

УДК 595.762.12

## ЖУЖЕЛИЦЫ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ВЫСОКОГОРИЙ ОЛЬСКОГО ПЛАТО, КОЛЫМСКОЕ НАГОРЬЕ

© 2013 г. О. Л. Макарова<sup>1</sup>, К. В. Макаров<sup>2</sup>, Д. И. Берман<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия  
e-mail: ol\_makarova@mail.ru

<sup>2</sup>Московский педагогический государственный университет, Москва 129278, Россия  
e-mail: kvmac@inbox.ru

<sup>3</sup>Институт биологических проблем Севера СО РАН, Магадан 685000, Россия  
e-mail: dber@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.03.2013 г.

Исследована фауна жужелиц в 12 биотопах тундрового пояса Ольского плато, расположенного в 130 км к северо-западу от Магадана. Выше границы леса (900–1200 м) найдено 16 видов, что сравнимо с разнообразием в горных тундрах верховий Колымы (Берман и др., 1984; Бухкало, 1997), но фаунистическое сходство невелико (коэффициент Жаккара 22–29%). Помимо широко распространенных видов, выделяется группа видов с характерными ареалами (обитатель горных тундр Восточной Сибири *Carabus kolymensis* Lafer 1989, сибирско-американский преимущественно арктический *Pterostichus agonus* G. Horn 1880, восточносибирский бореальный *Pterostichus eximius* A. Mor. 1862). Обсуждены особенности использования термина “арктический вид” в ареалогических и экологических исследованиях.

**Ключевые слова:** жужелицы, горные тундры, ареалогический анализ, ландшафтно-зональное распределение, арктический вид, северо-восток Азии.

DOI: 10.7868/S0044513413080114

Категорию “арктический вид” весьма по-разному используют в литературе (см. Чернов, Матвеева, 2002), нередко смешивая ее географический (ареалогический) и ландшафтно-зональный (связанный с характеристикой “оптимума” условий для вида) аспекты. По-видимому, без специального пояснения она не должна применяться. Даже при характеристике только границ ареалов видов возникают трудности, поскольку целый ряд видов – “преимущественно арктических”, “арктических в широком смысле” (Чернов, Матвеева, 2002), “видов арктической фракции” (Секретарева, 2004) – обитает не только в зональных тундрах и метаарктических горных системах, таких как Хибины, Полярный Урал, Путорана, Верхоянье и пр., но и далеко на юге – в горах юга Сибири и Монголии (см. например, Штегман, 1938; Кузнецов, 1938; Городков, 1979, 1992; Константинова, 2000; Секретарева, 2004; Дудко, Самбыла, 2005; Чернов, Татаринов, 2006; Марусик, Еськов, 2009). Слабая изученность фауны многих групп насекомых и паукообразных Южной и Восточной Сибири, северо-востока Азии долгое время не позволяла детально анализировать ареалы обитающих в Арктике видов. Современный уровень знаний делает возможным обсуждение этого вопроса.

Для изучения феномена могут быть использованы и сведения о фауне жужелиц Ольского плато, расположенного на Охотском макросклоне северо-востока Азии. Хорошо изученная флора сосудистых растений этого района включает большое число видов, распространенных преимущественно в зональных и горных метаарктических тундрах, но отсутствующих в других районах Колымского нагорья (Хохряков, Юрцев, 1974; Юрцев, Хохряков, 1975; Хохряков, 1985). Плато характеризовали как “консервант” реликтовых арктических видов растений (Хохряков, 1989). В связи с этим анализ ареалогии других групп организмов, особенно таких, как относительно хорошо изученные жуки-жужелицы, представляется перспективным.

Среди жесткокрылых насекомых, самого крупного отряда животных (Zhang, 2011), выявлено около ста арктических в широком смысле (по: Чернов, Матвеева, 2002) видов (Чернов, Макарова, 2008). Виды жужелиц и плавунцов непропорционально многочисленны в арктической фауне по сравнению с видами других семейств отряда (Чернов, 1992; Chernov, Makarova, 2008). Семейство Carabidae представлено на Крайнем Севере приблизительно 200 видами, примерно 70 из

которых — специализированный криофильный элемент (Чернов и др., 2000, 2001).

Исследований жужелиц на Ольском плато ранее не проводили. Поэтому мы сочли уместным опубликовать результаты наших небольших сборов, полученных в начале августа 2011 г.

