

О. Р. Александрович

РЕКОНСТРУКЦИЯ ПУТЕЙ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ЖУЖЕЛИЦ (*COLEOPTERA, CARABIDAE*) НА ЗАПАДЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ

Не вызывает сомнений, что современное географическое и зональное распределение видов обусловлено геологической историей, определившей рецентные орографию, геоморфологию, климат, флору и фауну. В связи с этим нами предпринята попытка обобщения литературных данных по истории формирования современных ландшафтов на территории Беларуси, Прибалтики, Полесья Украины, западных областей России, палеоэнтомологических данных В. И. Назарова (1984; 1985аб; 1986; 1988: 1989абв; 1990; Назараў, 1989; Назаров, Пархомов, Козел, 1987; Калиновский, Назаров. 1988) и собственных сведений по современному распространению жужелиц на территории региона (Александрович, 1991, 1992) с целью реконструкции процессов генезиса фауны.

История формирования фауны жесткокрылых региона документирована палеонтологическими материалами с палеогена, представляющими собой инклюзы в янтаре. Обзор работ по жесткокрылым из инклюзов выполнен С. А. Пилецкисом (1970). Фауна палеогена включала роды *Nebria*, *Clivina*, *Dyschirius*, *Bembidion*, *Trechus*, *Pterostichus*, *Agonum*, *Calathus*, *Amara*, *Harpalus*, *Chlaenius*, *Lebia*, *Dromlus*, *Cymindis* и по многим компонентам была близка к современной. Субтропический климат обусловил наличие видов и родов из тропических и субтропических областей: *Cupedidae*, *Platypodidae*, *Paussinae* (*Carabidae*) (Bachofen-Echt, 1949; Крыжановский, 1983).

Похолодание, сопровождавшее начало неогена, вызвало смену растительных сообществ. Появились сосновые и березовые леса, климат стал близок к современному (Махнач, 1971). Находки неогеновых жесткокрылых единичны (Назараў, 1989), и их недостаточно для целей реконструкции истории фауны.

Наиболее полно история формирования современной орографии Беларуси и Прибалтики в плейстоцене и антропогене рассмотрена в работах В. А. Дементьева (1961), Э. А. Левкова и др. (1973), В. К. Гуделиса (1976), Л. Н. Вознячука (1978, 1981).

На территории региона четко выделяются геоморфологические зональные рубежи, сформированные на территориях антропогеновых оледенений: от границы с Польшей до предгорий Урала, характеризующиеся полосой возвышенностей (Белорусская гряда, Смоленско-Московская и Валдайская возвышенности) и примыкающих к ним приледниковых равнин и заболоченных низин полесского типа (Полесская, Окско-Мокшинская, Мещерская, Балахнинская и Ветлужская). По существующим представлениям (Дементьев, 1961) на западе Русской равнины с севера на юг выделены четыре геоморфологические зоны: Поозерье (Мазурское, Белорусское, Смоленское), Белорусская гряда, Смоленско-Московская и Валдайская возвышенности, приледниковые равнины, низина Полесья. Необходимо отметить, что современные элементы рельефа в какой-то мере отражают поднятия и депрессии доантропогенового рельефа, однако геоморфологическая зональность сформировалась в результате оледенения и перигляциальных образований плейстоцена.

По данным Н. А. Махнач и др. (1970), Э. А. Левкова и др. (1973), Л. Н. Вознячука (1978, 1981), Б. Н. Гурского и др. (1981), на территории региона произошло от трех до пяти оледенений в раннем, среднем и позднем плейстоцене. Современная структура рельефа не сохранила последствий раннеплейстоценовых (белорусского и березинского) оледенений. Днепровское (рисс) оледенение покрыло всю Русскую равнину. Неравномерное отступление ледника сформировало возвышенности Белорусской гряды, Смоленско-Московской и Валдайской возвышенностей и прилегающие к ним донноморенные равнины. Среднеплейстоценовое московское (сожское) оледенение

сформировало ряд конечноморенных холмов и гряд по равнинам Предполесья и северной границе Полесья. Отступление сожского ледника оставило водно-ледниковые песчано-гравийные отложения на приледниковых равнинах: Центральноберезинской, Нарово-Ясельдинской и др. Там, где ледниковые воды не имели достаточного стока, приледниковые низины или участки равнин превращались в водоемы, в которых откладывались ленточные глины и тонкосортированные пески (Верхневилейская, Верхненеманская и Верхнеберезинская низины). В Полесье днепровский ледник не оставил видимых следов, за исключением Мозырской гряды и Овручского кряжа. Необходимо отметить, что Полесская низменность освободилась от льда примерно 250 тыс. лет назад, тогда как остальная территория — на 140 тыс. лет позже. В Полесье преобладали аллювиальные процессы, а на возвышенностях и примыкающих к ним равнинах — денудационные. Последнее, поозерское или валдайское (вюрм), оледенение охватило север Беларуси, Смоленско-Московскую и Валдайскую возвышенности, Мазурское, Белорусское и Смоленское Поозерье. Ледник отступил примерно 12 тыс. лет назад. Воды ледника уходили в основном в Балтийское море по долинам Немана и Западной Двины. В долине Немана сформировался каскад ледниковых озер: Скидельское, Средненеманское, Бальберишкис-Симнас, приледниковое Каунас-Кайшядорис (Вознячук, Вальчик, 1978). В Поозерье ледник оставил малоизмененный рельеф, состоящий из сочетания холмисто- и конечноморенных возвышенностей, гряд, камов, озов, озерно-ледниковых и донноморенных низин и равнин. При таянии и отступлении ледника в котловинах образовались многочисленные озера, многие из которых сформировали сложные озерные системы: Нарочанская, Браславская, Ушачская.

