

УДК 595.76

ОТРЯД ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (INSECTA, COLEOPTERA) В ФАУНЕ АРКТИКИ. СООБЩЕНИЕ 1. СОСТАВ ФАУНЫ

© 2014 г. Ю. И. Чернов¹, О. Л. Макарова¹, Л. Д. Пенев², О. А. Хрулёва¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

e-mail: ol_makarova@mail.ru

e-mail: oa-khruleva@mail.ru

² Institute of Biodiversity and Ecosystem Research, Bulgarian Academy of Sciences, София, Болгария

e-mail: info@pensoft.net

Поступила в редакцию 01.09.2013 г.

Жесткокрылые, крупнейший отряд насекомых, в условиях Арктики уступают двукрылым первенство в полноте освоения среды. На долю Coleoptera приходится около 13% энтомофауны тундровой зоны, однако несколько семейств жуков сохраняют в высоких широтах значительное видовое разнообразие и существенную ценотическую роль. В этом сообщении мы даем обзор циркумполярной колеоптерофауны Арктики. На основе оригинальных данных, литературных сведений и фондовых коллекционных материалов с использованием экстраполяций и аналогий отмечены особенности таксономического и экологического разнообразия подотрядов, серий и семейств Coleoptera, проанализированы широтно-зональное распределение и северные пределы распространения видов, специфика адаптаций и ценотических связей.

Ключевые слова: Арктика, жуки, природная зональность, видовое разнообразие, ареал, адаптации.

DOI: 10.7868/S004451341401005X

Жесткокрылые (Coleoptera) — самый крупный отряд насекомых, включающий почти 386500 видов (Slipinski et al., 2011). На его долю приходится почти 40% видов класса. Доминирование этого отряда в энтомофауне наиболее отчетливо в теплых поясах, в тропиках и субтропиках. В умеренном поясе жесткокрылые составляют треть видового богатства насекомых. Особый интерес представляет анализ таксономического состава и показателей биологического прогресса отряда в ландшафтах холодного пояса при минимальном уровне общего таксономического разнообразия органического мира, в том числе насекомых. Виды и группы, успешно освоившие среду Арктики, демонстрируют адаптивные возможности жесткокрылых в пессимальных тепловых условиях. При большом объеме фаунистических данных по разным группам жуков явно недостаточно анализировались общая таксономическая структура всего отряда и ее широтное варьирование в пределах Арктики. Мы пытались восполнить этот пробел в предыдущих сообщениях, посвященных фауне наиболее высокоширотной полосы Арктики (Макарова и др., 2007; Chernov, Makarova, 2008). В данной работе авторы рассматривают особенности видового состава и таксономической структуры фауны жесткокрылых всей Арктики с учетом

основных широтных трендов параметров их разнообразия.

Накопленные к настоящему времени данные свидетельствуют о том, что в фауне Арктики на долю жесткокрылых приходится около 13% видового богатства насекомых, в северной полосе тундровой зоны их доля снижается до 4%, а в полярных пустынях обитают лишь единичные виды отряда (Chernov, Makarova, 2008). Лидирующая роль в энтомофауне тундровой зоны переходит к двукрылым, которые составляют половину видового богатства класса в Арктике в целом и около 60% — в ее северной полосе (табл. 1). Доля в энтомофауне Арктики двух других крупнейших отрядов — чешуекрылых и перепончатокрылых, которые занимают в классе насекомых примерно такое же место, как и двукрылые (17–18% видов), — снижается до 11–14%. Показатели биологического прогресса основных групп Hemimetabola (кроме, возможно, Ephemeroptera и Plecoptera) в высоких широтах снижаются в гораздо большей степени (Чернов, 1978, 1984). Таким образом, преобразование макротаксономической структуры класса Insecta в фауне Арктики сводится прежде всего к еще большему увеличению преобладания Holometabola над Hemimetabola, а среди Holometabola — к изменению долей жесткокрылых и

Таблица 1. Доля (%) ведущих отрядов в энтомофауне всего мира и Арктики

Отряд	Весь мир	Арктика	Высокая Арктика
Hemiptera	8	5	2
Coleoptera	33	13	4
Lepidoptera	17	11	6
Hymenoptera	17	14	20
Diptera	18	49	57
Прочие, включая паразитов	7	8	11

Источники: Чернов 1995, 2002.

двукрылых. Удельный вес жуков резко снижается, двукрылых — повышается (Danks, 1990; Чернов, 1995, 2002). Жесткокрылые по своим адаптивным возможностям в условиях холодного пояса уступают не только двукрылым, но также перепончатокрылым и чешуекрылым. Все же ряд групп жуков сохраняет признаки значительного биологического прогресса и существенную экологическую роль (Danks, 1981; Чернов, 1984; Chernov, Makarova, 2008).

Настоящая статья основана на анализе коллекционных сборов, полевых наблюдений и количественных учетов в различных арктических и субарктических районах, результаты которых были частично опубликованы авторами ранее (Чернов, 1966, 1973, 1978, 1978а, 2004; Медведев, Чернов, 1969; Медведев, Хрулёва, 1986, 2011; Хрулёва, 1987, 1989, 1991, 1994, 1999, 2007, 2009; Пенев, 1989; Чернов и др., 1993, 2000, 2001; Khruleva, 1996, 2004; Хрулева, Коротяев, 1999, 2012; Макарова и др., 2007; Chernov, Makarova, 2008), а также литературных данных, из которых далеко не все упоминаются в тексте в связи с ограниченным объемом журнальной статьи; цитируются преимущественно обобщающие и обзорные работы.

Полевые исследования проводились авторами на Таймыре, где получены наиболее обширные материалы во всех подзонах тундры, на о-ве Врангеля и побережье Анабарской губы, в низовьях Колымы (пос. Черский), на западной и восточной Чукотке, Ямале, Югорском п-ове, островах Вайгач и Долгий (Печорское море), на Северной Земле и плато Путорана, в различных районах американской Арктики, в том числе на островах Девон и Элсмир, и на Аляске. Использованы коллекционные материалы П.К. Еремина (различные районы Таймыра), Т.Р. Андреевой (юг Ямала), А.В. Соколова (южные части Таймыра и Ямала) и ряда других исследователей. Настоящий обзор посвящен инвентаризационно-фаунистическим, экологическим и биогеографическим аспектам. Обсуждая вопросы структуры фауны, ареалогии и зо-

нального распределения, мы не касались таксономических нюансов, ограничиваясь в основном результатами первичной обработки фаунистических материалов специалистами.

Жесткокрылым Арктики посвящена обширная литература, и уже в начале 20 в. были попытки определить их видовое богатство. Так, Поппиус (Poppius, 1910) оценивал объем колеоптерофауны “арктической области”, трактуемой им весьма произвольно, в 627 видов. Эта число отражало представления о видовом составе насекомых северных территорий без строгого учета их зонального положения. Его соответствие уровню современных оценок следует считать совпадением. Дэнкс (Danks, 1981) на основе анализа огромного объема публикаций насчитал в американском секторе Арктики (территория холодного пояса, включающая ландшафты зон тундр и полярных пустынь, а также переходной полосы лесотундры) менее 200 видов. Авторы настоящей работы определяют объем колеоптерофауны Арктики примерно в 700–750 видов при общем богатстве всей энтомофауны не менее 3300, скорее всего — около 3500 видов (Чернов, 2002; Chernov, Makarova, 2008). Сухопутную границу Арктики мы проводим в соответствии с трактовкой тепловых поясов, типологией арктических и субарктических ландшафтов отечественными географами (Григорьев, 1966; Калесник, 1970; Исаченко, 1985 и др.), примерно по средней части лесотундры (рис. 1), исключая такие южные территории с тундроподобными ландшафтами, как бассейн Анадыря, Юго-Западная равнина Аляски и север Лабрадора.

Ниже приводится обзор видового состава и особенностей хорологии представленных в Арктике семейств жесткокрылых без соблюдения единой формы в связи с крайней неравноценностью сведений по разным таксонам и районам. Категория “арктический вид” используется в работе в широком, не только ареалогическом смысле. Она объединяет виды скорее по экологической приуроченности к типу условий, а не к определенной территории, т.е. включает виды, в равнинных условиях встречающиеся преимущественно к северу от границы леса (Чернов, Матвеева, 2002). Более частные категории “гипераркт”, “эваркт”, “гемиаркт” и “гипоаркт” (Чернов, 1978) объединяют виды по характеру их распределения в основных подразделениях северных территорий, с учетом экологического оптимума.

В Арктике обитают представители 2 из 4 современных подотрядов — Adephaga и Polyphaga, принадлежащие к 24 из 176 семейств Coleoptera (табл. 2).

ПОДОТРЯД ADEPHAGA

Подотряд Adephaga представлен в Арктике в макротаксономическом отношении весьма полно (4 семейства из 9 мировой фауны): Haliplidae, Gy-

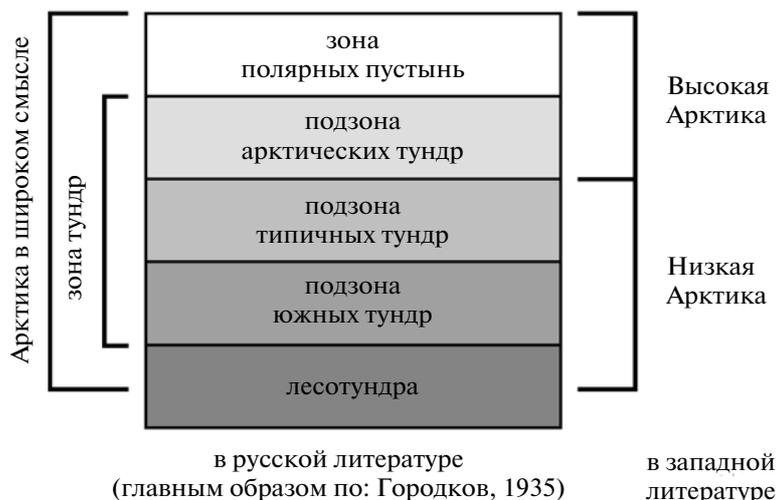


Рис. 1. Варианты широтно-зонального подразделения Арктики.

ginidae, Dytiscidae и Carabidae. Они включают около половины высокоширотной колеоптерофауны (примерно 300 или несколько более видов). Семейства водных жуков Adepthaga, в т.ч. вертячки (Gyrinidae), плавунчики (Halipilidae), плавунцы (Dytiscidae), объединяются в условную группу Hydradepthaga. Многие детали состава фауны этих семейств в Арктике пока не ясны в связи с ограниченным числом специальных исследований в собственно тундровых районах (см.: Зайцев, 1953; Danks, 1981; Danks, Rosenberg, 1987; Андреева, Петров, 2004; Петров, 2004), но имеющиеся сведения очень важны для понимания путей и факторов высокоширотного фауногенеза. Соотношение числа видов отдельных семейств Hydradepthaga в Арктике вполне соответствует пропорции общих величин их видового богатства.

Плавунчики (Halipilidae) – маленькое семейство, характеризующееся явными признаками примитивности (Пономаренко, Жерихин, 1980), представлено в Арктике прежде всего несколькими трудно различимыми видами рода *Halipilus* Latr. Среди них имеются тяготеющие к высоким широтам и, быть может, заслуживающие статуса арктических или арктобореальных, например, сибирский *Halipilus samojedorum* Sahlb. и палеарктический *H. lapponum* Thoms. (Zaitzev, 1910; Зайцев,

1953a), который, скорее всего, есть форма голарктического *H. fulvus* (F.) (Андреева, Петров, 2004). В тундровой зоне Евразии весьма широко распространен бореальный, точнее арктобореальный, солонатоводный *H. apicalis* Thoms., на Чукотке отмечен *H. confinis* Steph. (Лафер, 1989), в лесотундре Ямала весьма обычен арктобореальный *H. sibiricus* Motchsh. (Петров, 2004; Андреева, Петров, 2004). В сводке Дэнкса приведен *H. falli* Mank с неясным распространением. В европейских тундрах и лесотундре Ямала отмечен широко распространенный бореальный *Brychius elevatus* (Panz.) (Зайцев, 1953a; Андреева, Петров, 2004). Всего в фауне Арктики вероятно около 15 видов этого семейства, что составляет около 10% его современного богатства (это максимальная величина представленности семейства в Арктике для всего отряда). Однако в целом эта группа мелких (3–5 мм), преимущественно растительоядных жуков, вероятно, не может рассматриваться как характерный элемент арктической фауны. Складывается впечатление, что некоторые полизональные или таежные виды просто “выдерживают” условия Гипоарктики.

