразной псаммофильной фауной распространённой от песков Андалузии вдоль южного побережья Средиземного моря.

8.3. Климатические ритмы и видовое разнообразие совок

Дизъюнкция ареалов совок ЮВС возможно происходила при чередовании периодов потепления и похолодания климата в течение последних 3-5 миллионов лет (четвертичный период). Периоды наступления ледников связаны в ЮВС и Сахаре с периодами

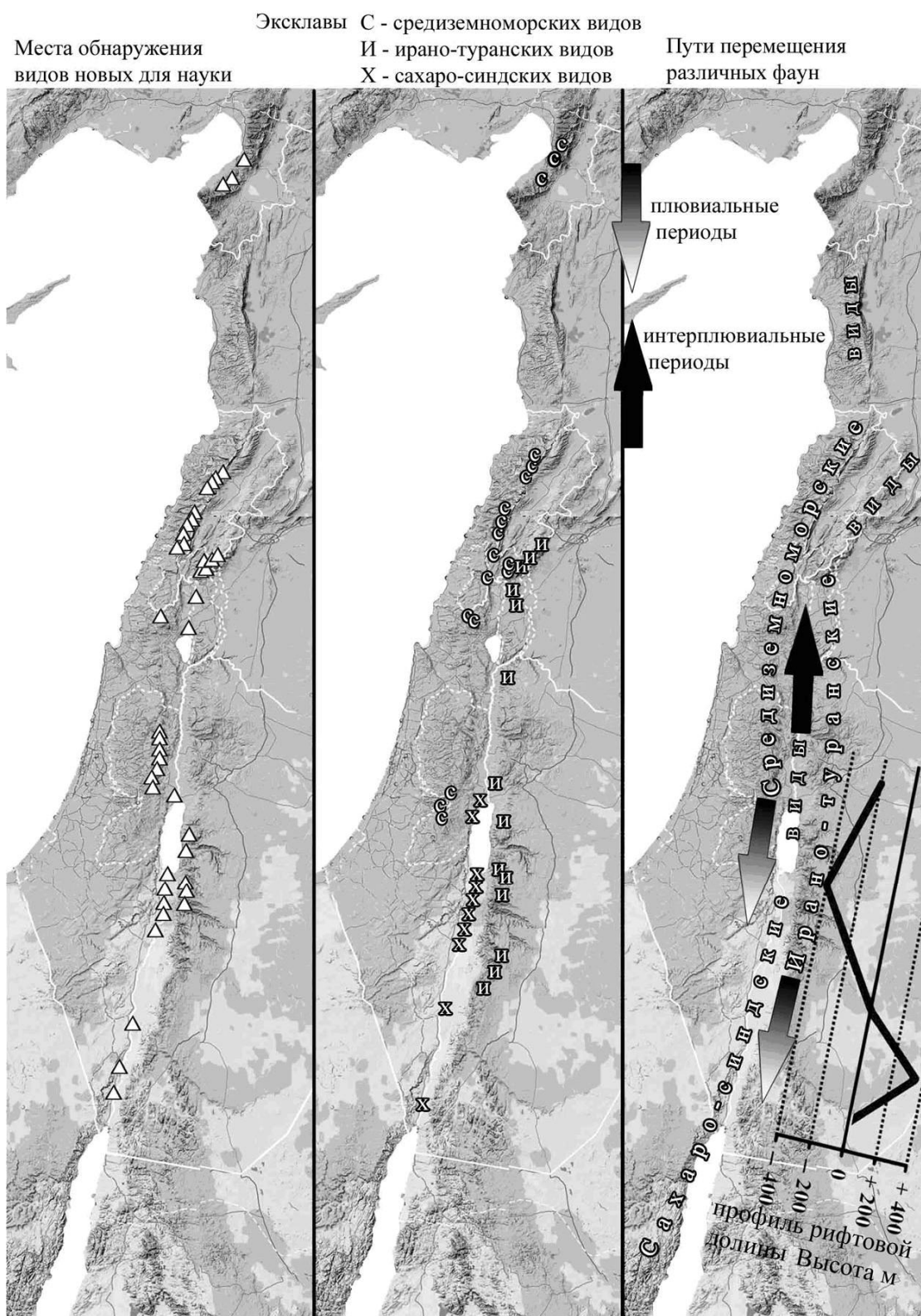


Рис. 9. Места находок новых видов, экскавы и вероятные пути исторических миграций различных ареалогических групп.