Таким образом, на территории региона можно проследить зональность геоморфологических образований, обусловленную орографическими границами средне- и позднелепистоценовых оледенений. История формирования геоморфологических и почвообразовательных процессов в приледниковых зонах этих оледенений имеет различную продолжительность: от 10—12 тыс. лет в Поозерье, 100—120 тыс. лет в пределах возвышенностей и приледниковых равнин, 250 тыс. лет в Полесье. Это, безусловно, привело к различиям в генетическом строении почв и их геохимическом составе.

Интегральным показателем географической зональности является растительный покров, определяемый вариабельностью компонентов неорганической природы. История его формирования в антропогене сравнительно хорошо изучена (Махнач, 1971; Козловская, 1978; Махнач, Еловичева, 1981; Гельтман, 1982; Парфенов, 1983), что позволяет привлекать для параллельного анализа палеознтомологические данные В. И. Назарова (1984; 1985аб; 1986; 1988; 1989абв; 1990; Назараў, 1989; Назаров, Пархомов, Козел, 1987; Калиновский, Назаров, 1988).

В конце плиоцена, перед эпохой великих оледенений, флористический состав древесных видов был значительно богаче за счет нескольких видов сосны, дуба, ели, липы и граба, тсуги, тиса, пихты, каштана, бука, самшита (Махнач, 1971). Для всех межледниковий характерна сходная картина смен растительных формаций: в поздние стадии оледенений и в начале межледниковий преобладали разреженные березовые, следом — сосново-березовые с малым участием еловых. По мере потепления их доля возрастала и они становились преобладающей формацией. В связи с приближением климатического оптимума в сосново-березово-еловых лесах росло участие широколиственных пород, которые по его достижении занимали господствующее положение. При наступлении ледников смена формаций шла в обратном направлении (Махнач, 1971; Гельтман, 1982; Артюшенко, Турло, 1989).

Ранне- и среднеплейстоценовые межледниковья изучены хуже других из-за плохой сохранности, трудностей стратиграфии и последующего анализа. По данным Н. А. Махнач (1971), в период Беловежского и Шкловского межледниковий преобладала широколиственная растительность с доминированием дуба и вяза и при участии липы,

клена и ясеня. В период климатического оптимума видовой состав жужелиц не отличался от современного: *Elaphrus riparius* (L.), *Notiophilus palustris* (Duft.), *Bembidion guttula* (F.), *Epaphius rivularis* (Gyll.), *Pterostichus minor* (Gyll.), *Chlaenius costulatus* (Motsch.), *Ch. tristis* (Schall.), *Odocantha melanura* (L.), *Oodes helopioides* (F.) (Назаров, 1984; 1989б; 1990), что является свидетельством близости климатических условий межледниковий и современности. Во время максимальной стадии раннеплейстоценовых оледенений в перигляциальных ландшафтах обитали типичные тундровые виды: *Diachila polita* Gyll., *Bembidion dauricum* Motsch., *B. fellmannii* Mnnh., *B. grapei* Gyll., *Pterostichus haematopus* Dej., *P. vermiculosus* Men., *P. (Cryobius) pinguedienuus* Eschsch., *P. (C.) brevicornis* Kby., *Amara interstitialis* Dej., *Curtonotus alpinus* (Pk.) и горно-степной *Pterostichus (Derus) ravus* Lutsch. По составу сообщества жужелиц В. И. Назаров (1984, 1989б; 1990) предполагает для того времени континентальный климат со средней температурой июля +12 градусов.

В позднем плейстоцене наиболее полно изучен процесс развития растительности в микулинском межледниковье (Махнач, 1971; Арюшенко, Турло, 1989). Изменился флористический состав: уже не встречались плиоценовые реликты: тсуга, кария, птерокария, самшит и др., но росли бук, пихта, лиственница, несколько видов дуба и липы. Климат способствовал развитию широколиственно-сосновых лесов, средние температуры июля и января на 2—3 градуса были выше современных (Назаров и др., 1987; Назаров, 1989б; Кондратене, 1989). По мнению В. И. Назарова (1984, 1985аб, 1986, 1989бв; Калиновский, Назаров, 1988), в период климатического оптимума микулинского межледниковья появились южные виды, свидетельствующие о более благоприятных, нежели современные, климатических условиях. К ним отнесены *Oodes gracilis* Vill., *Rhysodes sulcatus* (F.), *Valgus hemipterus* (L.), *Phymatopoderus latipennis* (Jekel). Однако три первых вида встречаются на территории Беларуси и в настоящее время (Александрович, 1991; Александрович, Писаненко, 1991). Более того, подобный комплекс видов можно обнаружить в пределах одного современного лесного массива — в Беловежской пуше. По нашему мнению, *Oo. gracilis* не является столь термофильным видом, как это представляется В. И. Назарову, и, безусловно, это не гигрофил. Напротив, как следует из данных С. Lindroth (1945а—1949) и биотопического преферендума жука, *Oo. gracilis* — ксерофильный или мезоксерофильный вид. Можно предположить, что имеет место ошибка определения, и указание относится к *Oo. helopioides*, гигрофильному обитателю болот и литорали, встречающемуся вместе с обнаруженными В. И. Назаровым (Калиновский, Назаров, 1988) *Agonum fuliginosum* (Pz.), *Pterostichus vernalis* (Pz.), *Bembidion doris* (Pz.), *Dyschirius globosus* (Herbst), тем более что определение по характеру пунктировки внешнего края надкрылий — ненадежный признак, не позволяющий сделать верный диагноз.