Вертячки (Gyrinidae), мелкие хищные жуки с характерными разделенными глазами, наряду с элементами специализации также имеют черты

Таблица 2. Разнообразие таксонов Coleoptera во всем мире и в Арктике

Параметр	Весь мир	Арктика	Высокая Арктика (без о-ва Врангеля)
Число семейств	176	24	10
Число видов	386 500	659	71

Источники: Chernov, Makarova, 2008; Slipinski et al., 2011.

примитивности. Они крайне ограниченно проникают в собственно тундровые ландшафты. В списке жуков, отмеченных в северо-американском секторе Арктики, вертячки отсутствуют (Danks, 1981), гренландские находки ограничены южными районами с относительно мягким климатом (Böcher, 1988). Скорее всего, число видов этого семейства в фауне Арктики – немногим более 5. По имеющимся сведениям, они отсутствуют в подзоне арктических тундр. Андреева и Петров (2004) приводят для юга Ямала 2 вида: *Gyrinus minutus* F. и *G. opacus* Sahlb. Последнего они относят к категории циркумполярных. Этот вид обычен на юге Гренландии, в Скандинавии, в т.ч. на Кольском п-ове, а также на Полярном Урале и Чукотке (Зайцев, 1953; Böcher, 1988; Лафер, 1989).

Плавунцы (Dytiscidae) проявляют весьма высокие адаптивные возможности в Арктике, соизмеримые, с учетом общего видового богатства таксонов, с таковыми жулици и стафилинид. Всего в пределах тундровой зоны по нашим оценкам, включая виды, только “заходящие” в южные пределы тундры, обитает около 100 видов 12–14 родов, т.е. около 2.5% мировой фауны семейства и примерно 15% – фауны Голарктики. Скорее всего, при дальнейшем изучении число видов этого семейства в Арктике значительно превысит 100. Плавунцов можно включить в тройку семейств жуков, опережающую все прочие по удельному весу в колеоптерофауне северной полосы тундровой зоны. Создается впечатление бедности фауны плавунцов арктической Америки, где в конце 70-х годов насчитывали около 25 видов, что составляет всего примерно 9% фауны семейства Канады (Danks, 1979, 1981). Спустя еще 20 лет исследований пропорция не изменилась – в тундре отмечены 26 видов из 276, известных в Канаде и на Аляске (Larson et al., 2000). Весьма интенсивно проникновение этих жуков в арктические берингийские ландшафты Азии (Лафер, 1989а). О высоких адаптивных возможностях плавунцов в Арктике свидетельствует и их численность, которая по данным Петрова (2004) в тундровой зоне в целом выше, чем в таежной полосе, что, возможно, связано с широким распространением в Арктике мелких озерков, бочажков, тающих снежников и пр.

Плавунцы обитают в водоемах до самых северных пределов тундровой зоны. На о-вах Королевы Елизаветы (Канадский Арктический архипелаг) отмечено по 1–3 вида (Larson et al., 2000). Мы их встречали на о-ве Девон, на севере Таймыра (низовья рек Убойная и Ленивая). Вероятно, отсутствуют в полярных пустынях – не найдены нами при интенсивных исследованиях мелководных водоемов на о-ве Эллеф-Рингнес (о-ва Свердруп) и о-ве Большевик (Северная Земля). Однако в торфяных отложениях начала голоцена мы обнаружили многочисленные надкрылья жуков подрода *Gaurodytes* Thoms. рода *Agabus* Leach, а на

о-ве Батерст (о-ва Королевы Елизаветы), который расположен на границе тундровой и полярно-пустынной зон, отмечены два вида (Larson et al., 2000). При значительном объеме фаунистических сведений и коллекционных материалов по арктическим плавунцам, практически не изучены их экология и характер зонального распределения в высоких широтах. В целом, плавунцы и другие водные жуки Арктики изучались гораздо менее интенсивно, чем такие семейства, как жулици, листоеды, долгоносики.

Основную часть видов плавунцов, найденных в тундровой зоне, относили к родам нырялок (*Hydroporus* Clairv.) и гребцов (*Gaurodytes*). Ранее последний трактовался как подрод *Agabus* (см. Якобсон, 1905–1915). В настоящее время большинство авторов вновь принимает широкую трактовку *Agabus*, включая в него *Gaurodytes* (Larson et al., 2000; Silberberg, 2004 и др.). На долю родов *Hydroporus* и *Agabus* приходится более половины видов семейства фауны Арктики. Так, в списке плавунцов южных тундр Ямала и Полярного Урала (60 видов) эти роды насчитывают по 18 видов (Андреева, Петров, 2004). В южных тундрах островов Печорского моря к родам *Hydroporus* и *Agabus* относится 3 и 6 из 13 видов семейства соответственно, в типичных тундрах о-ва Вайгач – 2 и 5 из 9 (определение П.Н. Петрова, сборы О.Л. Макаровой и Н.И. Лавриненко). На многих арктических островах (Девон, Аксель Хайберг, Элсмир, Новая Земля, о-в Врангеля) плавунцы представлены видами только этих родов (Økland, 1928; Larson et al., 2000; Хрулёва, 2007). Пока остается неразрешенным вопрос о соотношении и возможной синонимии ряда евразийских и американских видов. Большинство видов этих родов, как и других обитающих в тундровой зоне плавунцов, имеет обширные транспалеарктические или трансголарктические полизональные ареалы, что вообще характерно для обитателей малых пресных водоемов.

К числу арктических видов в широком смысле, включая гипоарктов, предположительно можно отнести около 5 видов нырялок, в частности *Hydroporus arcticus* Thoms., *H. lapponum* Gyll., *H. polaris* Fall и др. (Лафер, 1989а). *Hydroporus acutangulus* Thoms. – северный палеарктический вид, отмечен на о-ве Врангеля (Андреева, Петров, 2004; Хрулёва, 2007); очень вероятно его синонимия с северным неарктическим *H. polaris* Fall. (Nilsson, Holmen, 1995). В американской Арктике из плавунцов наиболее широко распространен арктобореоальпийский *H. morio* Aubé, обитающий в Гренландии вплоть до Земли Пири. Некоторые из нырялок, достигающих очень высоких широт, могут быть отнесены к высокоарктической фракции фауны. Так, *H. polaris* обычен на о-ве Девон, на котором кроме него обитают лишь два вида жуков – жулици и стафилин (Ryan, 1977; Чернов,

2004), отмечен также на островах Аксель Хайберг и Элсмир (Larson et al., 2000).

Из рода *Agabus* наиболее выраженным арктическим видом следует считать циркумполярного *A. moestus* (Curt.) (= *G. nigripalpis* J. Sahlb) (Зайцев, 1953а; Danks, 1981; Larson et al., 2000; Андреева, Петров, 2004). Этот вид отмечался как обычный в различных районах тундровой зоны, в том числе в подзоне арктических тундр, например на м. Барроу (Hurd, Lindquist, 1958), Новой Земле (Якобсон, 1898; Münster, 1925; Økland, 1928; Лафер, 1989а), на севере Таймыра (Хрулёва, 1999; Chernov, Makarova, 2008), на о-ве Врангеля (Хрулёва, 2007) и считается самым северным видом рода (Nilsson, Holmen, 1995). Очень обширный ареал, охватывающий Арктику, север лесной полосы и горные системы Сибири и Северной Америки, имеет еще один повсеместно обычный в тундровой зоне и весьма изменчивый *A. tristis* Aubé. Далеко в тундровую зону может проникать также северный голарктический *A. arcticus* (Payk.). В южной полосе тундр и лесотундре Евразии широко распространен ряд видов этого рода, имеющих широкобореальные, арктобореальные и арктобореоальпийские ареалы, в частности голарктические *A. elongatus* (Gyll. et C.R. Sahlb.) и *A. thomsoni* (J. Sahlb.), палеарктические *A. lapponicus* (Thoms.) и *A. serricornis* (Payk.), сибирский *A. luteaster* (Zaitz.). Х. Дэнкс приводит для американской Арктики 6 видов этого рода, но для ряда из них до сих пор не ясны номенклатурные соотношения с евразийскими формами.

В состав фауны Арктики входят также около двух десятков видов других родов плавунцов: *Ilybius* Er., *Hygrotus* Steph., *Oreodytes* Seidl., *Colymbetes* Clairv., *Rhantus* Dej., *Graphoderus* Dej., *Dytiscus* L. и др. Из них наиболее разнообразны плавунцы-тинники (*Ilybius*), но они, как и другие виды названных родов, заходят лишь местами в основном в самые южные части тундровой зоны. Следует упомянуть циркумполярного *I. vittiger* (Gyll.), которого можно предположительно отнести к категории арктических видов в широком смысле. В южные тундры из видов этого рода особенно интенсивно проникает преимущественно таежный *I. angustior* (Gyll.) (Зайцев, 1953а; Андреева, Петров, 2004), найденный также в подзоне типичных тундр в 70 км южнее мыса Барроу (Larson et al., 2000) и на о-ве Вайгач (определение П.Н. Петрова). Из рода *Hygrotus* далее других в тундровую зону заходят два голарктических вида – полизональный *H. unguicularis* (Crotch) (Андреева, Петров, 2004) и арктобореальный *H. novemlineatus* (Steph.) (Larson et al., 2000). Полизональный голаркт *Stictotarsus griseostriatus* (De Geer), активный колонизатор временных и нарушенных, часто холодных, местообитаний, отмечен даже на о-ве Батерст (о-ва Королевы Елизаветы).

Его лёт проходит ранней весной при вскрытии водоемов (Larson et al., 2000).

Повсеместно в пределах южной полосы тундровой зоны обычен голарктический арктобореальный *Colymbetes dolabratus* (Payk.). На Югорском п-ове, Ямале и Таймыре мы находили его в подзоне южных и в отдельных пунктах типичных тундр, в Гренландии он достигает 75° с. ш., способен плавать в воде с температурой 0°С (Madsen, 1959). Это наиболее широко распространенный в Арктике представитель крупных плавунцов (13–17 мм), который является эвригалинным видом, предпочитающим разнообразным стоячим водоемам (Зайцев, 1953а; Андреева, Петров, 2004), исключая, возможно, временные озера (Madsen, 1959). В отличие от многих тундровых плавунцов *C. dolabratus* зимует в водоемах (а не на суше), в Гренландии – глубже 3 м (Røen, 1981). Нельзя исключить, что лимитирующим фактором его распространения на север является продолжительность безледного периода (не менее двух месяцев) с возможностью полноценного дыхания (Røen, 1981). Полёт *C. dolabratus* на юго-западе Гренландии отмечался уже в мае, а осенью жуки летали до октября (Porsild, 1924 и Deichmann, 1895; цит. по: Böcher, 1988). В субфоссиальном состоянии на территории Гренландии этот активный летун найден уже в отложениях раннего голоцена (10800 лет назад), когда только появились свободные ото льда участки суши (Björck et al., 1994).

Коллекционные сборы Т.Р. Андреевой на юге Ямала свидетельствуют о том, что в лесотундру и, вероятно, в самую южную часть тундры заходит большинство видов, обитающих в таежной зоне. Поэтому очевидно, что фауна плавунцов этой полосы резко отлична от видовой композиции на остальной части тундровой зоны.

Интересен размерный состав плавунцов (см.: Larson, 1985; Петров, 2004), входящих в состав фауны Арктики. Самые крупные виды, более 20 мм, встречаются лишь в лесотундре и южной полосе кустарниковых тундр, например, *Dytiscus lapponicus* Gyll. в приуральской части Субарктики (Зайцев, 1953; Андреева, Петров, 2004). Из категории крупных форм, 10–20 мм, в южной полосе тундр и лесотундре повсеместно обычен циркумполярный *Colymbetes dolabratus*; реже встречаются еще 2–3 вида этого рода, а также полизональный *Graphoderus zonatus* (Horn). Плавунцы средних размеров, 6–10 мм, представлены видами *Agabus*, которых насчитывается более трех десятков. Именно виды этого рода и данной размерной группы, наименее специализированной трофически (Deding, 1988), следует считать ядром фауны Арктики, как по видовому разнообразию, так и по ценотической значимости и успешности освоения наиболее высокоширотных условий. Мелкие формы (до 5 мм), питающиеся преимущественно мельчайшими ракообразными и личинками дву-

крылых (Петров, 2004), — это в основном виды *Hydroporus* и ряда других родов — *Coelambus* Thoms., *Potamonectes* Zimm., *Hygroetus*, *Suphrodytes* Goz. — менее разнообразны. Очевидно, соотношения размерных групп плавунцов в фауне Арктики обусловлены экологическими факторами, в частности трофическими. Далее других на север, за 80-ю параллель (Элсмир, Земля Пири) проникают именно мелкие формы (*Hydroporus* spp.), способные в этих условиях завершить развитие в течение летнего сезона.