увеличения осадков (плювиальные периоды), а отступления ледников - с иссушением (интерплювиальные периоды) (Смит, 1990).

Чередование ряда плювиальных и интерплювиальных периодов приводило к тому, что на территорию ЮВС попадали попеременно как европейские виды (в плювиальные периоды), так и виды сахарского и эфиопского происхождения (в интерплювиальные периоды). Беспрепятственному перемещению фауны способствовало меридиональное направление горных хребтов и рифтовой долины соответствующее направлению изменения климатического градиента. При этом горы и рифтовая долина становились своеобразными ловушками для видов, у которых по ЮВС проходила граница ареала. В случае исчезновения вида в пределах его основного ареала, эти структуры становились его единственным местообитанием.

Для северных видов возможность сохранения в период иссушения предполагала смещение в более влажные и прохладные высокогорья. Горные леса, вероятно, оказались рефугиумами древнего пояса западно-палеарктических широколиственных лесов, поскольку именно ЮВС было в наименьшей степени затронуто оледенением (Абатуров, 2007). В пустынной части рифтовой долины периоды увлажнения способствовали проникновению с юга эфиопской фауны, а периоды иссушения – проникновению аравийской и сахарской фаун. Эта часть долины в продольном профиле представляет собой свод (рис. 9 «Пути перемещения различных фаун»). Южное крыло свода начинается от уровня мирового океана (северная оконечность Красного моря), северное – на 420 м ниже уровня океана (Мёртвое море), а центральная часть приподнята на 350 м над уровнем моря (в районе мошава Фаран). Поэтому, «отступление» пустынной фауны в периоды увлажнения и похолодания в рифтовой долине происходило не на юг, а на север – в более низкий и жаркий район Мёртвого моря.

Анализ фауны совок на разных крыльях свода выявил отличия по ряду псаммофильных видов совок. Только на южном крыле свода встречаются: *Anumeta hilgerti*, 1909, *Anumeta cestis*, *Odontelia daphnadeparisae*, *Boursinia lithoxylea*. Только на северном крыле свода встречаются: *Scythocentropus eberti*, *Anydrophila stuebeli*, *Anumeta spilota*, *Anumeta henkei* и ряд других.

Глава 9. ИЗМЕНЕНИЯ ФАУНЫ СОВОК ЮГО-ВОСТОЧНОГО СРЕДИЗЕМНО-МОРЬЯ В ТЕЧЕНИЕ ПОСЛЕДНИХ 150 ЛЕТ. РЕДКИЕ И ЛОКАЛЬНЫЕ ВИДЫ

9.1. Изменение видового состава совок в течение последних 150 лет

Сборы совок в ЮВС начались ещё в середине XIX столетия, и большая часть старинного материала хранится в музее естественной истории при Тель-авивском университете. На основании анализа коллекционного материала прослежены изменения в фауне совок, произошедшие в течение последних 150 лет. Для некоторых видов отмечено увеличение встречаемости, для других – снижение. Риск исчезновения многих популяций совок в ЮВС крайне велик в связи с возрастающей хозяйственной деятельностью человека, в особенности это относится к видам на окраине их ареала.

Соответственно типу ареала и особенностям биологии выделены 3 группы исчезнувших видов, а так же видов ставших крайне редкими.

1. Виды, встречающиеся на вершинах гор. Ряд видов, обычных в горах, в действительности не являются специализированными горными. Это средиземноморские и широко распространенные палеарктические виды, поднимающиеся в горы только на южной окраине их ареала. Такие виды встречаются в поясе горных лесов, обычно на дне каньонов. Некоторые из них не регистрировали уже много лет, как например *Euxoa nigrofusca* и *Ochropleura leucogaster*, пойманные в последний раз в 1960. Некоторые стали крайне редкими, как например - *Dichagyris flammata*, *Euxoa conspicua*, *Noctua interjecta*. Серая зерновая совка была поймана в ЮВС последний раз в 1998 г. на вершинах хребта Антиливан. Исчезновение этих видов может быть связано с общим потеплением климата.