Ольское плато расположено в 130 км от побережья Охотского моря, к северо-западу от Магадана, занимает площадь около 100 км<sup>2</sup> (Юрцев, Хохряков, 1975) и представлено плосковершинными горами (рисунок, 1), сложенными, главным образом, базальтами третичного возраста, с хорошо развитой речной сетью. Средние высоты плато 1100–1600 м (здесь и далее в тексте все высоты над ур. м.), отдельные вершины достигают 2000 м. Тундровый пояс в районе исследования (верховье р. Ола, 60°39' с.ш., 151°16' в.д.) начинается с высот 900–1200 м в зависимости от экспозиции склона. Жуков собирали 7–12 августа 2011 г. почвенными ловушками (пластиковые стаканы объемом 250 мл с диаметром отверстия 65 мм), заполненными на треть водой. В биотопах устанавливали по 10–20 ловушек на 3–5 дней, которые проверяли каждые 1–2 дня. Всего было обследовано 15 биотопов, расположенных:

а) в лесном поясе долины р. Ола, 820–980 м (ивняк в пойме [рисунок, 2], ивняк на болоте, лиственничник);

б) вдоль русла безымянного ручья на верхней границе леса, 985–1149 м (ольховник [рисунок, 3], сырой луг, моховой обрыв, луговины в русле, снежник на разных высотных уровнях [I–III, рисунок, 4, 5]);

в) на верхних террасах склона цирка, 1227–1470 м (злаковый луг и разнотравный луг с большим количеством бобовых [рисунок, 6], нивальное сообщество с *Cassiope tetragona*, дриадово-разнотравная тундра [рисунок, 7], привершинная дриадово-моховая тундра [рисунок, 8]).

Всего отработано 835 ловушко-суток, поймано 130 экз. жуков и 33 личинки жужелиц. При анализе ареалов использованы, главным образом, каталоги (Bousquet, 1991; Kryzhanovskij et al., 1995; Ball, Currie, 1997; Зиновьев, Ольшванг, 2003; Silberberg, 2004) и обновляемая база данных по Carabidae территории бывшего СССР, краткий вариант которой размещен на сайте Зоологического института РАН (Макаров и др., 2012).

## СОСТАВ ФАУНЫ И УЛОВИСТОСТЬ

В биотопах лесного пояса и на моховом обрыве к ручью жужелицы в ловушках не были обнаружены. Выше границы леса найдено 16 видов (таблица), что сравнимо с разнообразием, выявленным в течение 3–4-летних исследований в горных тундрах верховий Колымы на стационарах “Абориген” — 20 видов (Берман и др., 1984) и “Кон-

такт” — 17 видов (Бухкало, 1997). “Абориген” и “Контакт” удалены друг от друга по прямой примерно на 100 км, а от Ольского плато, соответственно, на 180 и 220 км. Фаунистическое сходство списка видов высокогорий изученного района со списками верхнеколымских горных тундр составляет всего 22–29% (коэффициент Жаккара), тогда как между собой они ближе (48%). Общими для тундр всех трех районов были как широко распространенные *Notiophilus aquaticus*, *Agonum quinquepunctatum* и *Dicheirotichus mannerheimii*, так и преимущественно арктический *Pterostichus agonus* и восточно-сибирский горный *Carabus kolymensis*.

Невысокое сходство видового состава жужелиц высокогорий Ольского плато и довольно близко расположенных верхнеколымских участков связано со значительным различием их почв и растительности. В районе “Аборигена” горные тундры развиты на гранитах, образующих при разрушении дресву, поэтому почвы кислые и хорошо дренированы. Горы в районе “Контакта” сложены в основном сланцами; в связи с этим в высокогорье господствуют ландшафты с увлажненными, также кислыми почвами и малым разнообразием растительности. Ольское плато резко отлично от обоих верхнеколымских районов уникальной для Колымского нагорья основностью материнских пород и, соответственно, близким к нейтральным значениям кислотности почв. Это, в свою очередь, влечет за собой доминирование или значительное участие в растительном покрове луговых элементов.