Для водных насекомых очень важна способность к полёту, и большинство плавунцов хорошие летуны. В условиях короткого полярного лета расселительные возможности имеют особенно большое значение. Брахиптерия, обычная на севере для целого ряда семейств жесткокрылых, не характерна для плавунцов. Так, среди 276 видов *Dytiscidae* Канады и Аляски только у двух известно укорочение задних крыльев, и это — не арктические виды (Larson et al., 2000). Крыловая мускулатура редуцируется часто, что ведет к большой экономии энергии и объема тела для развития жирового тела и репродуктивных органов и особенно выгодно стенобионтным видам (Jackson, 1956). Так, в условиях теплового дефицита в горном районе Финской Лапландии роды *Agabus* (10 видов) и *Hydroporus* (12 видов) наполовину состояли из видов, способных к дегенерации крыловой мускулатуры, а у наиболее обычного *Hydroporus lapponum* доля особей, не способных к полёту, превышала 90% (Eriksson, 1972). Ларсон с соавторами отмечает (Larson et al., 2000), что способность к полёту у плавунцов зависит не только от вида, но и от сезона года и конкретной популяции. Вместе с тем, в семействе плавунцов имеются и бескрылые формы.

По мнению Петрова (2004), комплекс адаптаций плавунцов к условиям Крайнего Севера включает: 1) питание личинками двукрылых; 2) унивольтинный жизненный цикл с откладкой яиц весной, окукливанием летом и зимовкой имаго; 3) редукцию полёта; 4) способность к продолжительной зимовке при низких температурах и быстрому развитию личинок при невысоких летних температурах. Продолжительность личиночного развития *Dytiscidae* на севере обычно не более 15 суток (Петров, 2004а).

В таксономической структуре арктической фауны этого семейства весьма интересна достаточно высокая представленность таксонов родового уровня. Из примерно 30 родов Палеарктики в пределах тундровой зоны отмечено более трети при преобладании двух — *Agabus* и *Hydroporus*. Среднее число видов в роде — около 6, т.е. примерно как в фаунах Палеарктики, Дальнего Востока, Европейской России в целом. Все эти данные свидетельствуют о том, что формирование высокоширотной фауны семейства плавунцов не

ограничивается проникновением отдельных видов в соответствии с современными зональными условиями, а, возможно, обусловлено также длительной плиоцен-голоценовой историей группы и процессами микроэволюции и видообразования в условиях холодного пояса.

Жужелицы (Carabidae) — одно из двух, вместе со *Staphylinidae*, ведущих семейств арктической колеоптерофауны, проявляющих максимальные успехи адаптивного освоения условий тундровой зоны. По показателям биологического прогресса в Арктике они примерно сопоставимы с такими семействами насекомых, как комары долгоножки (*Tipulidae*), бабочки совки (*Noctuidae*), пилильщики (*Tenthredinidae*) и др. Структуре фауны *Carabidae* тундровой зоны посвящена специальная статья (Чернов и др., 2000, 2001). Здесь мы приведем сведения о наиболее общих особенностях таксономического состава этого ключевого в фауне Арктики семейства жуков.

Мы оцениваем фауну *Carabidae* тундровой зоны в циркумполярном объеме без южной полосы лесотундры (куда заходит большинство широко распространенных в таежной зоне видов) примерно в 200 видов, что составляет около 0.6% объема мировой фауны семейства. Возможно, что общее богатство карабидофауны Арктики в самом широком смысле, т.е. с учетом редких находок “южных” форм, достигает 250 видов. На материке от лесотундры к подзоне арктических тундр видовое богатство жужелиц резко снижается. Так, в конкретных фаунах лесотундры обычно насчитывается более 60 видов, в южных тундрах — 30–50, в типичных — 10–20, в арктических — 3–5 (Чернов и др., 2000; Рыбалов, 2002). В ходе многолетних исследований на Южном, Среднем и Северном Ямале (в подзонах южных, типичных и арктических тундр) отмечено 72, 20 и 11 видов жужелиц соответственно (Ломакин, Зиновьев, 1997). В зоне полярных пустынь жужелицы отсутствуют (Макарова и др., 2007). При высоком общем видовом разнообразии семейства в Арктике, в наиболее суровых условиях ее северной полосы жужелицы уступают по видовому богатству нескольким семействам двукрылых, чешуекрылых, перепончатокрылых, а из жуков — стафилинидам, плавунцам, листоедам и даже скрытникам, которые в числе 1–3 видов встречаются на полярно-пустынных островах (Danks, 1980; Chernov, Makarova, 2008). Среднеиюльская изотерма 2°C, вероятно, является северной границей ареала семейства в Евразии (Макарова и др., 2007).

Северные пределы распространения видов, а также богатство региональных и конкретных фаун жужелиц (в условиях сравнимой теплообеспеченности), весьма различаются в разных секторах Арктики. Так, в Канадском секторе широту 70° “переходят” единичные виды (Nelson, 2001). В средне- и восточносибирском секторах по суще-

ству весь собственно арктический комплекс видов семейства представлен севернее 70–72° с.ш. Так, на 70.1 с.ш. в районе истока р. Пясины (Юго-Западный Таймыр) обитает не менее 28 видов (К.В. Макаров, устное сообщение). Даже на 74.5° с.ш. на побережье оз. Таймыр (граница подзон типичных и арктических тундр) найдены 8 видов жуужелиц (Chernov, Makarova, 2008), в нескольких пунктах Таймыра в пределах подзоны арктических тундр (окрестности пос. Диксон, низовья р. Убойной) мы отмечали 5–7 видов (Чернов и др., 2000), на о-ве Врангеля – от 1 до 10 видов (Хрулёва, 2007). Эта картина не поддается объяснению с привлечением только климатических факторов, что отмечено и для других членистоногих. Так, пауки и булавоусые бабочки насчитывают гораздо больше видов в берингийском секторе, чем в среднесибирском при сравнении районов со сходными значениями среднеиюльской температуры (Чернов, 1989; Чернов, Пенев, 1993). Очевидно, причину этих различий распределения следует искать как в конкретных биологических особенностях видов (например, способности к полёту, характере диеты, длительности развития и пр.), так и в региональных фауногенетических нюансах, включая роль оледенений и пр. (см. Ball, Currie, 1997; Chernov, Makarova, 2008).

Фауну жуужелиц Арктики составляют виды 25–27 родов, относящихся к почти двум десяткам триб. Большинство триб представлено 1–2 родами: Carabini (*Carabus* L.), Nebriini (*Nebria* Latr.), Pelophilini (*Pelophila* Dej.), Notiophilini (*Notiophilus* Dum.), Bembidiini (*Bembidion* Latr.), Agonini (*Agonum* Bon.), Pterostichini (*Poecilus* Bon., *Pterostichus* Bon.), Zabrinini (*Amara* Bon., *Curtonotus* Steph.). И только Elaphrini – тремя родами (*Blethisa* Bon., *Diacheila* Motsch., *Elaphrus* F.). Такая таксономическая структура демонстрирует общую дефектность фауны. В карабидофауне Арктики отсутствуют многие крупнейшие таксоны высокого ранга, составляющие существенную часть голарктических комплексов, в частности подсемейства Cicindelinae, Omophroninae, Brachininae и Paussinae. Среди арктических Carabinae отсутствуют надтрибы Siagonitae, Panagaeitae, Callistitae, а также обширный комплекс разнообразных триб Lebiomorpha.

Значительное число родов, являющихся важными компонентами бореальной фауны, например *Harpalus* Latr., *Loricera* Latr., *Trechus* Clairv., *Dyschirius* Bon., *Dyschiriodes* Jeann., лишь условно могут быть включены в состав арктических Carabidae. Из крупнейших родов, таких как *Nebria*, *Carabus*, *Bembidion*, *Pterostichus*, *Amara*, наиболее высокие показатели биологического прогресса в тундровой зоне демонстрирует *Pterostichus*. Вместе с тем, некоторые малые роды (*Pelophila*, *Notiophilus*, *Diacheila*, *Elaphrus*) составляют заметную долю карабидофауны Арктики. Очевидно, в про-

цессе освоения арктических условий наибольшую роль играют конкретные биологические предпосылки отдельных видов, а не общий объем таксона (Чернов, 1984, 1995).

Важнейшая группа карабидофауны Арктики – род *Pterostichus*, особенно подрод *Cryobius* Chaud., в составе которого много трудно различимых форм. Из 45 видов этого подрода фауны России и сопредельных стран (Макаров и др., 2013) в тундровой зоне обитает около 20 (Еремин, 1990; Kryzhanovskij et al., 1995). Среди 22 видов жуужелиц, найденных в южных тундрах на мысе Томпсона (северо-западная Аляска), 10 принадлежат к этому подроду (Nelson, 2001). Большинство видов подрода, отмеченных в России севернее границы леса (15 из 20) распространены преимущественно в Арктике (Kryzhanovskij et al., 1995). Среди *Cryobius* Крайнего Севера выделяются голарктические, почти циркумполярные (отсутствуют в Гренландии и Скандинавии) *P. brevicornis* (Kirby) и *P. pinguedineus* (Esch.). Оба вида заселяют сибирские тундровые ландшафты от лесотундры до северных пределов зоны, обитают также в тайге, а в горных районах Сибири отмечаются вплоть до Забайкалья. Характерен для субарктических ландшафтов также *P. ventricosus* (Esch.), южнее замещающийся близкими видами (см. Чернов и др., 2000, 2001). Ряд видов этого подрода широко распространен в американской Арктике (Ball, 1963, 1966; Lindroth, 1966; Danks, 1981; Ball, Currie, 1997): *P. arcticola* W. Brown, *P. barryorum* Ball, *P. hudsonicus* LeConte; *P. caribou* Ball и др. В арктических ландшафтах обитает ряд видов подродов *Lenapterus* O. Berlov: *P. agonus* G. Horn, *P. costatus* (Mén.), *P. vermiculosus* (Mén.) и *Petrophilus* Chaud.: *P. abnormis* (J. Sahlb.) и др. Для этих среднеразмерных жуужелиц характерно четкое биотопическое разобщение в пределах ландшафта, а при совместном обитании видов, нередко, – заметная морфологическая дифференциация. Всего в арктической фауне в широком смысле, по-видимому, более 60 видов *Pterostichus*. Ареалы целого ряда видов практически не выходят за пределы Арктики как таковой (Kryzhanovskij et al., 1995; Ball, Currie, 1997). Это – западно- и среднесибирский *P. (Cryobius) argutoriformis* (Popp.), преимущественно сибирско-берингийские *P. (Tundraphilus) sublaevis* (J. Sahlb.), *P. (C.) tareumiut* Ball, *P. (L.) vermiculosus*, *P. (C.) nivalis* (F. Sahlb.), берингийский *P. (C.) similis* Mnnh., восточноберингийский *P. (C.) kotzebuei* Ball и неарктический *P. (C.) caribou* (Макарова и др., 2013). Ряд тундровых видов этого рода имеет близких родственников в горах юга Сибири (см.: Чернов и др., 2000).

К характерным обитателям тундровых ландшафтов можно отнести и представителей рода *Stereocerus* Kirby, считавшегося древнейшим автохтоном тундры (Крыжановский, 1983), – голарктического *S. haematopus* (Dej.) и мегаберин-

гийского *S. rubripes* (Motsch.). Однако в настоящее время они известны с гор юга Сибири и на Сихотэ-Алине (Шиленков, 2010; Kryzhanovskij et al., 1995).

Обращает на себя внимание хорошая представленность в арктической карабидофауне обитателей прибрежных биотопов – видов *Bembidion*, которые в основном заходят лишь в южные пределы зоны. В равнинных тундрах Евразии обитает около 20 видов (Kryzhanovskij et al., 1995), примерно столько же – в арктической Америке (Danks, 1981). В основном это виды подродов *Bracteon* Bed. (*B. lapponicum* Zett., *B. foveum* Motsch.), *Plataphodes* Ganglb. (*B. difficile* (Motsch.), *B. crenulatum* R. Sahlb., *B. fellmani* (Mnnh.)), *Plataphus* Motsch. (*B. hyperboreaorum* Münt.) и *Trichoplataplus* Net. (*B. hastii* C.R. Sahlb.), в меньшей степени – *Peryphanes* Jeann. (*B. grapii* Gyll., *B. lenae* Csiki, *B. dauricum* (Motsch.), *B. yukonum* Fall.). В арктические тундры из них проникают лишь единичные виды. Так, на о-ве Врангеля отмечено два вида – *B. crenulatum* и *B. hastii* (Хрулёва, 2007), на Таймыре в подзоне арктических тундр – только *B. hastii* (Чернов, Макарова, 2008). По одному виду найдено на Новой Земле, Новосибирских о-вах, в Гренландии (Böcher, 1988; Хрулёва, 2007).