2. Луговые виды. Некоторые из них, обычные в сборах середины прошлого века, также исчезли. Так, например *Acontia trabealis*, *Abrostola clarissa* уже многие годы не попадают в ловушки. Крайне редкой и локальной стала *Acontia titania*, что связано, вероятно, с исчезновением лугов.

3. Степные виды. Некоторые из этих видов исчезли, или стали крайне редкими. Большая их часть на склонах рифтовой долины (в верхней части Иудейской пустыни, в Иорданской долине). Это 2 вида рода *Euchalcia* – *E. emichi* и *E. augusta*, а так же *Agrotis*

margelanoides, *Metopoceras felicina*, *Cucullia santonici*, *Omphalophana anatolica* и *Rhyacia arenacea*. По всей вероятности, исчезновение этих видов связано с сельскохозяйственным освоением этих территорий. Три степных вида были пойманы по одному экземпляру ещё в XIX веке и уже тогда были, вероятно, крайне редкими. В настоящее время судьбу их трудно оценить. Это: *Pamparama acuta*, *Recophora beata* и *Cleonymia opposita*. Ещё один вид - *Cryphia amseli* известен только в одном экземпляре из окрестностей Мёртвого моря (Иерихон).

Большинство новых видов, описанных в последние годы, по всей вероятности являются эндемиками ЮВС. Ни один из них пока не найден в соседних странах. По большей части - это редкие виды, однако есть и весьма обычные, но локальные. Это, например: *Odontelia daphnadeparisae* - псаммофил из пустыни Арава, 2 степных вида обычных в октябре в окрестностях Тибериатского озера: *Polymixis steinhardti* и *Episema tamardayanae*. В разделе рассматриваются особенности биологии, распространение и уровни численности этих видов.

9.2. Влияние выпаса скота на видовой состав и численность совок

В последние десятилетия природа ЮВС существенно изменилась под воздействием хозяйственной деятельности человека. Исчезли, или сохранились только в заповедниках и национальных парках некоторые биотопы присущие ЮВС. Это прибрежные болота, луга, приречные леса. В связи со строительством гостиничных комплексов катастрофически сократилась площадь прибрежных песков. Из-за сельскохозяйственного освоения пустыни Арава сократилась площадь песчаных участков на дне рифтовой долины. Наиболее обычным типом воздействия на природу в ЮВС является выпас скота (прежде всего коз и овец).

Влияние выпаса скота на различные сезонно-фаунистические комплексы совок было прослежено в Иудейской пустыне. Выделено 3 комплекса. а) не специализированные мультимодальные виды; специализированные степные представлены 2-мя группами б) унимодальными весенними видами и в) унимодальными осенними. Количество мультимодальных видов на участках с выпасом скота в целом за год снизилось на 18,2% (табл. 5), а унимодальных – осенних – на 22,7%.

Таблица 5

Влияние выпаса скота на количество видов (процент снижения числа видов).

Участки	Мультимодальные	Унимодальные		Всего
		Весенние	Осенние	
Без выпаса	44	72	97	213
С выпасом	36 (18,2%)	18 (75%)	75 (22,7%)	129 (39%)

Наибольшее влияние выпас скота оказал на весенние унимодальные виды, снизив их численность на 75%. В первую очередь, пострадали виды, развивающиеся на злаках (Poaceae), это виды родов: *Autophila*, *Leucania*, *Mythimna*, *Apamea* и на гвоздичных (Caryophyllaceae) – родов *Hadena*, *Enterpia* и *Sideridis*.

Для территории ЮВС характерно большое количество поселений с регулярно-орошаемой садово-приусадебной растительностью. Сравнение фауны совков в поселениях и их окрестностях (табл. 6) показало, что все 40 выявленных мультимодальных вида встречаются в обоих местообитаниях, по крайней мере, весной и осенью. С июля по сентябрь – когда травянистая растительность в природе высыхает, мультивольтинные виды практически исчезают в окрестностях поселений, а в самих поселениях их численность возрастает. Количество унивольтинных осенних видов несколько выше в окрестностях, чем в самом поселении. Это происходит за счёт подгрызающих совков видов родов *Xestia* и *Euxoa*. Наибольшие отличия между местообитаниями отмечены для унивольтинных весенних видов. В поселениях не зарегистрированы виды подсемейства Oncocnemidinae - обитатели каменистых склонов и виды приречных лесов (рода *Acronicta*, *Egira*, *Orthosia*).