В отдельных биотопах найдено до 7 видов жужелиц, но в 5 из 15 местообитаний отмечен только 1 вид. Средняя уловистость на привершинных террасах плато (2.4 экз./10 лов.-сут.) была немного выше, чем в долине ручья со снежником (1.9 экз./10 лов.-сут.), где почти половину выборки составляли личинки (главным образом, *Nebria frigida* и *Notiophilus aquaticus*), что, по-видимому, связано с более поздней здесь активностью жужелиц. Эти значения уловистости весьма близки к приведенным для горных тундр верховьев Колымы (Берман и др., 1984; Бухкало, 1997). Наибольшие значения уловистости и/или число видов отмечены в привершинной дриадово-моховой тундре (7.1 экз./10 лов.-сут., 7 видов) и луговых “островках” в русле ручья (8.0 экз./10 лов.-сут., 3 вида), где наступление вегетационного сезона, вероятно, задерживается. Наиболее многочисленными в тундрах плато оказались палеарктические арктомонтанный *Pterostichus nigripalpis* и полizonальный *Cymindis vaporariorum*, восточносибирский бореальный *Pterostichus eximius*, а также восточносибирский горный *Carabus kolymensis*.

Население жужелиц в горных тундрах более удаленного от Ольского плато района северо-восточной Азии — верховий р. Кюбюме (хребет Сунтар-Хаята) (расстояние по прямой примерно 600 км) — при сходном разнообразии (19 видов) и средней уловистости (2.7 экз./10 лов.-сут.; рассчитано по данным Хрулевой, 2005) значительно отличается. Сходство горнотундровой фауны верховий р. Кюбюме с фауной изученного участка Ольского плато всего 18%, состав видов-доминантов другой, треть из них — специфичные оби-



1



2



3



4



5



6



7



8

Общий вид и исследованные биотопы Ольского плато, август, 2011 г.: 1 — вид на плато с вершины цирка; 2 — ивняк в пойме р. Ола; 3 — ольховник на склоне; 4, 5 — снежник в русле ручья на разных уровнях (соответственно I и II, см. таблицу); 6 — разнотравный луг с обилием бобовых на террасе; 7 — дриадово-разнотравная тундра на террасе; 8 — привершинная дриадово-моховая тундра.

Находки видов жужелиц (число экз.) в биотопах тундрово-гольцового пояса, верховье р. Ола, Магаданская обл., 7–12.08.2011

Вид	Террасы; высота, м				Долина ручья; высота, м						
	1470	1278	1275	1270	1227	1149	1127	1023	1005	1007	985
<i>Nebria (Boreonebria) frigida</i> R. Sahlb. 1844	Дриадово-моховая тундра					Снежник III ( <i>Rhododendron ledowskiana</i> )	Снежник II ( <i>Salix reticulata</i> )	Снежник I ( <i>Oxuria digyna</i> )	Лугвинны в ручье ручья	Сырой луг на склоне	Ольховник в пойме
<i>Notiphilus aquaticus</i> (L. 1758)	2					(6)	1(3)	1(2)	(10)		1(4)
<i>Carabus (Morphocarabus) odoratus magadanicus</i> Obydov 1999	1(2)							(3)	1		
<i>C. (Autonocarabus) kolyomensis viridicupreior</i> Deuve et Mourzine 1993	6	3		(1)							
<i>C. (Megodontus) vietninghoffii vietninghoffii</i> M. Ad. 1812	1				1						
<i>Pterostichus (Petrophilus) eximius</i> A. Mor. 1862	18	4									
<i>P. (Lenapterus) agonus</i> G. Horn 1880			1			1					
<i>P. (Cryobius) nigripalpis</i> Popp. 1906	23		6	1	1		6				
<i>P. (Cryobius) sp.</i>						7					
<i>P. (Cryobius) ventricosus ventricosus</i> (Esch. 1823)	1										
<i>P. (Cryobius) middendorffi middendorffi</i> (J. Sahlb. 1875)			6		2		10	5	1		
<i>Agonum (Olisares) quinquepunctatum</i> Motsch. 1844			1	1						1	
<i>Amara (Celia) praetermissa</i> (C. Sahlb. 1827)											
<i>A. (Bradytus) glacialis</i> (Mnsh. 1853)						1		1			
<i>Dicheirotichus (Oreoxenus) mannerheimii mannerheimii</i> (R. Sahlb. 1844)		1									
<i>Cymindis (Tarulus) vaporariorum</i> (L. 1758)	14				(1)	(1)					
Число ловушко-суток	96	100	50	50	100	96	96	40	15	45	30

Примечание. Цифры в скобках относятся к личинкам.