Крупные жужелицы трибы Carabini представлены в фауне Арктики примерно 8 видами рода *Carabus*. Из них резко выделяется *C. (Aulonocarabus) truncaticollis* Esch., распространенный в лесотундре, южных и типичных тундрах Евразии и Аляски. Это единственный вид рода *Carabus*, которого можно считать характерным арктическим обитателем, однако его ареал охватывает горы Сибири (вплоть до Забайкалья) и Приамурья (Чернов и др., 2001). Начиная с плейстоцена, *C. truncaticollis* – самый обычный и широко распространенный вид рода и один из массовых представителей жужелиц на севере Сибири (см.: Киселев, 1981; Sher et al., 2006). В отдельные годы он достигает особенно высокой численности, что, возможно, является следствием синхронного развития основной массы личинок данной популяции. Вероятно, это же свойственно и другим видам крупных жужелиц в условиях Субарктики (Чернов и др., 2000, 2001).

Заслуживает внимания факт присутствия в фауне Арктики группы видов подрода *Morphocarabus* Geh.: *C. henningi* F.-W., *C. odoratus* Motsch. и близких к нему *C. mestscherjakovi* Lutsh. и *C. chaudoiri* Gebl. Каждый из них состоит из целого ряда подвидов, большая часть которых обитает в горах Сибири (Kryzhanovskij et al., 1995; Шиленков, 1996; Обудов, 2009; Макаров и др., 2013). В отдельных тундровых районах виды *Morphocarabus* могут быть весьма обычны. В лесотундру и частично южную тундру Евразии проникают различные бореальные виды *Carabus*: *C. (Aulonocarabus) canaliculatus* Ad., *C. (Hemicarabus) nitens* L., *C. (Me-*

godontus) vietinghoffi Ad., *C. (Carabulus) ermaki* Lutsh. и др. На юге Ямала встречается степной *C. (Trachycarabus) sibiricus* F.-W. (Андреева, Еремин, 1991). На севере Западной Сибири отмечен еще один вид подрода *Hemicarabus* Geh. – *C. macleayi* Dej., а на Полярном Урале в горной тундре – *C. (Diocarabus) loschnikowi* F.-W. В американской Арктике обитает несколько видов *Carabus* – *C. (Diacarabus) chamissonis* F.-W., *C. (Homeocarabus) maeander* F.-W., *C. vietinghoffi* (Danks, 1981; Ball, Currie, 1997). По сравнению со всеми другими крупными жесткокрылыми у этого рода явно повышен потенциал освоения высокоширотных ландшафтов. Безусловно, этому препятствует чрезмерно длительное развитие при недостатке тепла.

Весьма заметным компонентом арктической карабидофауны является небольшая триба Elaphrini. Относительно хорошая представленность рода *Elaphrus* обусловлена связью с интразональными околотовными биотопами. В пределах тундровой зоны обычны полизональный *E. (s. str.) riparius* (L.) и *E. (Arctelaphrus) lapponicus* Gyll. Реже встречаются бореальные *E. (s. str.) angusticollis* R. Sahlb. и *E. (s. str.) tuberculatus* Makl. Каждый из двух других родов этой трибы представлен в арктической фауне двумя видами: *Diacheila polita* Fald., *D. arctica* Gyll., *Blethisa catenaria* Brown, *B. multipunctata* (L.). Все они могут быть причислены к арктическому комплексу в самом широком смысле.

Трибы Agonini, Nebrini, Notiophilini насчитывают в тундровой зоне 4–5 видов каждая. В них есть арктические в широком смысле виды – *Notiophilus hyperboreus* Kryzh., *Agonum (Europhilus) exaratum* (Mnnh.), но преобладают характерные бореальные, широко заходящие в тундровую зону: *Nebrina (Boreonebrina) rufescens* (Stroem) и *N. (B.) nivalis* (Payk.), *Notiophilus aquaticus* (L.), *Agonum (Europhilus) consimile* (Gyll.).

Представители других триб распространены на север не далее южных пределов тундры, чаще до лесотундры. Так, на Южном Ямале обычны *Loricera pilicornis* (F.) (Loricerini), *Dyschiriodes nigricornis* (Motsch.), *D. politus* (Dej.) (Dyschiriini), *Calathus (Neocalathus) melanocephalus* (L.), *C. (N.) micropterus* (Duft.) (Sphodrini), *Cymindis (Tarulus) vaporariorum* (L.), *C. (Tarsostinus) macularis* F.-W. (Lebiini).

Относительно высокое видовое богатство жужелиц в тундровой зоне согласуется с положением об адаптивных преимуществах и большем разнообразии в высоких широтах плотоядных животных в целом (Чернов, 1992). В связи с этим особенно интересен характер освоения арктической среды видами триб Zabrinini и Harpalini, включающих преимущественно миксотрофные формы. Триба Zabrinini представлена в фауне Арктики примерно десятком видов родов *Amara* и *Curtono-*

tus. Среди обитателей высокоширотных ландшафтов этой группы резко выделяется *Curtonotus alpinus* (Payk.) – один из самых ценотически важных видов арктических жужелиц (Чернов, 1966, 1973, 1978) с арктоальпийским почти циркумполярным (отсутствует в Гренландии) ареалом (Böcher, 1989). На Таймыре его численность в арктических тундрах резко снижается, но на о-ве Врангеля это массовый популяционный вид (Хрулёва, 1987, 1989, 1991). Он обитает как в интразональных, в т.ч. тундростепных, местообитаниях, где достигает особенно высокой численности, так и в плакорных зональных сообществах (Хрулёва, 2009). Еще два вида этого рода, *C. bokori* (Csiki) и *C. hyperboreus* (Dej.), распределены в тундре весьма неравномерно. *C. bokori*, заселяющий север Америки и восточный сектор евразийской Арктики, очень сходен с *C. alpinus*. Оба вида на Юконе, при большом ландшафтном разнообразии предпочитают именно тундровые сообщества в отличие от других 25 видов Zabrinii, выбирающих различные интразональные местообитания (Ball, Currie, 1997). Гораздо менее обычны в Арктике виды рода *Amara*. Чаше других отмечаются трансглоарктический *A. (Paracelia) quenseli* (Schoenh.), сибирско-американские *A. (Bradytus) glacialis* (Mnsh.) и *Amara (Amarocelia) transberingiensis* Hieke, палеаркто-берингийский *Amara (Amarocelia) interstitialis* Dej., неаркто-берингийский *A. (Reductocelia) colvillensis* Lind., сибирский *A. (s. str.) aeneola* Popp. Из тундр северной Якутии известен *A. (Reductocelia) arctica* Popp. Виды рода проникают в южную часть тундровой зоны в основном по южным луговым склонам, однако хорошо летающий *A. quenseli* известен и со Шпицбергена (Coulson, Refseth, 2004). Продвижение ряда видов *Amara* на север, вероятно, лимитируется одногодичным жизненным циклом с зимовкой на стадии имаго. При этом личинки могут развиваться довольно быстро. Так, молодые жуки *A. transberingiensis* даже на Аляске и в окрестностях Якутска появляются в первой половине июля (Hieke, 2002). Однако альпийские популяции *A. quenseli* в Тироле разновозрастны, зимуют все личиночные стадии и взрослые жуки, что вызвало предположение о том, что этот вид может развиваться в течение двух и более лет (De Zordo, 1979).

Виды трибы Harpalini, главным образом члены рода *Harpalus*, в плиоцене-плейстоцене были широко распространены на территориях северо-востока Азии в ландшафтах тундростепного облика (Киселев, 1981). Но сейчас они лишь едва проникают в пределы тундровой зоны. Таковы *Harpalus solitaris* Dej., *H. affinis* (Schrank), *H. nigratarsis* C. Sahlb., *Dicheirotichus (Oreoxenus) mannerheimii* (R. Sahlb.).

По нашим подсчетам, среди жужелиц общее число арктических видов в самом широком смыс-

ле, т.е. включая категории эварктов, гемиарктов, гипоактов, арктоальпийцев, арктомонанных, достигает 60 – в Палеарктике и не менее 70 – в циркумполярной фауне. Т.е. доля специализированного микротермного элемента среди 200 видов фауны Заполярья достигает трети.

Семейство Carabidae сохраняет в высоких широтах весьма сложную таксономическую структуру, в которой отражаются общие характерные черты арктической фауны, в т.ч. – снижение удельного веса таксонов наиболее высокого филогенетического уровня (с выраженными признаками апоморфности) при относительно хорошей представленности базальных линий филогенетической системы жужелиц. Это подчеркивает весьма заметный удельный вес двух небольших триб – Notiophilini и Elaphrini, которые при всех оговорках все же характеризуются определенными чертами примитивности (Крыжановский, 1983). В этом же аспекте весьма показателен пример *Pelophila borealis*. Этот бореальный вид повсеместно далеко проникает в тундровую зону. В европейском секторе он обычен в материковых тундрах и заходит на острова Колгуев и Вайгач. Показано, что состоящий всего из двух видов род *Pelophila* обладает целым комплексом архаичных признаков и заслуживает помещения в отдельную трибу Pelophilini (Kavanaugh, 1996).

На примере жужелиц отчетливо видно, что интенсивность освоения высокоширотных ландшафтов различными таксонами отнюдь не всегда обусловлена общим видовым богатством, отражающим эколого-адаптивный потенциал группы. Наибольшие показатели разнообразия в Арктике дает крупный род *Pterostichus*. В то же время многие очень богатые видами трибы и роды бореальной фауны слабо представлены в тундрах (*Agonum*, *Harpalus*, *Amara*) при относительно успешном освоении тундровых условий рядом малых родов (*Elaphrus*, *Notiophilus*, *Pelophila*, *Dicacheila*), что не всегда удается объяснить экологическими причинами. Важно отметить, что успешность жужелиц на Крайнем Севере в значительной мере обусловлена их известной способностью к развитию в течение двух сезонов с зимовкой личинки и имаго.

ПОДОТРЯД POLYPHAGA

В фауне Арктики отмечены представители 5 из 7 серий этого крупнейшего подотряда. Виды серий Scarabaeiformia и Bostrichiformia не типичны для тундровой зоны. Их находки, как правило, связаны с местообитаниями, измененными в ходе человеческой деятельности.

Серия Staphyliniformia

В первую очередь следует отметить относительно высокую представленность в фауне Арктики стафилиниформной серии (Staphyliniformia: Lawrence, Newton, 1995) – надсемейств Hydrophiloidea и Staphylinoidea, к которым относятся сравнительно мало продвинутые группы разноядных жуков. Из 11 семейств этой серии в фауне Арктики отмечены Hydrophilidae (включая Helophoridae), Leodidae (= Catopidae), Silphidae и Staphylinidae. Среди относительно крупных семейств серии отсутствуют только карапузики (Histeridae).

Водолюбы (Hydrophilidae) представлены в арктической фауне преимущественно трудно определяемыми мелкими видами рода морщинников (*Helophorus* F.). Всего их в пределы тундровой зоны проникает, вероятно, не менее двух десятков, среди которых, возможно, нет настоящих арктических видов. Наиболее широко распространен в тундровой зоне Евразии и Америки *H. splendidus* J. Sahlb., в сибирских тундрах обычен *H. niger* J. Sahlb., в европейских – *H. bergrothi* J. Sahlb., в сибирском, берингийском и канадском секторах – *H. arcticus* Brown, *H. auricollis* (Esch.), *H. fennicus* Payk., *H. sibiricus* (Motsch.), на юге Гренландии отмечен *H. brevipalpes* Bedel (Danks, 1981; Böcher, 1988; Шатровский, 1989; сборы А.В. Соколова). Интересен сам факт присутствия в Арктике столь значительного числа видов одного рода небольшого семейства. Водолюбы в тундровой зоне даже летом встречаются не только в водоемах, но и в различных наземных биотопах, например в разнотравно-злаковых луговинах и зоогенных субстратах. Так, на разнотравных склонах берега Пясины в окрестностях пос. Тарей в почвенные ловушки попадался арктобореальный *H. sibiricus*. В гниющих животных остатках в лесотундре и южной тундре Ямала и Таймыра А.В. Соколовым найдены *H. sibiricus*, *H. obscurellus* Popp. и *H. strandi* Angus. Однако точно такой же набор видов обнаружен на приморских маршах о-ва Долгий в Печорском море (Макарова, 2004). Личинки *Helophorus* хищничают на суше, взрослые жуки – детритофаги – ведут, как правило, водный образ жизни (Angus, 1992). На юге тундровой зоны отмечены виды и другого рода мелких водолюбов – грязевики (*Cercyon* Leach), связанные с разлагающимися растительными субстратами, экскрементами, с антропогенными биотопами, например трансголарктический *C. marinus* Thoms. – на юге Таймыра и островах Печорского моря. В высокоширотной фауне водолюбов роль автохтонных элементов невелика, эта фауна сформировалась в результате преодоления современных климатических рубежей видами из бореально-лесной полосы благодаря сглаживанию климатических градиентов в водоемах и специфических местообитаниях, в том числе зоогенных и антропогенных.