Таблица 6

Сравнение видового состава совок в поселениях и их окрестностях (процент снижения числа видов).

Участки	Мультимодальные	Унимодальные		Всего
		Весенние	Осенние	
Окрестности	40	39	76	155
Посёлок	40 (0%)	6 (84,6%)	58 (23,7%)	5 (32,3%)

Глава 10. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ВРЕМЯ ЛЁТА ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ СОВОК В ЮВС

В главе приводятся ареалогические и экологические характеристики для всех 634 видов ЮВС. Распространение, характерные биотопы, сроки лёта в различных биотопах, а также кормовые растения для каждого вида приводятся на основании собственных данных для Израиля, Иордании и Синая (Kravchenko, Hausmann & Müller, 2006). Аналогичные данные по Ливану и Сирии приведены на основании анализа коллекционного материала из Музея Естественной Истории в Тель Авиве, различных Европейских музеев и литературных данных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У совок имеются специальные адаптации биологии развития. Они позволяют им освоить широкий спектр экологических ниш, различающихся по гидротермике и ресурсной базе, и поддерживать в них стабильное присутствие. В ЮВС отмечено высокое фаунистическое разнообразие и плотность населения совок. Многие виды – актуальные вредители сельскохозяйственных культур. Изучение закономерностей пространственного распределения совок и особенностей циклов их развития в разных типах экосистем представляют интерес для оценки адаптационного потенциала, а также для разработки методов контроля вредителей культурных растений.

ВЫВОДЫ

1. В результате фаунистических исследований в ЮВС было выявлено 634 вида совков, относящихся к 27 подсемействам, 34 трибам и 213 родам.

2. Высокое обилие видов объясняется тем, что юго-восточное Средиземноморье расположено на стыке трёх фаунистических подобластей: Средиземноморской, Сахаро-Синдской и Ирано-Туранской. Благодаря сильной расчленённости рельефа, большой амплитуде высот, различной экспозиции склонов по отношению к солнечному свету и ветровому переносу влаги, виды с различными экологическими требованиями находят здесь условия, подходящие для их существования.

3. Выявлены четкие границы фаунистических подобластей хорошо прослеживаются в пределах юго-восточного Средиземноморья и соответствуют трём различным типам климата, трём фитогеографическим зонам с различным биогеографическим составом растений, а так же трём биогеографически различным фаунам совков. Показано, что на границах между подобластями преобладают виды совков с крайне широкими ареалами, в большинстве своём полифаги, приуроченные к нарушенным местообитаниям, что соответствует неустойчивому видовому составу растений на этих границах.

4. Соответственно пограничному положению между подобластями, в фауне ЮВС повышенное количество видов находится на окраине их ареалов (42,1%), и часто представлены популяциями, далеко отстоящими от границ их основного ареала (эксклавами). Эти же виды являются специфическими для отдельных биотопов, в связи с увеличением гетерогенности среды на границах между крупными биогеографическими выделами.

5. Повышенное количество эксклавов связано с особенностями генезиса фауны ЮВС, связанными с структурой ландшафтов: меридиональное направление гор и рифтовой долины разрешает беспрепятственное перемещение фауны в север-южном направлении и миграции между горными склонами и рифтовой долиной при вековых колебаниях климата.

6. Адаптация сезонных циклов развития совков состоит в синхронизации периода развития гусеницы с периодом массовой вегетации кормового растения. Выявлены две

стратегии, позволяющие осуществить эту цель. Ранневесенние виды откладывают яйца избирательно - на свои кормовые растения в начале периода их вегетации. Это виды-специалисты, олиго- или монофаги, их пространственное распределение агрегированное, поскольку соответствует пространственному распределению их кормовых растений. Осенние виды откладывают яйца задолго до периода активной вегетации растений. Это виды-генералисты откладывающие яйца не избирательно на сухие растения. Такая стратегия предполагает полифагию, а пространственное распределение таких бабочек весьма однородно.