татели гор Восточной Сибири. Однако доминирование в сообществах представителей родов *Carabus* L. 1758 и *Pterostichus* Bon. 1810 (Берман и др., 1984; Бухкало, 1997; Хрулева, 2005; новые данные), по-видимому, — общая черта горных тундр северо-востока Азии. Другими их общими особенностями выступают меньшее, по сравнению с *Carabus* и *Pterostichus*, разнообразие родов *Bembidion* Latr. 1802 и *Amara* Bon. 1810, обычно преобладающих по числу видов в южных сибирских горах (Shilenkov, 1992; Дудко, Самбыла, 2005; Дудко, 2010; Хобракова, Дудко, 2010; Дудко и др., 2010), а также полное отсутствие видов рода *Trechus* Clairv. 1806. Преобладание по количеству видов и обилию родов *Carabus* и *Pterostichus* при отсутствии *Trechus* отмечали и на Полярном Урале (Колесникова и др., 2007).

При сравнении с другими северными районами (Берман и др., 1984; Бухкало, 1997; Ball, Currie, 1997; Хрулева, 1989, 1991, 2005; Берман, 2001; новые данные по северному и западному Таймыру) обращает на себя внимание стабильность биотопических предпочтений отдельных видов. Так, *Nebria frigida* и *Amara glacialis* повсеместно предпочитают берега водотоков, горный *Carabus kolyomensis* — открытые дренированные биотопы (сухие тундры, горные степи). К тундровым местообитаниям тяготеет *Pterostichus ventricosus*. Напротив, характерный для равнинных тундр *Pterostichus agonus* и типично лесной *Pterostichus eximius* в горных районах могут заселять как тундровые, так и лесные стации. У таких видов, как *Notiophilus aquaticus*, *Dicheirotrichus mannerheimii* и *Cymindis vaporariorum* явные биотопические предпочтения на северо-востоке Азии, по-видимому, вообще не выражены. Они могут быть обычным компонентом как лесных, тундровых, так и степных сообществ. Полиморфный вид *Carabus odoratus* Motsch. 1844, образующий на протяжении своего ареала множество подвидов (Шиленков, 1996; Обудов, 2009), обычно характеризуется как арктический (тундровый) (Ломакин, Зиновьев, 1997), тундрово-таежный (Хобракова, Дудко, 2010), горно-лесной и высокогорный (Шиленков, Ананина, 2001; Ананина, 2009), горно-тундровый (Колесникова, 2008) и альпийский (Дудко, Самбыла, 2005). Однако на северо-востоке Азии он ведет себя как широкий ксерофил и обитает в основном на открытых сухих участках (Берман, 2001), достигая особенно высокой численности на приморских остепненных склонах (Д.И. Берман, новые данные).

Ареалогическая структура: еще раз о категории “арктический вид” у жужелиц

Ареалогическая структура выявленной фауны имеет специфический облик. Помимо широко распространенных полизональных видов — го-

ларктического *Notiophilus aquaticus* и палеарктических *Amara praetermissa* и *Cymindis vaporariorum*, комплекса арктобореомонтанных и арктобореальных видов с обширными ареалами разной долготной протяженности, выделяется группа видов с характерным распространением. Она включает типичного обитателя горных тундр Восточной Сибири *Carabus kolyomensis*, сибирско-американского преимущественно арктического *Pterostichus agonus* и восточносибирского бореального *Pterostichus eximius*.

В комплексе арктобореальных и арктобореомонтанных видов Ольского плато присутствует ряд форм, считающихся характерными для арктических ландшафтов, “тундровыми” видами. Их ареалы на территории западной Палеарктики, как правило, действительно ограничены тундровой зоной (Kryzhanovskij et al., 1995). Таковы палеарктический *Carabus odoratus*, палеаркто-берингийский *Pterostichus ventricosus*, сибирско-американский *Amara glacialis*. Находки в Северной Америке сибирскоберингийского *Carabus vietingshoffii* также связаны преимущественно с тундровыми ландшафтами (Ball, Currie, 1997). За исключением, по-видимому, политопа *Carabus odoratus*, эти жуки обычно характерны для собственно тундровых и околотовных сообществ (Бухкало, 1997; Ломакин, Зиновьев, 1997; Ball, Currie, 1997). Однако все эти виды, как и другие представители комплекса арктобореальных и арктобореомонтанных форм, широко заселяют горные области Сибири, вплоть до таких южных как Приамурье, Забайкалье и Алтае-Саянская горная система. Принимая во внимание относительную молодость биома равнинных тундр, существующего как природная зона не более трех миллионов лет (Толмачев, 1957; Matthews, Ovenden, 1990; Elias et al., 2006), такой ареал, возможно, указывает на горное происхождение этих насекомых.