К стафилиноидному комплексу относится и небольшое семейство **Leiodidae** (в широком понимании, включая подсемейства Coloninae, Cholevinae и ряд других). Жизнь этих своеобразных сапро-микотрофных жуков в тундре заслуживает специального исследования, в основном как компонентов зоогенных комплексов. К их числу, в первую очередь, относятся представители подсемейства Cholevinae (ранее выделявшегося в семейство Catopidae, малых падальных жуков) из родов *Choleva* Latr., *Catops* Payk. и *Cholevinus* Reitt. В тундровой зоне они чаще всего встречаются в норах леммингов, а также на птичьих базарах и в других зоогенных субстратах. Эти жуки могут питаться экскрементами и трупами позвоночных и беспозвоночных животных, разлагающимся растительным материалом (Торр, 2003). Кроме того, севернее границы леса отмечены виды из родов *Colon* Herbst, *Hydnobius* Schmidt, *Leiodes* Latr. и *Agathidium* Panz. При исследовании европейских Cholevinae был обнаружен целый ряд видов, размножение и развитие личинок которых проходит только в холодный период года, а наибольшие показатели продуктивности и выживаемости отмечены при температурах от 5 до 10°C (Торр, 2003). Сведения о жуках этого семейства в Арктике весьма фрагментарны. Наиболее полно изучен Приобский Север, откуда, по данным различных источников (Kozminykh, Esyunin, 1994; Рябицев, 1998; Юферев, Козьминых, 1999), известно около десятка видов лейодид. Из них собственно в тундрах регулярно встречаются голарктический арктобореальный *Catops alpinus* Gyll. и трансевразийский полизональный *Colon latum* Kraatz. *Catops alpinus* известен только из южных тундр, тогда как второй вид проникает на север вплоть до подзоны арктических тундр (Рябицев, 1998). В южных тундрах Западного и Восточного Таймыра наиболее обычным видом в наших сборах оказался *Colon delarouzei* Town., найденный в луговых группировках в долинах рек. Этот вид тяготеет к северным и высокогорным районам (Зинченко, 2012). Помимо Таймыра он был собран нами в подгольцовом поясе на хребте Сунтар-Хаята, на о-ве Карагинский (Корякия), в тундрах Западной Чукотки, и, по-видимому, может рассматриваться как достаточно характерный элемент фауны жесткокрылых субарктических (в том числе южнотундровых) ландшафтов Северной Азии.

Вдоль арктического побережья Сибири восточнее Енисея весьма широко распространен бескрылый *Cholevinus sibiricus* Jeannel 1923. Изменчивость его признаков привела к тому, что он был описан Р. Жаннелем неоднократно (еще как *Cryocatops poppiusi* Jeannel 1936 и *Cryocatops starokadomskiyi* Jeannel 1936), и лишь сравнительно недавно два его более поздних названия были сведены в синонимы (Перковский, 1999; Перковский, Кузьмина, 2001). *Cholevinus sibiricus* отмечен

в различных районах арктических тундр Сибири (в нескольких точках Северного Таймыра, на Новосибирских о-вах и о-ве Врангеля) и, судя по всему, может быть отнесен к числу настоящих арктических видов. Длительность его обитания в приполярных ландшафтах подтверждает тот факт, что *Ch. sibiricus* известен практически из всех разрезов четвертичных отложений северо-востока Азии. Он особенно многочислен в ископаемых комплексах жесткокрылых с высоким участием видов, характерных в настоящее время для тундровых ландшафтов (Кузьмина, Перковский, 2002).

Семейство мертвоедов (Silphidae) насчитывает в фауне Арктики не более десятка видов. Большинство из них, в том числе крупные виды *Nicrophorus* F. (обычно это *N. vespilloides* Herbst), лишь заходят в южные части Субарктики, а некоторые отмечены как вредители на северном пределе земледелия, например *Aclypea opaca* (L.) (Галахов, 1958). Наибольшим числом видов в тундрах представлен сравнительно небольшой род *Thanatophilus* Leach. Чаще других близ южных границ тундровой зоны отмечаются *Th. dispar* Herbst, *Th. trituberculatus* Kirby и *Th. lapponicus* Herbst, а общее число видов этого рода в региональных фаунах может достигать 5 (Рябухин, 1990; Ольшванг, 1992; Kozminykh, Esyunin, 1994; Зиновьев, Ольшванг, 2003). К постоянным компонентам тундровых фаун можно отнести лишь *Thanatophilus lapponicus*. Это единственный арктический в широком смысле, точнее, метаарктический циркумполярный вид среди мертвоедов. Он обитает по всей полосе лесотундры, в южных и типичных тундрах (Чернов, 1966, 1973; Danks, 1981; Коробейников, Есюнин, 1984; Ольшванг, 1992; Есюнин, Козьминых, 2000), где является массовым потребителем остатков животных, но почти не встречается в подзоне арктических тундр и не обнаружен на островах Врангеля и Элсмир, а также в Гренландии (Danks, 1981; Vöcher, 1988; Рябицев, 1998; Хрулёва, 2007). По высокогорьям этот мертвоед распространен далеко к югу от тундровой зоны. В северной полосе тундр он тесно связан с человеком, обычен в поселках, в самых разных местах человеческой деятельности и, по существу, является синантропом (Чернов, 1973). Можно сказать, что *Th. lapponicus* в тундровой зоне занимает основной спектр экологических ниш, или всю адаптивную зону данного семейства, что служит хорошим примером сохранения ценотической роли надвидового таксона даже при предельном снижении видового разнообразия (Есюнин, Козьминых, 2000; Чернов, 2008).

Коротконнадкрылые жуки (Staphylinidae) вместе с жужелицами опережают все прочие семейства жуков по показателям биологического прогресса в зональных условиях Арктики. По прогнозным оценкам в составе арктической фауны стафили-

нид не менее 200 видов (примерно столько же и жужелиц). Но все же некоторые данные (Lohse et al., 1990; Klimaszewski et al., 2008 и др.) позволяют предполагать еще более высокое видовое богатство этого семейства в Арктике. Как и жужелицы, стафилиниды демонстрируют высокое таксономическое разнообразие фауны, включающей много подсемейств и родов. Но в отдельных арктических районах число видов Staphylinidae, как правило, в 1.5–3.0 раза выше, чем Carabidae (см. Chernov, Makarova, 2008). При этом они заселяют очень широкий спектр биотопов, в т.ч. плакорные тундры вплоть до северных границ зоны, встречаются и в полярных пустынях. Среди них немало настоящих арктических видов, но точно определить их число пока трудно из-за недостатка фаунистических данных. Наиболее заметные компоненты комплексов стафилинид Арктики — подсемейства Omaliinae и Tachyporinae, которые Тихомирова (1973) считала в значительной степени примитивными. Ряд видов Omaliinae имеет своеобразный “сильфоидный” облик (относительно широкое уплощенное тело с длинными надкрыльями, покрывающими большую часть брюшка). Судя по сезонному и биотопическому распределению, многие Omaliinae весьма холодолюбивы и даже хионофильны, часто встречаются у края снежников в горах, нередко активны под снегом зимой и на поверхности тающего снега весной (Chapman, 1954; Heydemann, 1956; Smetana, 1958; Тихомирова, 1973; Lindroth, 1992). В фоновых биотопах тундровой зоны их видовое и экологическое разнообразие, в отличие от других подсемейств, остается довольно высоким. Именно омалиины в значительной степени определяют облик и специфику тундровых фаун коротконнадкрылых жуков. Например, на широтном градиенте Северо-Востока европейской части России их удельный вес от таежных к тундровым ландшафтам возрастает с 5–10% до 50% от числа всех видов стафилинид (Колесникова, 2002). Похожая картина наблюдается и на сибирском зональном трансекте (рис. 2). Всего из тундровых районов известно около 35 видов омалиин. Число их видов в конкретной южнотундровой фауне может достигать 13 (Соколов, 2003), что сопоставимо с разнообразием этого подсемейства в подзонах средней и южной тайги (Рыбалов, Воробьева, 2002; Бухкало и др., 2012). В целом, тундровые ландшафты освоили представители не менее чем полутора десятков родов омалиин. Среди них особое место занимает небольшой род *Micralymta* Westw., триба Omaliini (4 вида; Herman, 2001), представители которого часто связаны с открытыми биотопами, в т.ч. с морскими побережьями. В Арктике они населяют самые разнообразные сообщества, в т.ч. литорали, болота, луга, плакорные местообитания (даже в полярных пустынях с большой площадью оголенных грунтов). Именно

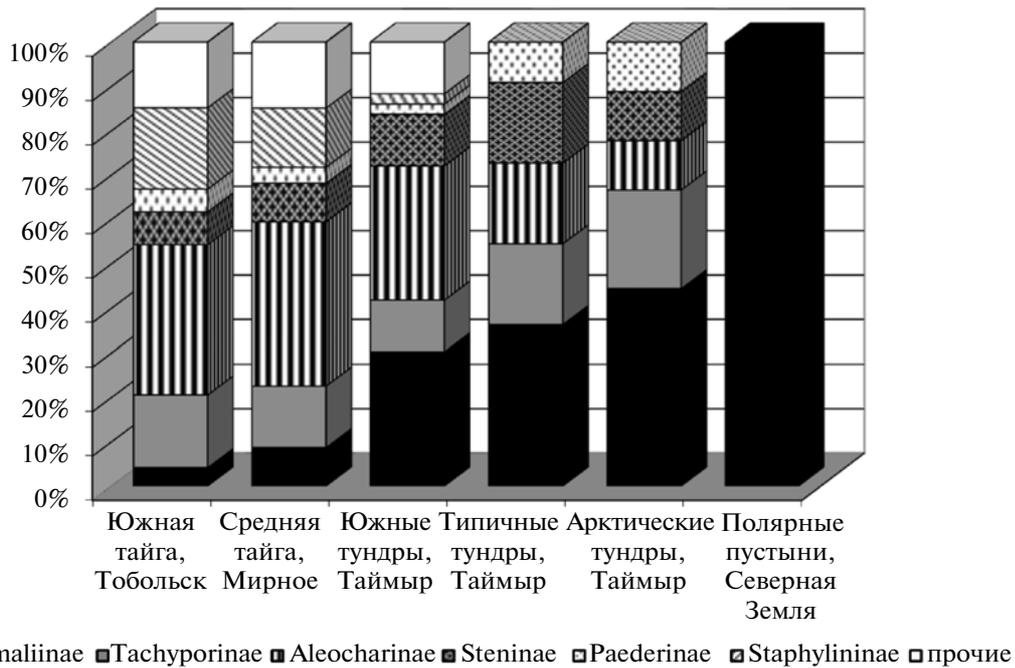


Рис. 2. Доля представителей различных подсемейств Staphylinidae в таежных и тундровых ландшафтах Сибири. Источники: Веселова, Рывкин, 1991; Khruleva, Berezin, 2002; Рыбалов, Воробьева, 2002; Соколов, 2002, 2003; Макарова и др., 2007; Бухкало и др., 2012.