Валдайская (поозерская) эпоха началась около 150 тыс. лет назад (Четвертичные оледенения Северного полушария, 1987). Валдайский ледник занял только север региона: северо-запад России, Прибалтику и север Беларуси, его максимальное развитие и продвижение наблюдалось 17—18 тыс. лет назад. Всю территорию региона к югу занимала обширная перигляциальная равнина, с вечной мерзлотой у ледника, тундрово-степной, лесотундровой и таежной растительностью (Вознячук, 1971; Вознячук і інш., 1978). В раннем валдае (115—65 тыс. лет назад) на стадияльных отложениях В. И. Назаровым (1989б) обнаружены *Epaphius rivularis*, *Diachila polita*, *Tachinus arcticus* Motsch., *Chrysolina taimyrensis* Medv. Примерно в это время в Полесье проникли сибирские виды древесных растений: кедр, лиственница сибирская, ель сибирская (Махнач, 1971).

В среднем валдае (65—25 тыс. лет назад) ледник не достигал пределов Беларуси, и южнее ледника сформировались северо-таежные ландшафты с типичными для них видами жужелиц: *Pelophila borealis* (Pk.), *Chlaenius costulatus* (Назаров, 1989б). Поздний валдай (25—17 тыс. лет назад) характеризуется значительным продвижением ледника на юг примерно до линии Вильнюс—Орша—Смоленск. Его максимальное развитие пришлось

на 17—18 тыс. лет назад. По палеоботаническим и палеоэнтомологическим данным для этой стадии был характерен континентальный климат, со средними температурами июля 4-8—14 градусов, января —40 градусов. На территории региона В. И. Назаровым (1989б) обнаружены виды, свойственные горным степям Забайкалья: *Pterostichus majus* Motsch., *Cymindis equestris* Gebl.

Таким образом, в периоды позднеплейстоценовых межледниковий характер биогеоценозов и фауна жесткокрылых в целом были сходны с современными.

Отступление ледника началось 14—13 тыс. лет назад и примерно через 4—3 тыс. лет он исчез из Скандинавии. В течение голоцена происходили последовательные смены растительных формаций, рассмотренные в работах М. И. Нейштадта (1957, 1965, 1969), А. П. Пидопличко (1961). Н. А. Махнач (1971), О. Ф. Якушко. Н. А. Махнач (1973), В. А. Климанова, В. Г. Безусько (1981) и др.

В позднеледниковье (древний дриас) (терминология и хронология по L. Mangerud et al., 1974) Прибалтику, Поозерье, Центральную Беларусь и северо-запад России занимала тундро-лесостепь с сочетанием болотно-моховых и лесоболотных ассоциаций с кустарниковыми березняками и редкостойными лесами. В Полесье преобладали сосновые леса, занявшие освободившиеся от ледниковых вод песчаные наносы. В аллереде, самом теплом периоде позднеледниковья. в Поозерье и Прибалтике начинается формирование озер, олиготрофных болот, и именно тогда, по мнению В. С. Гельтмана (1982), происходит формирование основных типов бореальных зеленомошных ельников и суборей с участием лещины и неморального разнотравья. Палеоэнтомологические материалы свидетельствуют об идентичности условий современным. В фауне представлены виды, обычные для региона в настоящее время: *Carabus nitens* L., *Clivina fossor* (L.), *Loricera pilicornis* F., *Patrobus atrorufus* (Ström), *Pterostichus oblongopunctatus* (F.) (Назаров, 1989а). В Полесье в это время идут процессы низинного заболачивания, в сосновые леса проникают дуб и ильм, отдельными участками встречаются ельники (Гельтман, 1982).

Похолодание в позднем дриасе (11—10 тыс. лет назад) вызвало наступление лесотундры и северотаежных лесов со свойственным для них населением циркумбореальных карабид: *Curtonotus alpina*, *Elaphrus lapponicus* Gyll. (Назаров, 1984, 1989б). Вероятно, тогда и могли расширить свои ареалы до Полесья циркумбореальные, трансевразийские и урало-сибирские виды: *Miscodera arctica* (Pk.), *Elaphrus angusticollis longicollis* Sahlb., *Dromius angusticollis* Sahlb.

Ранний голоцен сопровождался потеплением и нарастанием континентальности климата. Завершается формирование Балтийского моря, современных озер в Поозерье, господствуют еловые, сосновые и березовые леса. В бореальном периоде (9 тыс. лет назад) в Прибалтике и Поозерье впервые появились широколиственные породы, приуроченные к наиболее плодородным карбонатным почвам. В Полесье окончательно сформировался современный тип ландшафта с преобладанием сосновых лесов и низинных болот. Широколиственные леса занимали окраины пойменных террас и немногочисленные донноморенные участки на водоразделах. Граба в это время в Полесье не было (Махнач, 1971). Вероятно, к этому времени можно отнести окончательное формирование циркумполярных дизъюнктивных бореомонтанных и аркто-альпийских ареалов, история которых в Европе рассмотрена в работах К. Holdhaus, С. Н. Lindroth (1939), К. Holdhaus (1954). На территории региона сохранились циркумбореальные бореомонтанные *Nebria rufescens* (Ström), *Notiophilus aquaticus* (L.), *Patrobus septentrionis* Dej., *Agonum quadripunctatum* (Deg.), *Amara erratica* (Duft.), *A. quenseli silvicola* (Zimm.), населяющие в настоящее время болота, литораль, агроценозы и лесные гари.