7. Анализ динамики разнообразия совков за последние 100-150 лет показал, что снижение числа видов происходит за счёт Средиземноморских и широко распространенных палеарктических видов, поднимающихся в горы на окраинах их ареалов, а так же за счёт уменьшения числа луговых видов. Вероятно, в обоих случаях причиной их исчезновения является глобальное потепление.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРИАЦИИ:

Публикации в периодических изданиях (выделены издания из списка ВАК РФ)

1. Кравченко В.Д., 1981. Взаимосвязь между летом на свет и мобильностью у *Helicoverpa armigera* Hb. (Lepidoptera: Noctuidae). **Зоологический журнал**, 9 (8): 1267-1269.
2. Кравченко В.Д., 1981. Ночная активность *Helicoverpa armigera* Hb. **Зоологический журнал**, 60 (11): 1640-1644.
3. Булеза В.В., Мытус Э.Р., Ковалёва А.С., Каган М.З., Кравченко В.Д. и Апасов С.Г., 1983. Хлопковая совка (*Helicoverpa armigera* Hb.). Лёт самцов на компоненты полового феромона. **Доклады Академии Наук СССР**, 272 (1): 244-247.
4. Кравченко В.Д., 1984. Поведение хлопковой совки (*Helicoverpa armigera* Hb.) в естественных условиях. **Зоологический журнал**, 63 (5): 682-686.
5. Кравченко В.Д., 1984. Влияние освещения на ритм призывной активности *Heliothis virescens* L.: Noctuidae. **Зоологический журнал**, 63 (6): 937-940.

6. Кравченко В.Д., 1985. Влияние возраста на ритм репродуктивной активности у (*Heliothis armigera* Hb. Noctuidae). **Известия Азербайджанской Академии Наук.** 3, 54-59
7. Кравченко В.Д., 1986. О связи между мобильностью и лётом на свет у ночных бабочек. **Зоологический журнал**, 65 (6): 859-866.
8. Кравченко В.Д., 1987. Суточный ритм лёта трёх подгрызающих видов совков (Lepidoptera: Noctuidae) к синтетическим половым аттрактантам в Азербайджане. **Зоологический журнал**, 66 (9): 1421-1423.
9. Pavlíček, T., Chikatunov V., Kravchenko V.D., Zahradnik P. & Nevo A., 1999. New records of deathwatch beetles (Anobiidae) from Israel. **Zoology in the Middle East.** 17: 77-78.
10. Kravchenko V.D., Hacker H., & Nevo A., 2001. List of Noctuoidea (Lepidoptera) collected in Israel. *Esperiana*. 9: 459-474.
11. Hacker H., Kravchenko V.D. & Yarom I., 2001. List of Noctuoidea (Lepidoptera) collected in Arava (Israel) with faunistical and ecological comments. *Esperiana*. 9: 515-534.
12. Gershenson Z., Kravchenko V.D., Pavlíček T. & Nevo A. 2001: New records of Yponomeutoid moths in Israel (Lepidoptera: Yponomeutidae, Plutellidae, Argyresthiidae). *Mitteilungen des Internationalen Entomologischen Vereins*. 26, 3/4: 147-153.
13. Kravchenko V.D., Pavlíček T., Chikatunov V. & Nevo A., 2002, a. Seasonal and spatial distribution of butterflies (Lepidoptera: Rhopalocera) in "Evolution Canyon", Lower Nahal Oren, Mt. Carmel, Israel. *Ecologia Mediterranea*. 28/1: 98-112.
14. Kravchenko V.D., Hacker H. & Nevo A., 2002, b. "Evolution Canyon" model: Inter-slope differences in Noctuidae (Lepidoptera) of two canyons in Carmel and Galilee mountains, Israel. *Esperiana*. 9: 451-458.
15. Kravchenko V.D., Hacker H. & Nevo A., 2002. "Evolution Canyon" model: Inter-slope differences in occurrence of Noctuidae (Lepidoptera) of two canyons in Carmel and Galilee mountains, Israel. *Israel Journal of Zoology* (в настоящее время - **Israel journal of ecology & evolution**). 48(2):178 – 183.