Тем не менее, среди жужелиц существует целый ряд видов, ареалы которых практически не выходят за пределы Арктики как таковой. [Такие виды установлены и в других хорошо изученных группах организмов, например среди сосудистых растений (Секретарева, 2004), жуков-листоедов (Чернов и др., 1993); жуков-долгоносиков (Хрулева, Коротяев, 1999; Коротяев, 2012), пауков (Марусик, Еськов, 2009) и пр.] Среди жужелиц это, главным образом, представители крупного рода *Pterostichus*, в составе которого много трудно различимых форм. Таковы западно- и среднесибирский *P. argutoriformis* (Popp. 1906), преимущественно сибирско-берингийские *Pterostichus sublaevis* (J. Sahlb. 1880) [найден Д.И. Берманом в тундрах в верховьях Колымы (т.е. в Метаарктике в понимании Юрцева, 1977)], *P. tareumiut* Ball 1962, *P. vermiculosus* (Mén. 1851) [найден в тундрах в верховьях Колымы], берингийские *P. nivalis* (F. Sahlb. 1844), *P. similis* Mnnh. 1852, восточнобе-

рингийский *P. kotzebuei* Ball 1963 и неарктический *P. caribou* Ball 1962.

Широко распространенные, обычные, часто массовые в Арктике виды, такие как *Carabus truncaticollis* Eschsch. 1833, *Carabus odoratus*, *Bembidion hastii* C.R. Sahlb. 1827, *Pterostichus brevicornis* (Kirby 1837), *Pterostichus pinguedineus* (Eschsch. 1823), *Stereocerus haematopus* (Dej. 1831) и *Curtonotus alpinus* (Pk. 1790), нередко называются арктическими (Danks, 1981; Ломакин, Зиновьев, 1997; Чернов и др., 2001; и др.), а *Curtonotus alpinus* даже – “truly arctic species” (Böcher, 1989). Все они обитают в горах Южной Сибири, некоторые – и в Приамурье, а *Curtonotus alpinus* – и в Скалистых горах вплоть до Колорадо (Schwert, Ashworth, 1988), т.е. далеко за пределами Метаарктики. [Более того, как и в случае с “арктическими” видами растений (Юрцев, 1968; Янченко, 2009), в горах они могут быть обычными и в лесном поясе или могут обитать только в нем (Бухкало, 1997; Шиленков, Ананина, 2001; Дудко, Самбыла, 2005; Хрулева, 2005; Хобракова, Дудко, 2010).] Согласно сводной ареалогической схеме, приведенной в статье Чернова и Матвеевой (2002), указанные выше виды должны быть отнесены к географической группе “арктических в широком смысле” (включает собственно арктические, метаарктические, арктоальпийские и арктомонтанные виды), представители которой на равнинных территориях встречаются преимущественно в пределах Арктики. Однако, во избежание смешения одноименных ареалогических и ландшафтно-зональных, т.е. экологических, характеристик (среди последних, например, широко используемые термины “гипоаркт”, “гемиаркт”, “эваркт”, “гипераркт” Чернова, 1975), ряд авторов-энтомологов применяют для оценки специфики подобных видов выражения “виды ‘арктического’ комплекса” (Хрулева, 2005), “типично северные виды” (Россолимо, 1994), “тундровые виды” (Крыжановский, 1983; Берман и др., 1984), “northern tundra species” (Rybalov et al., 2000), “северные виды”, “северные, преимущественно тундровые виды” (Рыбалов, 2002). Ландшафтно-зональный (по сути экологический) аспект их хорологии, по-видимому, целесообразно определять через термины Чернова (1975), указывающие на особенности распределения видов в Арктике с учетом зоны оптимума. Связь таких видов с холодным климатом позволяет употреблять по отношению к ним широко используемый в ботанике термин “микротерм”. При ареалогическом же анализе для них, вероятно, лучше подойдет емкая категория “арктомонтанный”, объединяющая виды, обитающие помимо Арктики и Метаарктики в любых поясах южных горных систем (т.е. арктоальпийские и арктомонтанные виды из схемы, приведенной в: Чернов, Матвеева, 2002). С учетом этого термин “арктический” следует оставить для немногих ви-

дов, чье распространение ограничено Арктикой как таковой и прилегающими к ней горами (собственно арктические и метаарктические виды в: Чернов, Матвеева, 2002). Такое разграничение может быть весьма полезно при рассмотрении вопросов фауногенеза (процессы видообразования, расселения и пр.) и семантически оправдано. В этом понимании ареалогические термины “арктомонтанный вид” и “арктический вид” имеют равный “географический вес”, а не являются соподчиненными.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны руководителю камнерезной мастерской В.П. Гартвику (Магадан), оказавшему большую помощь в организации полевых исследований на плато; А.Б. Бабенко – за участие в сборе материала; О.А. Мочаловой, В.Ю. Баркалову и В.А. Бакалину – за ботанические консультации. Особая благодарность – Н.В. Матвеевой, сделавшей важные критические замечания к рукописи; большинство из них были приняты.