Весьма важным в формировании современной флоры и фауны был атлантический период — первая половина среднего голоцена (8 тыс. лет назад). В это время климат был более теплым и влажным, чем сейчас (Гричук, 1973; Климанов, Безусько, 1981; Назаров, 1989а). Это вызвало продвижение неморальных элементов флоры и фауны из южноевропейских и карпатских рефугиумов в бореальные хвойные леса и вытеснение

последних далеко на север. Грабовые дубравы занимали весь бассейн Западной Двины, в Полесье появился бук, более влажный климат способствовал развитию болотообразовательных процессов, формированию перегнойно-глеевых почв с последующим развитием на них черноольшаников. Благодаря обилию влаги сохранились еловые леса, причем в Полесье их представительство даже увеличилось. Только песчаные дюны, аллювиальные отложения и олиготрофные торфяники остались покрытыми сосновыми лесами (Махнач, 1971; Гельтман, 1982). Многие циркумбореальные, циркумтемператные и евро-обские виды жужелиц оказались вытесненными на олиготрофные торфяные болота, где и сохранились до настоящего времени: *Carabus menetriesi* Humm., *Epaphius rivularis*, *Patrobus assimilis* Chd., *P. septentrionis*, *Agonum livens* (Gyll.), *A. ericeti* (Pz.), *A. mannerheimi* (Dej.), *Chlaenius sulcicoilis* (Pk.), *Ch. costulatus*, *Ch. quadrisulcatus* (Pk.). К сожалению, палеоэнтомологические материалы не обнаруживают присутствия видов, свойственных европейским и западноевропейским фаунам. В то же время миграционные пути европейских и западноевропейских элементов флоры региона на север и восток четко прослежены W. Szafer (1930) и В. И. Парфеновым (1983). Нам представляется, что вслед за формированием современных широколиственных и широколиственно-сосновых лесов на территории региона продвигались на север, — в Прибалтику, и восток, на Волыно-Подольскую возвышенность, западноевропейские и западноевропейско-кавказские неморальные виды жужелиц (*Carabus intricatus* L., *Leistus piceus* Fröl., *Nebria brevicollis* (F.), *Abax parallelepipedus* (Pill.), *A. parallelus* (Duft.), *Agonum albipes* (F.), *Molops piceus* (Pz.), *Acupalpus brunnipes* (Sturm), *Bradycellus csikii* Laczo и др.) из карпатских, прикарпатских и альпийских рефугиумов.

Во второй половине среднего голоцена — суббореальном периоде (5 тыс. лет назад) климат становится менее влажным, возникают летние засухи. Формируется современная речная сеть, уменьшается площадь озер, освободившиеся озерные террасы покрываются сосняками. В Прибалтике благодаря близости моря сохранился благоприятный режим влажности и там преобладали широколиственные леса с дубом, грабом и буком. В настоящее время климат Прибалтики по основным показателям — средним температурам и количеству осадков — мало отличается от такового в атлантический период (Кондратене, 1989). Климат Полесья, напротив, приобрел черты континентальности (Шкляр, 1972). По мнению X. Хабермана (1953) и С. А. Пилецкиса (1970), именно в это время завершилось формирование рецентной фауны, в которой сохранились западноевропейские и западноевропейско-кавказские элементы (*Carabus intricatus*, *Leistus piceus*, *Agonum albipes*, *Nebria brevicollis* и др.). С. А. Пилецкис (1970) предположил, что причиной ограничения продвижения западноевропейских жесткокрылых на восток и север является изменение климатических параметров, описываемое январской изотермой —6 градусов. Ход изотермы в Прибалтике значительно отклоняется к северу, что, безусловно, вызвано влиянием Балтийского моря. Однако в последнее время (Александрович, 1991) обнаружен ряд западноевропейских и западноевропейско-кавказских видов (*N. brevicollis*, *L. piceus*, *Notiophilus aesthuans* Motsch., *Acupalpus brunnipes* (Sturm)) к северу и востоку от данной изотермы. По всей вероятности, существуют (или существовали) какие-то закономерности расселения жужелиц, не учтенные С. А. Пилецкисом.

Климат позднего голоцена (субатлантический период, 2,5 тыс. лет назад) сопровождался похолоданием и увеличением увлажнения. В Прибалтике и Поозерье начался процесс деградации широколиственных лесов — вытеснение их ельниками с плакорных участков. На северо-западе России, в северной Прибалтике и центральной Беларуси исчезает граб, вероятно, под действием сильных зимних морозов (Гельтман, 1982).

Необходимо отметить, что есть и другое объяснение деградации широколиственных лесов — под действием антропогенной трансформации ландшафта, выборочной рубки и распашки наиболее плодородных почв, ранее занятых дубравами (Разумовский, 1981).

Ландшафты Полесья не претерпели изменений: по-прежнему там преобладали сосновые и широколиственно-сосновые леса и обширные пространства низинных болот с вкраплениями пушистоберезовых и черноольховых ассоциаций.

Таким образом, наибольшие трансформации растительности имели место в первой половине среднего голоцена — атлантическом периоде, что выразилось в продвижении широколиственных лесов к северу и во вторжении темнохвойной тайги в Поозерье, на северо-запад России и в центральную Беларусь, вызванном похолоданием в конце суббореального периода. Растительность Полесья в среднем и позднем голоцене практически не изменялась и, по мнению В. С. Гельтмана (1982), Полесье в течение всего голоцена было довольно трудным рубежом для любых мигрантов.