16. Mandelik, Y., Dayan T., Chikatunov V., & Kravchenko V.D., 2002. Measuring species diversity: sampling effort for beetles, moths and vegetation of the San-San Nature Reserve. *Israel Journal of Zoology* (в настоящее время - **Israel journal of ecology & evolution**). 48(2):174 – 186
17. Pavlíček T., Sharon D., Kravchenko V.D., Saaroni H. & Nevo A., 2003. Microclimatic inter slope differences underlying biodiversity contrasts in “Evolution Canyon”, Mt. Carmel, *Israel Journal of Earth Sciences*. 52: 1-9.
18. Kravchenko V.D., Fibiger M., Mooser J. & Müller G.C., 2005. The *Polymixis* Hübn., [1820] genus-group of Israel, with description of one new species and one new subspecies (Lepidoptera, Noctuidae). **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 33 (132): 487-502.
19. Kravchenko V.D., Fibiger M., Müller G.C. & Ronkay L., 2005. The Cuculliinae (Lepidoptera: Noctuidae) of Israel. **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 33 (129): 83-95.
20. Kravchenko V.D., Fibiger M., Ronkay L., Orlova O., Mooser J., Chuang Li, Müller G.C., 2005. Plusiinae (Lepidoptera: Noctuidae) of Israel. **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 33 (132): 449-459.
21. Kravchenko V.D., Orlova O., Fibiger M., Ronkay L., Mooser J., Chuang Li, Müller G.C., 2005. The Heliothinae (Lepidoptera: Noctuidae) of Israel. **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 33 (131): 365-374.
22. Kravchenko V.D., Müller G.C., Orlova O. & Seplyarsky V., 2005. The Catocalinae (Lepidoptera: Noctuidae) of Israel. *Russian Entomological Journal*. 13 (3): 175-186.
23. Witt T., Günter C., Kravchenko V.D., Miller M., Hausmann A. & Speidel W., 2005. A new *Olepa* species from Israel (Lepidoptera: Arctiidae). *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen*. 54 (3/4): 101-115.
24. Müller G.C., Kravchenko V.D., Speidel W., Hausmann A., Ortal R., Miller M., Orlova, O. & Witt T., 2005. The distribution, phenology, ecology, behaviour and conservation issues of the new Israeli tiger moth *Olepa schleini* (Lepidoptera: Arctiidae). *Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft*. 95: 19-30.

25. Müller G.C., Kravchenko V.D., Speidel W., Hausmann A., Orlova O., Toledo J. & Witt T., 2005. Description of early stages and laboratory breeding of *Olepa schleini* (Lepidoptera: Arctiidae). *Mitteilungen der Münchener Entomologischen Gesellschaft*. 95: 11-18.
26. Müller G.C., Kravchenko V.D., Chuang Li, Mooser J., Orlova O., Speidel W., Witt T., 2005. The Nolidae (Lepidoptera) of Israel. *Atalanta*. 36(1/2): 248-256.
27. Müller G.C., Kravchenko V.D., Phillips A., Shwar-Tzachor R. & Beniamini D., 2005. The first record of the Eremic Lycaenid *Deudorix livia* (Klug, 1834) in Europe. *Atalanta*. 36(1/2): 109-112, plates 379, 380
28. Eitschberger U., Kravchenko V.D., Chuang Li, Speidel W., Witt T. & Müller G.C., 2005. Zwei neue Hemaris Dalman, 1816-Arten (Subgenus *Mandarina* Eitschberger, Danner & Surholt, 1998) aus dem Nahen Osten (Lepidoptera, Sphingidae). *Atalanta*. 36(1/2): 199-208.
29. Müller G.C., Kravchenko V.D., Chuang Li, Eitschberger U., Miller M., Orlova O., Speidel W., Witt T., 2005. The Sphingidae of Jordan: Distribution, Phenology & Ecology. *Atalanta*. 36(1/2): 209-220.
30. Müller G.C., Kravchenko V.D., Chuang Li, Eitschberger U., Hausmann A., Miller M., Orlova O., Ortal R., Speidel W. & Witt T., 2005. The Hawk Moths of Israel: Distribution, Phenology and Ecology (Lepidoptera: Sphingidae). *Atalanta*. 36(1/2): 222-236.
31. Müller G.C., Kravchenko V.D., Chuang Li, Mooser J., Orlova O., Philips A., Speidel W. & Witt T., 2005. The Notodontidae (Lepidoptera) of Israel. *Atalanta*. 36(1/2): 237-247.
32. Kravchenko V.D., Orlova O., Fibiger M. & Müller G.C., 2006. The Noctuinae (Lepidoptera: Noctuidae) of Israel. **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 34 (136): 353-370
33. Fibiger M., Kravchenko V.D. D., Mooser J., Li C. & Müller G.C. C., 2006. The species of the genus *Episema* Ochsenheimer, 1816 from Israel: Distribution, Phenology and Ecology; with taxonomical notes and the description of two new species (Lepidoptera: Noctuidae). **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 34 (136): 383-394