Работа авторов поддержана грантами РФФИ (11-04-01725а), Программ Президиума РАН “Живая природа”, “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананина Т.Л., 2009. Пространственная организация сообщества жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в высотном-поясном градиенте Баргузинского хребта // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. № 328. С. 178–182.
- Берман Д.И., 2001. Глава 5. Беспозвоночные животные // Холодные степи северо-восточной Азии. Магадан: ИБПС ДВО РАН. С. 96–161.
- Берман Д.И., Бударин А.М., Бухкало С.П., 1984. Фауна и население беспозвоночных животных горных тундр хребта Большой Анначаг // Почвенный ярус экосистем горных тундр хребта Большой Анначаг (верховье Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 98–133.
- Бухкало С.П., 1997. Население наземных беспозвоночных стационара “Контакт”. В 3 ч. Ч. 3. Видовой состав и биотопическое распределение беспозвоночных. Препринт. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 56 с.
- Городков К.Б., 1979. Фаунистические связи между Сибирью и Центральной Европой // Материалы 7-го Междунар. симпоз. по энтомофауне Средней Европы. Ленинград, 19–24 сентября 1977 г. Ленинград, Зоологический ин-т АН СССР. С. 30–33. – 1992. Типы ареалов двукрылых (Diptera) Сибири // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta: Diptera). С.-Петербург: ЗИН РАН. С. 45–55.
- Дудко Р.Ю., 2010. Локальные фауны жужелиц (Coleoptera, Carabidae) высокогорий Алтае-Саянской горной системы // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VIII Межрегион. совещ. энтомологов Сибири и Дальнего Востока.