Без сомнения, это может быть отнесено и к жужелицам, многие из которых (особенно из родов *Carabus*, *Abax*, *Molops*, *Pterostichus*, *Calathus*, *Agonum* и др.) имеют редуцированные крылья, совсем бескрылы или, даже при наличии крыльев, не способны к полету, т. е. имеют ограниченные миграционные возможности (Lindroth, 1945a, 1945b, 1949; Крыжановский, 1983).

Нам представляется, что формирование фауны жесткокрылых региона необходимо рассматривать с учетом не только климатических, но и исторических факторов. По всей вероятности, западноевропейские виды в атлантический период активно мигрировали вслед за широколиственными лесами на север и восток, однако возможные пути миграций были ограничены: Полесская низменность с гораздо более древними, не затронутыми последним оледенением, лесными и интразональными биоценозами препятствовала продвижению западноевропейских видов жужелиц из карпатских рефугиумов на север и восток. Их продвижение было возможно лишь по Прибалтике, что и вызвало расселение жуков так далеко на север по сравнению с центральной Беларусью и западной Россией. Многие виды по долинам Немана и Западной Двины проникли из Прибалтики на восток и юг (*Nebria brevicollis*, *Acupalpus brunnipes*, *Carabus intricatus* и др.), но нигде не покинули пределов речных долин и не заселили Белорусскую гряду и Валдайскую возвышенность, Предполесскую равнину и Полесье. Продвижение на восток было ограничено нарастанием континентальности климата по мере удаления от Балтики. К окончанию атлантического периода завершилось формирование основных биоценозов и ландшафтов региона. Суббореальный период существенно не изменил общую картину, хотя участие широколиственных лесов заметно снизилось, и они вытеснялись на юг и запад. Но необходимо учитывать, что все лесные сообщества региона с этого времени находились под все нарастающим влиянием деятельности человека. Основные направления его воздействия выражались в сведении широколиственных лесов, размещенных на наиболее богатых почвах, и использовании высвободившихся территорий под поля и пастбища. В лесах систематически пасли скот, уничтожавший подстилку и молодые лиственные деревья. Для хозяйственных нужд в первую очередь вырубали наиболее ценные виды — дуб, липу, граб, т. е. виды, формирующие зональное климаксное сообщество. Замедлились почвообразовательные процессы, и современные леса все более и более приобретали островной характер (Парфенов, 1983) и находились в более ранних, доклимаксных стадиях сукцессии.

Процесс формирования фауны жужелиц продолжается и в настоящее время. Используя в качестве отправной точки работы Н. М. Арнольда (1860, 1902), К. Э. Линдемана (1871) и Г. Г. Якобсона (1905—1916), удалось выявить продвижение за последние 100 лет на запад *Amara majuscula* Chd., на восток — *Carabus nemoralis* O. F. Müll., на север—*Calosoma investigator* (Ill.), *C. auro-punctatum* (Herbst), *C. denticolle* Gebl., *Harpalus froelichii* Sturm, *Anisodactylus signatus* (Pz.), *Poecilus punctulatus* (Schall.), *Calathus halensis* (Schall.). Наиболее активно расселяются мигранты с юга, обитающие в агроценозах. Вполне очевидной причиной их продвижения являются осушительная мелиорация и сельскохозяйственное освоение болот Полесья, уничтожившие естественную преграду и создавшие гигантский непрерывный агроценоз от степи до Минской возвышенности.

Таким образом, в формировании фауны жувелиц региона можно выделить следующие этапы.

1. Наиболее древние обитатели территории региона — бореальные циркумполярные *Pelophila borealis* (Pk.), *Blethisa multipunctata* (L.), *Miscodera arctica* (Pk.), *Elaphrus angusticollis longicollis*, *Agonum mannerheimii* (Dej.), *Trichocellus cognatus* (Gyll.) и циркумполярные бореомонтанные *Nebria rufescens*, *Agonum quadripunctatum*, *Amara erratica*, *Amara quenseli*, *Harpalus solitarius* Dej., населяли тундровые и лесотундровые ландшафты на протяжении всех интергляциалов плейстоцена. Валдайский ледник не достиг Полесья, где некоторым из них удалось сохраниться до настоящего времени в литоральных и болотных биоценозах.

2. Уникальность Полесья с его длительной 250-тысячелетней историей развития лесных сообществ (сохранившихся в пленигляциалах в поймах рек) позволяет предположить существовавший там позднеплейстоценовый рефугиум европейских и евро-сибирских видов, обитателей лесных и литоральных сообществ, а также что виды с современными европейскими и центральноевропейскими (*Carabus menetriesi*, *C. nitens*, *C. coriaceus* L., *C. cancellatus* III., *Dyschirius neresheimeri* Wagn., *Bembidion pygmaeum* (F.), *Agonum holdhausi* (Apf.), *A. hypocrita* (Apf.), *Amara jakowiewi* Tschitsch., *Dromius fenestratus* (F.) и, возможно, евро-сибирскими (*Pterostichus diligens* (Sturm), *Agonum livens* (Gyll.), *A. munsteri* (Hellen), *Chlaenius sulcicollis* (Pk.), *Ch. quadrisulcatus* (Pk.), *Cymindis macularis* (F. — W.) ареалами сохранились именно там, и их современное распространение ограничено Восточной Европой и Западной Сибирью, где они населяют хвойные леса, болота, литораль и суходольные луга.