34. Kravchenko V.D., Müller G.C., Fibiger M., Mooser J. & Ronkay L., 2006. A new *Euchalcia* Hübner, [1821] species from Israel (Lepidoptera, Noctuidae, Plusiinae). **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 34/136: 345-352
35. Fibiger M., Kravchenko V.D. D., Li C., Mooser J. & Müller G.C. C., 2006. A new species in the genus *Pseudohadena* Alphéraky, 1889 from Israel (Lepidoptera: Noctuidae, Xyleninae). **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 34 (136): 337-343
36. Kravchenko V.D., Orlova O., Fibiger M., Mooser J., Chuang Li & Müller G.C., 2006. The Acronictinae, Bryophilinae, Hypenodinae and Hypeninae (Lepidoptera: Noctuidae) of Israel. **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 34 (135): 255-264
37. Müller G.C., Gyulay M., Ronkay G., Ronkay L., Speidel W., Kravchenko V.D., Mooser J. & Witt T., 2006. The Drepanoidea of Israel: Distribution, Phenology and Ecology (Lepidoptera: Thyatiridae and Drepanidae), with description of a new species. *Entomofauna*. 27: 57-76
38. Müller G.C., Kravchenko V.D., Chikatunov V., Ortal R., Orlova O., Chuang Li, Witt T., Speidel W., Mooser J. & Hausmann A., 2006. General aspects of the Israeli Light-trap Network concerning Coleoptera. *Esperiana*. 12: 281 – 288
39. Kravchenko V.D., Hausmann A. & Müller G.C. 2006. Deserticolous Noctuidae from Israel: New host plant records and description of larval habitats (Lepidoptera: Noctuidae). *Mitt. Münch. Ent. Ges. (Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft)*. 96: 27-40
40. Kravchenko V.D., Fibiger M., Mooser J., Junnila A. & Müller G.C., 2007. The Eublemminae (Lepidoptera: Erebiidae) of Israel. **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 35 (140):513-519
41. Kravchenko V.D., Fibiger M., Mooser J., Junnila A. & Müller G.C., 2007. The Hadeninae (Lepidoptera: Noctuidae) of Israel. **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 35 (140): 441-454