- Новосибирск, 4–7 октября 2010 г. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 75–76.
- Дудко Р.Ю., Маталин А.В., Федоренко Д.Н., 2010. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Юго-Восточного Алтая // Зоологический журнал. Т. 89. № 11. С. 1312–1330.
- Дудко Р.Ю., Самбыла Ч.Н., 2005. Высокогорная фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Восточно-Тувинского нагорья // Евразийский энтомологический журнал. Т. 4. Вып. 3. С. 209–218.
- Зиновьев Е.В., Ольшванг В.Н., 2003. Жуки севера Западно-Сибирской равнины, Приполярного и Полярного // Биологические ресурсы Полярного Урала: научный вестник. Салехард. Вып. 3. Ч. 2. С. 37–60.
- Колесникова А.А., 2008. Герпетобионтные жесткокрылые (Carabidae, Staphylinidae) Северного Урала // Биоразнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Материалы Междунар. конф. Горно-Алтайск, 22–26 сентября 2008 г. [сетевая конференция].
- Колесникова А.А., Мелехина Е.Н., Таскаева А.А., 2007. 4.5. Почвенные беспозвоночные // Биоразнообразие экосистем Полярного Урала. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. С. 182–202.
- Константинова Н.А., 2000. Анализ ареалов печёночников севера Голарктики // Arctoa. Т. 9. С. 29–94.
- Коротяев Б.А., 2012. Жуки-долгоносики подсемейства *Seutorhynchinae* (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран: систематика, морфология, образ жизни, распространение. Автореферат дис. ... докт. биол. наук. С.-Петербург: ЗИН РАН. 47 с.
- Крыжановский О.Л., 1983. Жуки подотряда Aderphaga: семейства Rhysodidae, Trachyrachidae; семейство Carabidae (вводная часть и обзор фауны СССР) // Фауна СССР. Т. I. Вып. 2. Ленинград: Наука. 342 с.
- Кузнецов Н.Я., 1938. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым) // Труды Зоологического ин-та АН СССР. Т. 5. С. 1–85.
- Ломакин Д.Е., Зиновьев Е.В., 1997. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) полуострова Ямал // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири. Челябинск: Рифей. С. 3–15.
- Макаров К.В., Крыжановский О.Л., Белоусов И.А., Замотайлов А.С., Кабак И.И. и др., 2012. Систематический список жужелиц (Carabidae) России [Электронный ресурс]. Режим доступа: [http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/car\\_gus.htm](http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/car_gus.htm). Дата обновления: 21.09.2012.
- Марусик Ю.М., Еськов К.Ю., 2009. Пауки (Arachnida: Aganei) тундровой зоны России // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Москва–София: Товарищество научных изданий КМК & Pensoft. С. 92–123.
- Россолимо Т.Е., 1994. Сравнительный анализ параметров холодостойкости некоторых жесткокрылых (Coleoptera) гипоарктических районов // Зоологический журнал. Т. 73. № 7–8. С. 101–113.
- Рыбалов Л.Б., 2002. Зонально-ландшафтная смена населения почвенных беспозвоночных в приенисейском районе средней Сибири и роль температурных адаптаций в меридиональном (зональном) распределении беспозвоночных // Russian Entomological Journal. V. 11. № 1. С. 77–86.
- Секретарева Н.А., 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 131 с.
- Толмачев А.И., 1957. Проблемы происхождения арктической флоры и истории ее развития // Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества, 9–15 мая 1957 г. Тез. докл. Вып. III. Секция флоры и растительности. 1. Ленинград: ВБО СССР. С. 47–55.
- Хобракова Л.Ц., Дудко Р.Ю., 2010. Фауна жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Центральное-Саянского нагорья (Восточный Саян) // Евразийский энтомологический журнал. Т. 9. № 1. С. 33–47.
- Хохряков А.П., 1985. Флора Магаданской области. Москва: Наука. 400 с. – 1989. Анализ флоры Колымского нагорья. Москва: Наука. 152 с.
- Хохряков А.П., Юрцев Б.А., 1974. Флора Ольского базальтового плато (Колымско-Охотский водораздел) // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. биол. Т. 79. Вып. 2. С. 59–70.
- Хрулева О.А., 1989. Эколого-фаунистический обзор энтомофауны острова Врангеля // Растительный и животный мир заповедных островов. Москва: Глав. упр. охотничьего хозяйства РСФСР. С. 117–130. – 1991. Пространственные аспекты населения беспозвоночных животных острова Врангеля // Популяции и сообщества животных острова Врангеля. Москва: ГК РСФСР по охране природы. С. 161–179. – 2005. Распределение арктических видов жесткокрылых (Coleoptera) в высокогорных хребта Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Горные системы и их компоненты. Труды Междунар. конф., Нальчик, 4–9 сентября 2005 г. Нальчик: Ин-т экологии горных территорий, Кабардино-Балкарского НЦ РАН. С. 148–152.
- Хрулева О.А., Коротяев Б.А., 1999. Жуки-долгоносики (Coleoptera: Arionidae, Curculionidae) острова Врангеля // Энтомологическое обозрение. Т. 78. № 3. С. 648–670.
- Чернов Ю.И., 1975. Природная зональность и животный мир суши. Москва: Мысль. 220 с. – 1992. Кого больше в тундре – хищников или фитофагов? // Ценоотические взаимодействия в тундровых экосистемах. Москва: Наука. С. 111–127.
- Чернов Ю.И., Макаров К.В., Еремин П.К., 2000. Семейство жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в арктической фауне. Сообщение I // Зоологический журнал. Т. 79. № 12. С. 1409–1420. – 2001. Сообщение II // Зоологический журнал. Т. 80. № 3. С. 285–293.
- Чернов Ю.И., Матвеева Н.С., 2002. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Успехи современной биологии. Т. 122. № 1. С. 26–45.
- Чернов Ю.И., Медведев Л.Н., Хрулева О.А., 1993. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) в Арктике // Зоологический журнал. Т. 72. № 9. С. 78–92.
- Чернов Ю.И., Татаринцев А.Г., 2006. Дневные бабочки (Lepidoptera, Rhopalocera) в фауне Арктики // Зоологический журнал. Т. 85. № 10. С. 1205–1229.
- Шиленков В.Г., 1996. Жужелицы рода *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) Южной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та. 80 с.
- Шиленков В.Г., Ананина Т.Л., 2001. Материалы по фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Баргузинского заповедника // Биоразнообразие Байкальского ре-