3. В позднеледниковье, в среднем дриасе и аллерёде, на территории Полесья за счет миграций из восточносибирских и уральских рефугиумов сформировалась фауна жувелиц с голарктическими и транспалеарктическими ареалами, близкая по составу к современной в хвойных и хвойно-широколиственных лесах Евразии и Северной Америки (трансевразийские температурные *Carabus granulatus* L., *Pterostichus oblongopunctatus* (F.), *P. nigrita* (F.), *Harpalus latus* (L.); трансевразийские температурно-южносибирские *Cicindela sylvatica* L., *Carabus arvensis* Herbst, *Bembidion articulatum* (Pz.), *Amara plebeja* (Gyll.); циркумтемператные *Clivina fossor* (L.), *Loricera pilicornis* (F.), *Dyschirius globosus* (Herbst), *Notiophilus aquaticus*, *Bembidion quadrimaculatum* (L.) и др.). Вероятно, в конце аллерёда и позднем дриасе нарастание континентальности климата привело к расселению обитателей луго-степей: *Callisthenes reticulatum* (F.), *Calathus ambiguus* (Pk.), *Harpalus affinis* (Schrank) и др.

4. В раннем голоцене, в пребореальном и бореальном периоде, началось активное формирование флоры и фауны на территории Прибалтики, в Белорусском и Валдайском поозерьях. К концу бореального периода, вероятно, сформировалась фауна, близкая к таковой в Полесье, с участием типичных лесных видов и обитателей луго-степи, лесотундровых и тундровых видов, в которой получили широкое распространение евро-байкальские виды, обитатели лугов: *Poecilus cupreus* (L.), *P. versicolor* (Sturm), *Amara famelica* Zimm., *A. sprete* Dej. и др.; мелколиственных и вторичных лесов: *Pterostichus strenuus* (Pz.), *P. niger* (Schall.), *Platynus assimilis* (Pk.), *Calathus erratus* (C. R. Sahlb.), *Amara infima* (Duft.), пресноводной литорали: *Bembidion doris* (Pz.), *B. obliquum* (Sturm), *B. dentellum* (Thunb.), *Agonum fuliginosum* (Pz.) *A. viduum* (Pz.), *A. moestum* (Duft.), *A. versutum* (Sturm).

5. Важное место в процессе формирования рецентной фауны занимают миграционные процессы среднего голоцена и, прежде всего, атлантического периода. Окончательное формирование речной сети, озер и развитие процессов заболачивания создало оптимальные условия для расселения западнопалеарктических, западно-центральнопалеарктических, евро-сибирско-центральноазиатских литоральных и болотных видов жувелиц из средиземноморских, южноевропейских и среднеазиатских рефугиумов. Продвижение на север широколиственных лесов повлекло за собой расселение на

территории региона европейских, западноевропейских и европейско-кавказских видов (*Carabus intricatus*, *C. auronitens escheri* (Pall.), *Leistus piceus*, *Nebria brevicollis*, *Abax parallelepipedus*, *A. parallelus*, *Molops piceus* и др.), трансевразийских полидизъюнктивных, связанных с широколиственными лесами: *Calosoma sycophanta* (L.), *C. inquisitor* (L.), западнопалеарктических лесных видов: *Olistopus rotundatus* (Pk.), *O. sturmii* (Duft.), *Platyderus rufus* (Duft.). Они мигрировали из карпатских и альпийских рефугиумов на восток на Волынь и в Подолию до долины Днепра. На северо-восток их продвижение было ограничено Полесьем, где преобладали пойменные леса и луговые биоценозы. Заселение Прибалтики проходило из карпатских и альпийских рефугиумов на север до долины Западной Двины, причем часть европейских и западноевропейских видов (*Carabus intricatus*, *Leistus piceus*, *Bembidion quinquestriatum* (Gyll.)) по долине Западной Двины расселились на восток. Вероятно, к этому времени нужно отнести и окончательное формирование фауны литорали Балтики за счет амфиатлантического *Bembidion transparens* (Gebl.) и европейско-приатлантических *Bembidion pallidipenne* (Ill.), *B. aeneum* Germ., *Pogonus chaldeus* (Marsh.) и *Dicheirotichus gustavii* Crotch.