эти мелкие стафилиниды далее всех прочих жуков проникают в высокоарктические ландшафты. В сибирских тундрах повсеместно обычен *M. brevilingue* Schiodte (= *M. dicksoni* Mäkl.). Этот вид указывается также для различных районов американской Арктики и обычен в Гренландии. В полярных пустынях Северной Земли *M. brevilingue* — единственный вид стафилинид (Макарова и др., 2007). К числу характерных обитателей сибирских тундр относится еще один представитель трибы Omaliini — *Phyllodrepa angustata* Mäkl. Этот вид встречается от Новой Земли до Чукотки, где заселяет различные подзоны, в том числе и арктические тундры (Økland, 1928; Рябицев, 1998; Ryabukhin, 1999; Хрулёва, 1999; Соколов, 2003). Существенное отличие тундровых фаун стафилинид от таежных — гораздо более заметное участие видов из трибы Coryphiini. Для южной части тундровой зоны очень характерен циркумполярный *Boreaphilus henningianus* C. Sahlb. (Danks, 1981; Ryabukhin, 1999; Рябухин, 2002; Соколов, 2003; Колесникова, Ужакина, 2005). Вероятно, этот вид может быть отнесен к категории гипоарктов, хотя его единичные находки известны и из подзоны средней тайги (Рыбалов, Воробьева, 2002). Другие виды этой трибы на равнинах ограничены преимущественно тундровыми ландшафтами. Это *Holoboreaphilus nordenskjoeldi* (Mäkl.) и *Coryphiomorpha hyperboreus* (Mäkl.), имеющие циркумполярное распространение, а также описанный с о-ва Врангеля *Eudectus reductus* Zerche. Последний близок к еще одному виду это-

го рода — *Eu. whitei* Sharp, известному с севера Великобритании, из тундр европейского сектора (Zerche, 1993; Herman, 2001) и Западного Таймыра (Khruleva, Berezin, 2002). В отличие от *H. nordenskjoeldi*, хотя и заходящего в арктические тундры, но более обычного в южных подзонах, остальные три вида встречаются в основном в северной части тундровой зоны — на Новой Земле, о-ве Врангеля и в арктических тундрах Таймыра (Økland, 1928; Zerche, 1993; Khruleva, Berezin, 2002; Хрулёва, 2007).

В отличие от видов из триб Omaliini и Coryphiini, активно осваивающих северную, наиболее суровую часть тундровой зоны, основу южно-тундровых (как и таежных) фаун стафилинид составляют представители трибы Anthophagini. Например, на Таймыре в южных тундрах к их числу относится 9 из 13 видов омалиин конкретной фауны (Соколов, 2003), а в арктических тундрах — ни одного (Хрулёва, 1999). За исключением *Cytletron nivale* Thoms., распространение которого ограничено в основном тундровыми районами, большинство встречающихся в южных тундрах видов этой трибы имеет обширные арктобореальные и арктобореомонтанные ареалы. Однако именно в тундрах некоторые из них достигают наиболее высокого обилия и существенно расширяют спектр местообитаний, встречаясь в т.ч. и в зональных группировках (Рябухин, 1991; Колесникова, 2002; Колесникова, Ужакина, 2005). Особенно это характерно для видов из родов *Olophrum*

Erich. и *Eucnecosum* Reitt., в частности *O. fuscum* Gr., *O. boreale* (Payk.), *Eu. brachypterum* Gr., *Eu. brunnescens* J. Sahlb. и *Eu. tenue* LeConte. Они известны из различных районов тундровой зоны и субарктических высокогорий, где также часто отмечаются в числе массовых видов (Danks, 1981; Ryabukhin, 1999; Рыбалов, 2002; Зиновьев, Ольшванг, 2003; Соколов, 2003; Колесникова, Ужакина, 2005; Колесникова, Конакова, 2010 и др.). В европейском и западносибирском секторах Арктики такие виды, как *O. boreale* и *Eu. brachypterum* проникают далеко на север, они найдены на Шпицбергене (Coulson, Refseth, 2004) и Северном Ямале (Рябицев, 1998). В регионах с высокой континентальностью климата эти виды, а также другие представители трибы Anthophagini, как правило, не “доходят” до арктических тундр. Они не известны из канадской Высокой Арктики, с о-ва Врангеля, из ряда хорошо изученных районов Северного Таймыра (Danks, 1981; Khruleva, Berezin, 2002; Хрулёва, 2007; Chernov, Makarova, 2008).

В северной части тундровой зоны, где единственным массовым видом среди омалиин остается *Micralymma brevilingue*, особенно заметными становятся сравнительно крупные Tachyroginae. Преимущественно это виды рода *Tachinus* Gr., к которому относится большинство особой стафилинид, встречающихся в подзоне арктических тундр. Безусловно арктическими следует считать виды *T. arcticus* Motsch. и *T. brevipennis* J. Sahlb., имеющие наибольшую активность именно в северной части тундровой зоны. В арктических тундрах Северо-Западного Таймыра они заселяют практически весь спектр местообитаний, но, как правило, в каждом биотопе доминирует по численности лишь один из этих двух видов. *Tachinus arcticus* обычно преобладает в сырых местообитаниях, а *T. brevipennis* — чаще в умеренно влажных и сухих (Khruleva, Berezin, 2002). Возможно, к категории арктических в более широком смысле можно отнести также *T. instabilis* Mäkl. Близ южных границ тундровой зоны встречаются и некоторые преимущественно лесные виды — *T. elongatus* Gyll., *T. pallipes* Gr., *T. bicuspidatus* J. Sahlb. (Соколов, 2003; Колесникова, Ужакина, 2005). Южнотундровые ландшафты заселяют и виды рода *Mycetoporus* Mnnh., наиболее регулярно встречается бореомонтанный *M. nigrans* Mäkl. (Ryabukhin, 1999; Зиновьев, Ольшванг, 2003; Соколов, 2003 и др.).

Одни из самых заметных компонентов арктических фаун стафилинид — виды подсемейства Aleocharinae. По числу видов в тундровой зоне оно превосходит все прочие подсемейства. Из тундровых районов Евразии известно около 30 его видов (Økland, 1928; Соколов, 2003; Coulson, Refseth, 2004; Колесникова, Ужакина, 2005; Хрулёва, 2007 и др.). В наиболее полно изученном в

этом отношении североамериканском секторе отмечено не менее 45 видов Aleocharinae (Lohse et al., 1990; Klimaszewski et al., 2008), из которых лишь около 15 — общие с тундрами Палеарктики. Основу южнотундровых фаун алеохарин составляют виды обширного, очень богато представленного в лесной зоне рода *Atheta* Thoms. В тундрах Евразии встречается около 10 видов этого рода, главным образом с обширными ареалами: полизональные (*A. gogatina* (Baudi), *A. melanocera* Thoms., *A. nigritula* (Gr.)) или преимущественно лесные (*A. graminicola* (Gr.), *A. lapponica* J. Sahlb., *A. arctica* Thoms.). Лишь один из них, *A. graminicola*, проникает в высокоширотную Арктику (собранный на Шпицбергене и Северном Ямале). Единственный настоящий арктический вид в роде *Atheta* — *A. lenensis* Poppr. — известен с Северного Таймыра (Chernov, Makarova, 2008) и о-ва Врангеля (Хрулёва, 2007), где является самым массовым и широко распространенным видом алеохарин.

Значительным числом (около 10) видов представлен в тундрах и род *Boreaphilia* Benick (ранее включавшийся в ранге подрода в род *Atheta*). Многие из них — *B. hyperborea* (Brund.), *B. insecta* (Epp.), *B. islandica* (Kr.), *B. munsteri* (Bh.), *B. subplana* (J. Sahlb.) — распространены в различных секторах Арктики (Økland, 1928; Böcher, 1988; Lohse et al., 1990; Соколов, 2003; Coulson, Refseth, 2004; Колесникова, Ужакина, 2005 и др.) и, вероятно, могут рассматриваться как арктические (в широком понимании) виды. Часть из них проникает далеко на север, встречаясь в т.ч. и на арктических островах. В Гренландии собраны *B. islandica* и *B. hyperborea* (Böcher, 1988), на Шпицбергене и северном побережье оз. Таймыр (северная часть подзоны типичных тундр) — *B. subplana* (Coulson, Refseth, 2004; Chernov, Makarova, 2008). На о-ве Врангеля в зоогенных группировках (гнезда леммингов, шмелей) весьма обычен *B. gelida* (J. Sahlb.) — чукотско-американский вид, тяготеющий к норам сусликов (Lohse et al., 1990). К характерным компонентам тундровых фаун относятся также 3—4 вида *Boreostiba* Lohse (этот род ранее также входил в качестве подрода в состав *Atheta*). Из них наиболее обычен циркумполярный *B. sibirica* (Mäkl.), заселяющий разные подзоны тундровой зоны, в т.ч. и северную ее часть (Lohse et al., 1990; Khruleva, Berezin, 2002; Соколов, 2003; Колесникова, Ужакина, 2005; Хрулёва, 2007).

Виды с преимущественно арктическим распространением известны и в других родах Aleocharinae. К самым высокоширотным видам стафилинид наряду с *Micralymma brevilingue* могут быть отнесены *Gnypeta ashei* Klimaszewski и *G. groenlandica* Lohse, найденные в нескольких точках канадской Высокой и Низкой Арктики, в том числе на о-ве Элсмир (Klimaszewski et al., 2008). *Gnypeta groenlandica* известен также из Грен-

ландии, в том числе с ее северной оконечности — Земли Пири. К субарктическим районам тяготеют и некоторые другие представители этого рода — *G. coerulea* C. Sahlb., *G. brincki* Palm., *G. sellmani* Brund. Все они отмечены в различных точках североамериканской Низкой Арктики (Klimaszewski et al., 2008). *Gnypeta brincki* и *G. coerulea* найдены также на Таймыре (Соколов, 2003; наши неопубликованные данные), а *G. sellmani* — на о-ве Врангеля (Хрулёва, 2007). В берингийском секторе Арктики встречается и несколько видов из рода *Oxypoda* Mannh. (Lohse et al., 1990). Из них к числу арктических с большой степенью вероятности можно отнести *O. hemingi* Lohse и *O. magdei* Lohse, описанные с крайнего северо-запада Аляски (Care Thompson) и собранные затем на о-ве Врангеля (*O. magdei*) и Чукотском п-ове (*O. hemingi*).

Все рассмотренные выше подсемейства — Омалииновые, Ташпорогидные, Алеохароморфные — относятся к выделяемой ранее алеохароморфной группе, которую Тихомирова (1973) считала примитивной по сравнению с стафилиноморфной. Большинство изученных ею видов Алеохароморфа имело более низкий уровень активности с длительными периодами покоя, тогда как представителей стафилиноморфной группы отличала высокая и равномерная активность жуков в течение суток, предполагающая и высокие энергетические затраты (Тихомирова, 1973, с. 82–83). В число последних Тихомирова включала подсемейства Паедеридные, Стениновые, Хантолиновые и Стафилиновые. Их представители, особенно Стениновые и Стафилиновые, играют весьма заметную роль в бореальных фаунах стафилинид (Колесникова, 2002; Рыбалов, Воробьева, 2002; Бухкало и др., 2012 и др.), однако севернее границы леса их доля резко сокращается (рис. 2). Судя по литературным данным (Ольшванг, 1992; Рябухин, 1998; Колесникова, 2002; Соколов, 2003; Колесникова, Ужакина, 2005 и др.), даже в южнотундровых ландшафтах стафилиноморфы заметно уступают алеохароморфам и по количеству видов, и по численности. Особенно бедно здесь представлены такие подсемейства, как Хантолиновые и Стафилиновые, среди которых собственно арктические (в широком смысле) виды, по всей вероятности, отсутствуют. Например, в наиболее подробно изученной фауне коротконадкрылых жуков Юго-Западного Таймыра (Соколов, 2003) оба эти подсемейства представлены единичными видами (*Atrecus brevicornis* Smet. и *Philonthus rectangularis* Sharp). На Южном Ямале (р. Хадытаяха) отмечен только *Quedius fellmani* Zett. (Ольшванг, 1992). Разнообразие Стафилиновых относительно высоко лишь в тундрах европейского Северо-Востока, откуда указано 9 видов: 5 из рода *Philonthus* Curt. и 4 — из рода *Quedius* Steph. (Колесникова, Ужакина, 2005).

К более заметным компонентам тундровых фаун относятся связанные с околотовными и переувлажненными станциями виды рода *Stenus* Latr. (подсемейство Стениновые). В южных тундрах обычно встречается по нескольку видов этого рода, в основном из подрода *Nestus* Rey (Рябукхин, 1999; Соколов, 2003). На Юго-Западном Таймыре отмечены 4 вида, все с арктобореальным распространением (Соколов, 2003). Один из них, *S. frigidus* J. Sahlb. (= *S. tundrae* Puthz), доходит на Таймыре до подзоны арктических тундр (Khruleva, Berezin, 2002); два других — *S. lagopodis* Ryvkin (= *S. miserandus* Ryvkin) и *S. strandi* Benick — отмечены на о-ве Врангеля (Хрулёва, 1987).

Еще одной достаточно заметной группой Стафилиноморфа в тундрах Средней и Восточной Сибири являются виды рода *Lathrobium* Gr. (подсемейство Паедеридные). В тундровой зоне Таймыра один из самых обычных видов стафилинид — *Lathrobium poljarnis tchernovi* Tichomirova. Он встречается от ее южных границ до подзоны арктических тундр (Хрулёва, 1999; Соколов, 2003) и, вероятно, может рассматриваться как арктический вид. В тундрах Чукотки обитают два других вида этого рода — *L. tschukoticus* Tichomirova и *L. mentitum* Ryabukhin (Ryabukhin, 1999). Один вид этого рода (полизональный *L. fulvipenne* Gr.) известен также из Гренландии (Böcher, 1988).