- гиона. Иркутск: Труды Биолого-почвенного ф-та Иркутского гос. ун-та. Вып. 5. С. 26–41.
- Штегман Б.К., 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. I. Вып. 2. Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР. 160 с.
- Юрцев Б.А., 1968. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Ленинград: Наука. 235 с. — 1977. О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Ленинград: Наука. С. 125–138.
- Юрцев Б.А., Хохряков А.П., 1975. Анализ флоры Ольского плато (в связи с историей растительного покрова Колымского нагорья) // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. биол. Т. 80. Вып. 2. С. 120–133.
- Янченко З.А., 2009. Флора сосудистых растений на северо-западе плато Путорана (окрестности озера Лама) // Ботанический журнал. Т. 94. № 7. С. 83–110.
- Ball G.E., Currie D.C., 1997. Ground beetle (Coleoptera: Trachypachidae and Carabidae) of the Yukon: geographical distribution, ecological aspects, and origin of the extant fauna // Insects of the Yukon. Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods). P. 445–489.
- Böcher J., 1989. First record of an interstadial insect from Greenland: *Amara alpina* (Paykull, 1790) (Coleoptera: Carabidae) // Boreas. V. 18. P. 1–4.
- Bousquet Y. (Ed.), 1991. Checklist of beetles of Canada and Alaska. Ottawa: Biosyst. Research Centre, Research Branch, Agriculture Canada. Publication 1861/E. 430 p.
- Chernov Yu.I., Makarova O.L., 2008. Beetles (Coleoptera) in High Arctic // Back to the Roots or Back to the Future? Towards a New Synthesis between Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology. Proceedings of XIII European Carabidologists Meeting, Blagoevgrad, August 20–24, 2008. Sofia – Moscow: Pensoft Publishers. P. 213–246.
- Danks H.V., 1981. Arctic Arthropods. Ottawa: Tyrell Press Limited. 608 p.
- Elias S.A., Kuzmina S., Kiselyov S., 2006. Late Tertiary origins of the Arctic beetle fauna // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 241. P. 373–392.
- Kryzhanovskij O.L., Belousov I.A., Kabak I.I., Kataev B.M., Makarov K.V., Shilenkov V.G., 1995. A Checklist of the Ground Beetles of Russia and Adjacent Lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia – Moscow: Pensoft Publishers. 271 p.
- Matthews J.V., Ovenden L.E., 1990. Late Tertiary plant macrofossils from localities in arctic/sub-arctic North America: a review of the data // Arctic. V. 43. P. 364–392.
- Obydov D., 2009. Faune des *Carabus* de Sibérie & d'Extrême-Orient russe – I // Collection Systematique. Andrey: Magellanes. V. 20. 148 p.
- Rybalov L., Rossolimo T., Block W., 2000. Temperature adaptations of terrestrial arthropods of the Yenisey Region of Siberia (Asian Ecological Transect) // USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-14. P. 57–61.
- Schwert D.P., Ashworth A.C., 1988. Late Quaternary history of the northern beetle fauna of North America: a synthesis of fossil and distributional evidence // Memoirs of the Entomological Society of Canada. V. 144. P. 55–92.
- Shilenkov V.G., 1992. 3. The high altitude fauna of South Siberian mountains and its origin (Coleoptera, Carabidae) // The Biogeography of Ground Beetles of Mountains and Islands. Andover, Hampshire, U.K.: Intercept Ltd. P. 53–65.
- Silfverberg H., 2004. Enumeratio nova Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae // Sahlbergia. V. 9. P. 1–111.
- Zhang Z.-Q. (Ed.), 2011. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness // Zootaxa. № 3148. P. 1–237.

## GROUND BEETLES (COLEOPTERA, CARABIDAE) OF THE OLA PLATEAU HIGHLANDS, KOLYMA UPLANDS

O. L. Makarova<sup>1</sup>, K. V. Makarov<sup>2</sup>, D. I. Berman<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia  
e-mail: ol\_makarova@mail.ru

<sup>2</sup> Moscow Pedagogical State University, Moscow 129278, Russia  
e-mail: kvmac@inbox.ru

<sup>3</sup> Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan 685000, Russia  
e-mail: dber@yandex.ru

Ground beetles of the tundra belt were studied in 12 biotopes of the Ola Plateau (130 km NW of Magadan). Above the tree line (900–1200 m), 16 species were found, that is comparable with the diversity in mountain tundras of the upper reaches of the Kolyma River (Berman et al., 1984; Bukhhalo, 1997), but the faunistic similarity was not significant (Jaccard's coefficient 22–29%). Besides the widely distributed species, a group of species with characteristic geographical ranges is well pronounced; it includes *Carabus kolymensis* Lafer 1989, a dweller of East Siberian mountain tundras, Siberian-Nearctic mainly arctic *Pterostichus agonus* G. Horn 1880, and East-Siberian boreal *Pterostichus eximius* A. Mor. 1862. The peculiarities of using the term “arctic species” either in arealogical or in ecological investigations are discussed.