6. В суббореальный период сократились территории, занятые широколиственными лесами, развитие сельскохозяйственного производства привело к сокращению лесистости до 30 % (Парфенов, 1983). Продолжаются процессы формирования фауны, выражающиеся в обособлении многих лесных видов в островных местообитаниях, разрывах ареалов. продвижении мезоксерофильных и ксерофильных евро-казахстанских (*Calosoma denticolle*, *C. investigator*, *Calathus halensis*, *Poecilus punctulatus*, *Amara tricuspidata* Dej., *Harpalus servus* (Duft.), *H. pumilus* Sturm, *H. subcylindricus* Dej., *H. froelichii*, *Anisodactylus signatus*, *Microlestes maurus* (Sturm) и др.) видов на север, в область приледниковых равнин и Белорусской гряды, занятых агроценозами.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрович О. Р.* Жуки жужелицы (*Coleoptera, Carabidae*) фауны Белоруссии // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии. Мн.: Наука и техника, 1991. С. 37—78.
- Александрович О. Р.* Эколого-фаунистический обзор жужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) запада Русской равнины. Мн., 1992. Деп. в НПО Верас 20.11.92. № 150. 82 с.
- Александрович О. Р., Писаненко А. Д.* Пластинчатоусые жуки (*Coleoptera, Scarabaeidae*) фауны Белоруссии // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии. Мн.: Наука и техника, 1991. С. 79—94.
- Арнольд Н. А.* О границе между полярно-европейскою и средне-европейскою фаунами в России // Журн. мин-ва нар. просвещ. 1860. Ч 56. Отд. 2. С.141-164.
- Арнольд Н. А.* Каталог насекомых Могилевской губернии. СПб., 1902. 150 с.
- Артюшенко Л. Т., Турло С. И.* Изменения растительности и климата территории Украины в плейстоцене // Палеоклиматы и оледенения в плейстоцене. М.: Наука, 1989. С. 81—86.
- Вазнячук Л. М.* Новая стратиграфічна́я схема плейстацэнавых адкладаў і асноўныя заканамернасці змен прыроднага асяроддзя ледавіковай вобласці Рускай раўніны ў антрапагене // Даследаванні антрапагену Беларусі. Мн.: Наука и техника, 1978. С. 81—86.
- Вазнячук Л. М., Каліноўскі П. Ф., Вальчык М. А., Рунец А. П., Санько А. Ф.* Аб характары геабіяцэнозаў Беларусі ў фінальную фазу апошняга зледзянення // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. 1978. № 2. С. 40—44.
- Вознячук Л. Н.* Основные стратиграфические подразделения четвертичных отложений // Материалы по стратиграфии Белоруссии. Мн.: Наука и техника, 1981. С. 137—151.
- Вознячук Л. Н., Вальчик М. А.* Морфология, строение и история развития долины Немана в неоплейстоцене и голоцене. Мн.: Наука и техника, 1978. 211 с.
- Гельтман В. С.* Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии. Мн.: Наука и техника, 1982. 326 с.
- Гричук В. П.* Климатические условия Северного полушария в атлантический период голоцена; Тепловая мелиорация северных широт. М.: Наука, 1973. 107 с.
- Гуделис В. К.* Рельеф и четвертичные отложения Прибалтики. Вильнюс: Минтис, 1976. 264 с.
- Гурский Б. Н., Левков Э. А., Махнач Н. А.* и др. Стратиграфическое расчленение антропогена Белоруссии // Материалы по стратиграфии Белоруссии, Мн.: Наука и техника, 1981. С. 122—136.
- Дементьев В. А.* Физико-географическое районирование Белоруссии // Природное и сельскохозяйственное районирование СССР. Л.: Наука, 1961. С. 131—179.
- Калиновский П. Ф., Назаров В. И.* Муравинская териофауна и энтомофауна разреза Тимошковицы // Литология, геохимия и стратиграфия континентальных кайнозойских отложений Белоруссии. Мн.: Наука и техника, 1988. С. 191—198.
- Климанов В. А., Безусько В. Г.* Климат и растительность Малого Полесья в голоцене // Укр. бот. журн. 1981, Т. 37, № 4. С. 24—29.
- Козловская Н. В.* Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. Мн.: Наука и техника, 1978. 128 с.
- Кондратене О. П.* Изменение климата в плейстоцене на территории Прибалтики // Палеоклиматы и оледенения в Прибалтике. М.: Наука. 1989. С. 59—66.
- Крыжановский О. Л.* Жуки подотряда *Adephaga*. Семейства *Rhysodidae, Trachyrachidae, Carabidae*: Фауна СССР. Жесткокрылые. Л.: Наука, 1983. Т. 1. Вып. 2. 341 с.
-
- Левков Э. А., Матвеев А. В., Махнач Н. А.* и др. Геология антропогена Белоруссии. Мн.: Наука и техника, 1973. 152 с.
- Линдеман К. Э.* Обзор географического распространения жуков в Российской империи. Часть 1. Введение, предисловие. Северная, Московская и Туранская провинции // Тр. Рус. энтомол. об-ва. 1871. Ч. 6. № 1. С. 41—366.