Серии Scarabaeiformia и Bostrichiformia

Обращают на себя внимание бедность видами и случайность находок на Крайнем Севере представителей серий **Scarabaeiformia** и **Bostrichiformia**. Эти обширные группы жесткокрылых, включающие около 20 семейств и почти 36000 видов, занимают средний уровень в филогенетической классификации отряда. Первая группа (пластинчатоусые) известна в Арктике по проникающим в южные тундры (особенно там, где имеется домашний скот) единичным видам рода *Aphodius* Illiger и детритобионтным *Aegialia* Latr., вторая — по немногочисленным (по 2–3 вида) **кожеедам (Dermestidae)**, **притворяшкам (Ptinidae)** и **точильщикам (Anobiidae)**, отмеченным в качестве адвентивных, обычно синантропных форм (Danks, 1981; Böcher, 1988).

Серия Elateriformia

Богатый комплекс жуков серии Elateriformia (33 семейства) представлен в тундрах златками (Вупрестидные), пилюльщиками (Вургидами), мягкотелками (Сантаридные) и шелкунами (Елатеридные). Из них в фауне Арктики по видовому разнообразию доминирует семейство шелкунов (Елатеридные), зональное распределение которого в высоких широтах особенно интересно.

Щелкуны (Elateridae). Разнообразие этого крупного семейства (около 10000 видов) наиболее велико в тропиках и примерно в десять раз снижается в умеренном поясе Северного полушария. Личинки щелкунов весьма разнообразны по образу жизни и типу питания, среди них есть фитофаги, детритофаги, хищники, сапроксилофаги, полифаги и т.д. При этом узкая специализация отсутствует, многие виды обладают широким пищевым спектром. Именно разнообразие и пластичность трофических связей следует считать основной причиной относительно интенсивной экспансии бореальных и полизональных щелкунов в пределы лесотундры и отчасти тундровой зоны. Вместе с тем, в собственно арктическом комплексе жесткокрылых роль этого семейства ничтожна. Единичные виды, более или менее успешно заселяющие тундровые ландшафты, имеют явные бореальные, бореомонтанные или альпийские связи (табл. 3). Среди них практически нет настоящих тундровых видов, активно освоивших условия зональных (плакорных) элементов ландшафта, а также видов, южная граница распространения которых совпадала бы с южной границей тундровой зоны. Только арктобореомонтанный *Hypnoidus rivularius* в восточноевропейских тундрах и на открытых участках лесотундры под Салехардом может достигать существенной численности – до 15 или 30 экз./м² соответственно (Стебаев, 1959; Медведев, 2005). Экспансия жуков этого семейства в пределы Субарктики связана в основном с интразональными биотопами.

Литературные сведения о щелкунах заполярных районов Евразии весьма обширны и охватывают территорию от Скандинавии до Чукотки. Первые публикации появились еще в конце 19 в. Данные по американской Арктике скудны: в сводке Дэнкса (Danks, 1981) приводится всего 6 видов. Больше всего известно о щелкунах субарктических ландшафтов западной части Евразии – Скандинавии (Porpius, 1910; Saalas, 1923; Holdhaus, Lindroth, 1939), Кольского п-ова (Porpius, 1905–1907, 1910; Стриганова, 1973), п-ова Каннин (Porpius, 1909), Полярного Урала и юга Ямала (Черепанов, 1957; Стебаев, 1959; Ольшванг, 1980; Зиновьев, Ольшванг, 2003). Сведения по восточному сектору евразийской Арктики весьма ограничены (Матис, 1980; Хрулёва, 2007). Между тем именно в этой части тундровой зоны следует ожидать наибольшего числа находок бореальных форм.

В Евразии севернее границы леса отмечено около 30 видов щелкунов. Они представлены преимущественно полизональными и бореальными формами (табл. 3), а распространение большинства из них на север ограничено, как правило, лесотундрой и южными окраинами тундровой зоны. Так, в северной части Кольского п-ова, т.е. в

самой южной полосе тундры и лесотундре, в условиях мягкого атлантического климата отмечено 12 видов (Porpius, 1905–1907, 1910; Пузаченко, 1967; Стриганова, 1973; материалы Зоологического музея МГУ). Это – *Fleutiauxellus algidus*, *Hypnoidus riparius*, *H. rivularius*, *Berninelsonius hyperboreus*, *Hemicrepidius niger*, *Denticollis linearis*, *Liotrichus affinis*, *Eanus costalis*, *Selatosomus aeneus*, *S. gloriosus*, *S. melancholicus*, *Sericus brunneus*. В пределах южных тундр и лесотундры Русской равнины установлено 14 видов щелкунов (Пенев, 1989). Однако уже на п-ове Каннин (граница типичных и южных тундр) Поппиус (Porpius, 1909) нашел только два вида – *Negastrius pulchellus* и *Hypnoidus rivularius*.

Ослабление позиций этой группы на зональном градиенте ясно прослеживается в хорошо изученной фауне Приобского Севера. Черепанов (1957, 1965) в окрестностях Салехарда, т.е. в пределах лесотундры, в пограничном с таёжной зоной ландшафте отметил 13 видов. Из них на тундровых участках встречались *Hypnoidus rivularius*, *Berninelsonius hyperboreus*, *Ascoliocerus basalis*, *Selatosomus gloriosus*, *Sericus brunneus*, на лугах по берегам рек – *Oedostethus tenuicornis*, *Hemicrepidius niger*, *Ctenicera cuprea*, *Selatosomus aeneus* и *Agriontes obscurus*. Из южных тундр Ямала (реки Хадытаяха, Яхадыяха) известны всего 6 видов (в основном те же, которые встречаются на тундровых участках в пределах лесотундры). На Среднем и Северном Ямале (т.е. в типичных и арктических тундрах) не найдено ни одного вида щелкунов (Зиновьев, Ольшванг, 2003).

В среднесибирском секторе Арктики разнообразие щелкунов еще больше сокращается. На границе лесотундры и южных тундр Западного Таймыра (окрестности оз. Пясино) отмечены 4 вида: *Hypnoidus rivularius*, *Berninelsonius hyperboreus*, *Oedostethus zherichini*, *Oedostethus* sp. Основная стадия самого массового вида, *H. rivularius*, – луговые группировки на южном склоне в долине ручья. Этот же вид проникает на Таймыре наиболее далеко на север (он отмечался на границе южных и типичных тундр в бассейне р. Агапа, а также в типичных тундрах на р. Рагозинка).

Фауна щелкунов восточного сектора евразийской Субарктики изучена крайне слабо. Интересны сведения о щелкунах из окрестностей пос. Черский (побережье низовьев Колымы), расположенного на границе лесотундры и южной тундры (наблюдения Л. Пенева). Несмотря на относительно бедный видовой состав, щелкуны в этом районе относятся к наиболее массовым группам герпетобионтных жуков. Так, имаго и личинки *Berninelsonius hyperboreus* встречались повсюду в сухих и полусухих супесчаных и каменистых дренированных почвах. На влажных лугах и по глинистым берегам рек отмечалась высокая численность *Hypnoidus rivularius*. Своеобразная группировка

Таблица 3. Видовой состав щелкунов (Elateridae) в субарктических районах Евразии

Триба, вид	Отметки в		Биотопы		Тип питания личинок	Зональная характеристика вида	Долготная характеристика ареала
	Европе	Сибири	Плакорные	Интразональные			
Negastrini							
<i>Negastrus pulchellus</i> (L.)	+			+	Хищники, некрофаги	Полизоновый	Голарктический
<i>Neohypdonus arcticus</i> (Cand.)	+	+		+	Хищники, некрофаги	Арктобореальный	Евросибирский
<i>Fleutauxellus algidus</i> (J. Sahlb.)	+			+	Хищники, некрофаги	Арктобореальный	Европейский
<i>Oedostethus tenuicornis</i> (Germ.)	+	+		+	Хищники некрофаги	Полизоновый	Евросибирский
<i>Oe. latissimus</i> (Cher.)	+	+		+	Хищники, некрофаги	Арктобореальный	Уралосибирский
<i>Oe. zherichini</i> Dolin		+		+	Хищники, некрофаги	Арктический	Евросибирский
<i>Oe. insolentus</i> Dolin et Bessol.		+		+	?	Арктобореальный	(?) Берингский
<i>Oedostethus</i> spp. (4 вида)		+		+	Хищники, некрофаги	?	Сибирский
Hypnoidini							
<i>Hypnoidus rivularius</i> (Gyll.)	+	+	+	+	Полифаги	Арктобореомонтанный	Евросибирский
<i>H. riparius</i> (F.)	+		+	+	Полифаги	Бореомонтанный	Голарктический
<i>Berninelsonius hyperboreus</i> (Gyll.)	+	+	+	+	Полифаги	Арктоальпийский	Евросибирский
<i>Ascoliocerus basalis</i> Motsch.	+	+	+	+	Полифаги	Арктобореомонтанный	Уралосибирский
Denticollini							
<i>Denticollis linearis</i> (L.)	+			+	Хищники, некрофаги	Температный	Евросибирский
<i>D. varians</i> (Germ.)	+	+		+	Хищники, некрофаги	Температный	Сибирский
<i>Hemicrepidius niger</i> (L.)	+	+		+	Полифаги	Температный	Евросибирский
<i>Diacanthous undulatus</i> (Deg.)	+			+	Хищники, некрофаги	Бореомонтанный	Голарктический
Ctenicerini							
<i>Liotrichus affinis</i> (Payk.)	+			+	Хищники, нектосапрофаги	Бореомонтанный	Евросибирский
<i>Orithales serraticornis</i> (Payk.)	+			+	Нектосапрофаги	Бореомонтанный	Евросибирский
<i>Ctenicera cuprea</i> (F.)	+	+		+	Полифаги, в т.ч. фитофаги	Бореомонтанный	Евросибирский
<i>Selatosomus gloriosus</i> Kishii	+	+	+	+	Полифаги, в т.ч. фитофаги	Арктоальпийский	Евросибирский
<i>S. aeneus</i> (L.)	+	+		+	Полифаги, в т.ч. фитофаги	Бореомонтанный	Евросибирский
<i>S. melancholicus</i> (F.)	+	+		+	Полифаги, в т.ч. фитофаги	Арктобореомонтанный	Евросибирский
<i>Paraphotiscus impressus</i> (F.)	+	+		+	Полифаги, в т.ч. хищники	Бореальный	Евросибирский
<i>Eanus costalis</i> (Payk.)	+		+	+	Нектосапрофаги	Температный	Голарктический
Ampedini							
<i>Ampedus nigrinus</i> (Hbst.)	+	+		+	Хищники, нектосапрофаги	Бореомонтанный	Голарктический
Elaterini							
<i>Sericus brunneus</i> (L.)	+	+	+	+	Фитосапрофаги	Температный	Евросибирский
Agriotini							
<i>Agriotes obscurus</i> (L.)	+	+		+	Фитофаги	Температный	Евросибирский

Источники: Черепанов, 1957, 1965; Стебаев, 1959; Долин, 1978, 1982, 1985, 1988; Гурьева, 1979, 1989, 1989a; Пенев, 1989; Долин, Бессолицына, 1990; Silfverberg, 2004; Мелвилев, 2005; оригинальные данные.

шелкунов обнаружена на речных галечниках, где встречалось не менее 4 видов рода *Oedostethus* Le-Conte. В лиственничном лесу, на горячах, а также в открытой сухой тундре обычным был *Denticollis varians*. Личинки шелкунов были весьма многочисленны в почве дриадовой тундры на вершинах увалов.

На о-ве Врангеля найдены два вида шелкунов, принадлежащих к роду *Oedostethus*. Их распространение на острове весьма спорадично и связано исключительно с интра- и экстразональными стациями. Так, *Oe. sp. aff. latissimus* местами обычен на галечниках в долинах крупных рек; единичные находки *Oe. insolentus* сделаны на участках с тундростепной растительностью в центральной, наиболее теплой части острова.

Итак, из примерно трех десятков видов шелкунов, известных из евразийской Субарктики, лишь несколько видов (*Selatossomus gloriosus*, *Sericus brunneus*, *Hypnoidus rivularius*, *Berninelsonius hyperboreus*, *Ascoliocerus basalis*) можно считать более или менее обычными обитателями плакорных стаций подзоны южных тундр и открытых пространств лесотундры. Большая часть видов, зарегистрированных в тундре, связана с интразональными биотопами (луговые ассоциации, галечники по берегам рек и озер) и экстразональными участками лесной растительности. Так, например, полизональный *Negastrius pulchellus* на территорию Большеземельской тундры проникает только по приречным ивнякам (Медведев, 2005).