42. Kravchenko V.D., Fibiger M., Mooser J., Junnila A. & Müller G., 2007. The Tribes Prodenini and Caradrinini (Lepidoptera: Noctuidae: Xyleninae) of Israel. **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 36 (141):133-143
43. Kravchenko V.D., Fibiger M., Mooser J., Junnila A. & Müller G., 2007. The Israeli species of the subtribe Xylenina (Lepidoptera: Noctuidae, Xyleninae). **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**. 36 (141): 9-17
44. Mandelik Y., Dayan T., Chikatinov V. & Kravchenko V.D., 2007. Realibility of a Higher-Taxon Approach to Richness, Rarity, and Composition Assessments at the Local Scale. **Conservation Biology**. 21 (6): 1506–1515
45. Miller M., Müller G.C., Kravchenko V.D., Vernon K., Matheson C., Hausmann A., 2007. DNA-based identification of Lepidoptera larvae and plant meals from their gut content. *Russian Entomological Journal*. 15 (4): 427-432
46. Witt T.J., Kravchenko V.D.D., Speidel W., Mooser J., Junnila A & Müller G.C., 2007. A new *Amata* species from Israel (Arctiidae, Syntominiinae). *Nota lepidopterologica*. 30 (2): 367 – 373
47. Kravchenko V.D., Ronkay L., Speidel W, Witt T, Fibiger M, Rybalov L., Dawd M., Junnila A. & Müller G.C., 2007. Contribution to the Noctuidae (Lepidoptera) fauna of Ethiopia. *Atalanta*. 38, 3/4: 385-393
48. Müller G., Kravchenko V.D., Ronkay L., Speidel W., Witt T., Mozer J. & Zilli A., 2007. A new *Odontelia* Hampson, 1905 species from Israel (Lepidoptera, Noctuidae, Hadeniinae). *Entomologische Zeitschrift*. Stuttgart 117 (6): 243-247
49. Kravchenko V.D., Fibiger M., Mooser J., Junnila A. & Müller G., 2008. Apameinae (Lepidoptera: Noctuidae) of Israel. **Sociedad Hispano-Luso-Americana de Lepidopterologia (SHILAP)**: 253-259
50. Müller G.C., Kravchenko V.D., Witt T., Junnila A., Mooser J., Saldaitis A., Reshóft K., Ivinskis P., Zahiri R. & Speidel W., 2008. New underwing taxa of the section of *Catocala lesbia* Christoph, 1887 (Lepidoptera, Noctuidae). *Acta Zoologica Lituanica*. 18 (1): 30-49

51. Kravchenko, Speidel W., Witt T.J., Mooser J., Seplyarsky V., Aidas Saldaitis, Junnila A., Müller G.C., 2008. A new species of *Catocala* from Israel (Lepidoptera, Noctuidae). *Acta Zoologica Lituanica*, 18 (2): 127 – 130

52. Kravchenko V.D., Müller G., 2009. Seasonal and spatial distribution of the Noctuidae (Lepidoptera) of the Arava Valley, Israel. *Israel Journal of Entomology*. 38: 19-34

53. Kravchenko, Witt, Speidel, Mooser, Junnila & Müller, 2009. The Eariadinae and Chloephorinae (Lepidoptera: Noctuoidea, Nolidae) of Israel: Distribution, Phenology and Ecology. *Russian Entomological Journal*. 18(2): 1-5

Главы в книгах:

54. Müller G.C., Kravchenko V.D. & Schlein Y., 2005. Die Erforschung der Israelischen Lepidopteren Fauna. In Schoenitzer, K (ed.): *Tiere und Kunst aus Israel. Berichte der Freunde der ZSM* 2: 30-39. ISBN 3-00-017303-X

55. Müller G.C., Kravchenko V.D., 2005. Insektenforscher in Israel. In: *Tiere und Kunst aus Israel. In Schoenitzer, K (ed.): Tiere und Kunst aus Israel. Berichte der Freunde der ZSM* 2: 15-17. ISBN 3-00-017303-X

Книги:

56. Gershenson, Z.S., Pavlíček, T, Kravchenko, V & Nevo, E, 2006. Yponomeutoid Moths (Lepidoptera: Yponomeutidae, Plutellidae, Argyresthiidae) of Israel, *Pensoft Series Faunistica* 58, ISSN 1312-0174. Sofia-Moscow: 200pp.

57. Kravchenko, V.D., Fibiger, M., Hausmann A. & Müller G.C., 2007. The Lepidoptera of Israel, Vol. 1, Erebidae. *Pensoft Series Faunistica* 62, ISSN 978-954-642-287-3. Eds. by Müller, G.C., Kravchenko, V.D., Hausmann, A., Speidel, W., Mooser J. & Witt T.J. 167pp.

58. Kravchenko, V.D., Fibiger, M., Hausmann A. & Müller G.C., 2007. The Lepidoptera of Israel, Vol. 2, Noctuidae. *Pensoft Series Faunistica* 63, ISSN 1312-0174. Eds. by Müller, G.C., Kravchenko, V.D., Hausmann, A., Speidel, W., Mooser J. & Witt T.J. 320pp.