- Махнач Н. А.* Этапы развития растительности в антропогене. Мн.: Наука и техника, 1971. 212 с.
- Махнач Н. А., Левков Э. А., Гурский Б. Н.* и др. Схема стратиграфического расчленения четвертичных (антропогеновых) отложений Белоруссии // Докл. АН БССР. 1970. Т. 14, № 1. С. 45—48.
- Назараў У. І.* Першыя знаходкі неагенавых жукоў на Беларусі // Геалагічныя і палеанталагічныя даследаванні кайназою Беларусі. Мн.: Наука: и техника, 1989. С. 108—113.
- Назаров В. И.* Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеоэнтомологическим данным (антропоген). М.: Наука. 1984. 95 с.
- Назаров В. И.* Изучение насекомых плейстоцена Белоруссии // Проблемы плейстоцена. Мн.: Наука и техника, 1985а. С. 188—199.
- Назаров В. И.* Межледниковая энтомофауна среднего и позднего плейстоцена Белоруссии (Некоторые аспекты палеогеографии и климатостратиграфии) // Геология и гидрогеология кайнозоя Белоруссии. Мн.: Наука и техника, 1985б. С. 61—66.
- Назаров В. И.* Новые виды энтомофауны микулинского межледниковья Белоруссии // Новые и малоизвестные виды ископаемых животных и растений Белоруссии Мн.: Наука и техника, 1986. С. 167—171.
- Назаров В. И.* Климатостратиграфия позднего плейстоцена Белоруссии // Литология, геохимия и стратиграфия континентальных кайнозойских отложений Белоруссии. Мн.: Наука и техника, 1988. С. 245—252.
- Назаров В. И.* Климат голоцена некоторых районов СССР (по данным палеоэнтомологии) // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука, 1989а. С. 76—79.
- Назаров В. И.* Климат некоторых этапов плейстоцена Белоруссии по палеоэнтомологическим данным // Палеоклиматы и оледенения в плейстоцене. М.: Наука, 1989б. С. 74—75.
- Назаров В. И.* Палеогеография перигляциальной зоны Белоруссии // Палеогеография кайнозоя Белоруссии. Мн.: Наука и техника, 1989в. С. 161—169.
- Назаров В. И.* О первых находках раннеплейстоценовых насекомых на территории Новогрудской возвышенности // Докл. АН БССР. 1990. Т. 34, № 1. С. 75—78.
- Назаров В. И., Пархомов М. Д., Козел В. П.* Климат позднего плейстоцена территории БССР и его связь с глобальными климатическими вариациями // Докл. АН БССР. 1987. Т. 31, № 2. С. 164—167.
- Нейштадт М. И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: АН СССР, 1957. 404 с.
- Нейштадт М. И.* Некоторые итоги изучения отложений голоцена // Палеогеография и хронология верхнего плейстоцена и голоцена по данным радиоуглеродного метода. М.: Наука, 1965. С. 112—132.
- Нейштадт М. И.* Голоцен: Введение. М.: Наука, 1969. 231 с.
- Парфенов В. И.* Флора Белорусского Полесья: современное состояние и тенденции развития. Мн.: Наука и техника, 1983. 295 с.
- Пидопличко А. П.* Торфяные месторождения Белоруссии. Мн.: АН БССР, 1961. 192 с.
- Пилецкис С. А.* О некоторых закономерностях распространения жесткокрылых в Литовской ССР согласно «Изотермному принципу распространения» // Acta entomologica Lituanica, 1970. Т. 1. С. 45—52.
- Разумовский С. М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 230 с.
- Хаберман Х. М.* Последлениковое заселение территории Эстонской ССР иммиграционной фауной и вопросы зоогеографического районирования // Тр. научн. сессии по вопросам биологии и с/х в Риге. М.: АН СССР, 1953. С. 331—340.

Четвертичные оледенения Северного полушария: Результаты исследований на территории Белоруссии / С. Д. Астапова, М. А. Вальчик, О. И. Зименков и др. Мн.: Наука и техника, 1987. 51 с.

Шкляр А. Х.: Климат // Проблемы Полесья. Мн., 1972. Вып. 1. С. 109—135.

Якобсон Г. Г. Жуки России, Западной Европы и сопредельных стран. СПб., 1905—1916. 1024 с.

Якушко О. Ф., Махнач Н. А. Основные этапы позднеледникового и голоцена Белоруссии // Проблемы палеогеографии антропогена Белоруссии. Мн.: Наука и техника, 1973. С. 76—94.

Bachofen-Echt A. Der Bernstein und seine Einschüsse. Wien, 1949. 204 s.

Holdhaus K. Die Spuren der Einzzeit in der Tierwelt Europas // Abhandl. Zool. — Botan. Gesselsch. Wien, 1954. Bd 18. 493 s.

Holdhaus K., Lindroth C. H. Die europäischen Coleopteren mit boreoalpiner Verbreitung // Ann. Naturhist. Mus. Wien, 1939. Bd 50. w. 123—293.

Lindroth C. H. Die fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie, 1. Spezieller Teil. Göteborgs Kungl. Vetenskaps-och Vitterhets-Samhälles Handlingar. 1945a. 7 Foljden Ser. B. Bd. 4, N 1. 709 s.

Lindroth C. H. Die fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. 2. — Die Karten. Göteborgs Kungl. Vetenskaps-och Vitterhets-Samhälles Handlingar. 1945b. 7 Foljden Ser. B. Bd. 4, № 2. 277 s.

Lindroth C. H. Die fennoskandischen Carabidae. Eine tiergeographische Studie. 3. Allgememer Teil. Göteborgs Kungl. Vetenskaps-och Vitterhets-Samhälles Handlingar. 1949. 7 Foljden Ser. B. Bd. 4. 911 s.

Mangerud L., Andersen S. T., Berglund B. E., Donner J. J. // Quaternary stratigraphy of Norgen, a proposal for terminology and classification. Boreas (Oslo). 1974. Vol. 3. P. 109—126.

Szafer W. Element górski we florze niżu polskiego // Polska akademia umiejętności: Rozprawy Wydziału matem. — przyrod. Kraków, 1930. T. 69 (Ser. 3, t. 29). Dz. B. № 3. S. 1—112.

Александрович О. Р. Реконструкция путей формирования фауны жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) на западе Русской равнины // Фауна и систематика: Тр. Зоол. музея Бел. ун-та.—Мн.: Навука і тэхніка, 1985. Вып. - 1. С. 52—68.

На основании анализа данных по современному распространению жуужелиц на территории региона и литературных сведений по исторической геологии, палеоэнтомологии и палеоботанике предпринята попытка реконструкции путей формирования фауны.

Библиогр.: 55 назв.

Alexandrovich O. R. Reconstruction of the ways of the ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) fauna forming at the West of the Russian plain // Fauna and taxonomy: Proceed. Zool. museum Byel. Univ.— Minsk: Nauka i tekhnika. 1995. Vol. 1. P. 52—68.

On the base of data on the current distribution of Carabids at the West of the Russian plain from one hand. and the geological, paleoentomological, paleobotanical data from the other an attempt of reconstruction the ways of fauna forming was done.