В таксономической структуре фауны шелкунов Субарктики отчетливо преобладание трех триб: *Negastriini*, *Stenicerini* и *Hypnoidini*. При этом *Negastriini* и *Hypnoidini* являются представителями древнейших филогенетических линий шелкунов, сформировавшихся еще в эоцене (Долин, 1978). Эти группы явно успешнее освоили условия Севера, чем филогенетически более молодые и продвинутые таксоны. Именно виды *Negastriini* и *Hypnoidini* наиболее далеко проникают в пределы тундровых ландшафтов — до средней части подзоны типичных тундр, а в некоторых случаях, например на о-ве Врангеля, и в арктические тундры. Все они связаны с интразональными местообитаниями: *Negastriini* — в основном с прибрежными или каменистыми субстратами, в том числе с гольцовыми, *Hypnoidini* — также с песчано-галечными прибрежными и с различными разнотравными и лугоподобными сообществами на дренированных и прогреваемых склонах.

Характерно также соотношение трофических групп в арктической фауне шелкунов. Большинство видов семейства *Elateridae* по характеру пищевых связей личинок — фитофаги, фитосапрофаги, политрофы. Между тем из почти трех десятков видов, отмеченных в Арктике, более половины (примерно 18) можно считать плотоядными в широком смысле (хищники, некрофаги,

некросапрофаги). Это, в первую очередь, все виды трибы *Negastriini*, а также *Denticollis linearis*, *D. varians*, *Hemicrepidius niger*, *Liotrichus affinis*, *Eanus costalis*, *Ampedus nigrinus*. Виды *Hypnoidini* — типичные полифаги. Такой трофический спектр шелкунов Арктики соответствует общей тенденции повышения в высоких широтах удельного веса в фауне плотоядных форм (Чернов, 1992).

Зоогеографическая структура фауны шелкунов тундровой зоны характеризуется невысоким разнообразием ареалогических группировок с преобладанием обычных европейско-сибирских, сибирских и голарктических видов (табл. 3), что вообще свойственно арктической фауне. Более того, в отличие от фаун зон, расположенных южнее, особенно полосы неморальных лесов и лесостепи, слабо выражена секторность ареалов. Относительно четко очерчивается лишь восточно-сибирский комплекс видов рода *Oedostethus*, формирование которого связано с обширными горными территориями Средней и Восточной Сибири.

Вопрос о наличии среди шелкунов настоящих арктических видов пока не может быть решен утвердительно. Предположительно арктическим можно считать вид *Oedostethus zherichini*, известный из южных тундр республики Коми, Ямала и Таймыра, лесотундры под Салехардом (Медведев, 2005), однако при описании вида сообщалось о его находке и в окрестностях Тобольска (Долин, 1985). По личному сообщению В.Г. Долина, арктическое распространение имеет также *Oedostethus sp. aff. latissimus*, отмеченный в различных районах Северной Азии от Полярного Урала до о-ва Врангеля. Почти все другие виды, встречающиеся в пределах тундровой зоны, характеризуются широкими арктобореальными, арктобореомонтанными или даже полизональными ареалами. Можно выделить несколько видов, более других тяготеющих к ландшафтам высоких широт: *Neohypdonus arcticus*, *Oedostethus latissimus*, *Hypnoidus rivularius*, *Berninelsonius hyperboreus*, *Ascoliocerus basalis*, *Selatossomus gloriosus*, *Eanus costalis*. Возможно, некоторые из них в дальнейшем можно будет причислить к категории гипоарктов с метаарктическими ареалами, но, вероятно, большинство из них — бореальные и бореомонтанные виды, проникающие в Заполярье в основном по интразональным элементам ландшафта. В связи с этим большой интерес представляет биология личинок шелкунов в Арктике — питание, характер роста, длительность развития, вообще тип адаптивной стратегии, позволяющий этой группе, в целом чуждой арктической фауне, осваивать условия высоких широт.

Пилульщики (Byrrhidae), относящиеся к серии *Elateriformia*, — небольшое семейство растительноядных жуков, которое представляет особый интерес как компонент тундровых биоценозов в

связи с их почти исключительной бриофагией. Облигатное питание мхами свойственно и личинкам и взрослым жукам большинства видов (Johnson, 2002). Некоторые виды отмечены как массовые обитатели плейстоценовых, в том числе криоксерофитных тундростепных, сообществ и используются в реконструкциях фауногенеза Арктики (Киселев, 1981, 1995; Назаров, 1984; Берман, 1986, 1992; Bergman, 1990; Кузьмина, 2001; Sher, Kuzmina, 2007 и др.). На основании наших сборов и литературных сведений можно считать, что в тундровой зоне обитает около 15 видов пилюльщиков (Чернов, 1966; Danks, 1981; Хрулёва, 1987, 2007; Лафер, 1989б; Рябицев, 1998; Чернышёв, 2006, 2012), не менее 3 видов доходят на севере до подзоны арктических тундр. Заметные компоненты южнотундровых фаун — пилюльщики рода *Byrrhus* L. В тундровых ландшафтах отмечены 4 вида этого рода. В лесотундре и южных тундрах весьма обычен трансглоарктический *Byrrhus fasciatus* Forst. По данным Назарова (1984), этот пилюльщик вместе с типичными тундровыми видами жуков обитал у края плейстоценового ледника на территории Белоруссии. Его личинки иногда весьма многочисленны; по нашим наблюдениям, в луговых почвах на хорошо прогреваемых склонах в южной части тундровой зоны на Таймыре в бассейне р. Пясины их численность составляет нескольких десятков особей на 1 м². В Гренландии *B. fasciatus* достигает 72° с. ш. (Böcher, 1988). Еще один вид этого рода — широко распространенный в лесной полосе Евразии и весьма активно осваивающий тундровые ландшафты *B. pilula* L. — проникает на севере до подзоны арктических тундр. Он отмечен на Северном Ямале (Рябицев, 1998) и о-ве Врангеля (Хрулёва, 2007). Два других вида — *B. pustulatus* (Forst.) и *B. arietinus* Stef. — лишь изредка встречаются близ южных границ тундровой зоны. В некоторых районах, например на Южном Ямале (р. Хадытаяха), встречаются все эти 4 вида (Зиновьев, Олышванг, 2003).

В южных частях тундровой зоны высокой численности достигают мелкие пилюльщики рода *Simplocaria* Steph., связанные преимущественно с прибрежными станциями. На южном Таймыре и островах Печорского моря жуки этого рода встречались нам в большинстве переувлажненных биотопов, а их относительное обилие в почвенных ловушках в некоторые сезоны было сопоставимо с обилием жужелиц. Согласно Чернышёву (2012) в тундрах Азии наиболее обычны *Simplocaria semistriata* F., *S. elongata* J.R. Sahlb. и *S. metallica* Sturm. Характер их распределения — высокая численность в зональных тундрах и сравнительно редкие, относящиеся к высокогорьям, находки в более южных природных зонах (Чернышёв, 2012), — позволяет рассматривать их как арктические (в широком понимании) виды. Два из них — *S. elongata*

(= *S. remota* Brown) и *S. metallica* (= *S. tessellata* LeConte) — Дэнкс (Danks, 1981) приводит в составе арктической фауны Америки. Оба эти вида известны из Гренландии (Böcher, 1988), а *S. metallica* — также со Шпицбергена (Coulson, Refseth, 2004).

В состав арктической фауны входит также род *Arctobyrrhus* Müntz. (= *Tylicus* Casey), включающий всего два вида: в тундрах Евразии встречается *A. dovrensis* Müntz. (Чернышёв, 2006), а в Гренландии отмечен североамериканский *A. subcanus* LeConte (Böcher, 1988). Двумя видами в тундровой зоне представлен также род *Curimopsis* Gangl.: *C. cyclolepidia* Müntz. и *C. moosilauke* Johnson (Чернышёв, 2002). Все эти виды тяготеют к высокогорным и субарктическим ландшафтам (Чернышёв, 2002, 2006, 2012). Однако, судя по имеющимся у нас данным, в отличие от *Byrrhus* и *Simplocaria*, относящихся к числу достаточно обычных, а иногда и массовых видов жуков в южных тундрах, находки *Arctobyrrhus* и *Curimopsis* даже в южной части тундровой зоны, как правило, единичны.

Особое место в арктической фауне занимают виды рода *Morychus* Eg. В тундрах отмечены два вида этого рода. Согласно Чернышёву (2006, 2012) от Полярного Урала до Якутии распространен *Morychus yamalus* Tschern., а восточнее р. Лена его замещает *M. viridis* Kuzm. et Korot. Для этих видов, особенно для *M. viridis*, характерно образование скоплений (Берман, 1992), благодаря чему их часто находят в большом количестве в плейстоценовых отложениях (Киселев, 1981, 1995; Sher et al., 2006 и др.). Ранее (Киселев, 1981) *M. viridis* указывался из четвертичных отложений с севера Сибири и Дальнего Востока как *Chryso-byrrhulus rutilans* Motsch. По мнению Бермана (1992), *M. viridis* — бриофаг. В верховьях Колымы его биотопическое распределение очень жестко связано с наличием мха *Polytrichum piliferum* Hedwig. Жуки встречаются только в местообитаниях с растительными ассоциациями, включающими этот мох, а личинки живут в его плотных куртинах и им питаются. *Morychus viridis* был одним из самых многочисленных видов жесткокрылых в отложениях северо-востока Азии, относящихся к криоаридным интервалам плейстоцена (Киселев, 1981, 1995; Кузьмина, 2001; Sher et al., 2006 и др.). Его современное распространение на Северо-Востоке носит явно реликтовый характер, а находки в пределах тундровых районов ограничены единичными точками (Берман, 1992; Берман и др., 2002; Хрулёва, 2009). Однако в некоторых районах Арктики (например, на Западной Чукотке, по нашим неопубликованным данным) численность этого вида достаточно высока, а особенности распределения по ландшафтному профилю никак не соответствуют реликтовой природе. Жуки *M. viridis* встречаются в большинстве сухих биотопов, в том числе и за пределами склонов южной экспо-

зиции, часто — вместе с видами долгоносиков, также входившими в число доминантов тундростепных плейстоценовых комплексов (Хрулёва, Коротяев, 2012).

Все эти данные свидетельствуют о весьма значительной и разносторонней ценотической роли пилюльщикова в Субарктике и неоправданно малом внимании экологов и систематиков к обитающим в тундре видам этой группы. Совершенно очевидно, что пилюльщики играли существенную роль в процессах высокоширотного филогенеза. Биология видов этого семейства в тундре заслуживает специального исследования, особенно в связи с их питанием мхами.

Остается неясным вопрос о представленности в фауне тундры семейства **мягкотелок (Cantharidae)**. По характеру биологии, в частности криофилии личинок (называемых в немецкой литературе “Schneewürmer”) и преобладанию хищничества, можно предполагать довольно интенсивное проникновение видов этого семейства в южные тундры. Тем не менее, в нем неизвестны собственно тундровые виды, а среди мягкотелок, наиболее часто встречающихся севернее границы леса, преобладают бореомонтанные и полизональные формы. К их числу относятся *Dichelotarsus flavimanus* Motsch. (= *obscurus* Sahlb.), *D. lapponicus* Gyll., *Podabrus alpinus* Payk., *P. annulatus* Mnnh., *Rhagonycha nigriventris* Motsch., *Rh. testacea* L., *Cantharis fusca* L. Большинство этих видов известно из тундр Южного Ямала, 4 вида отмечены в одной конкретной фауне (р. Хадытаяха), а *Dichelotarsus flavimanus* доходит на севере до Среднего Ямала (Зиновьев, Ольшванг, 2003). Этот же вид был отмечен и в кустарниковых тундрах Юго-Западного Таймыра в верхнем течении р. Пясины (полярная станция “Кресты”). Из зональных тундр восточнее Таймыра указан лишь вид из рода *Silis* Charp., найденный на центральной Чукотке (Марусик, 1993). О бедности фауны кантарид тундровых районов Америки свидетельствует и обзор Дэнкса (Danks, 1981), в котором указано всего два не определенных вида этого семейства.

Семейство златок (Buprestidae) представляет большой интерес в связи с вопросом об отношении к условиям тундры семейств жуков с преимущественно ксилотрофными личинками, но имеющими в своем составе группы и виды, развивающиеся в корнях и других частях растений, в том числе травянистых. Для таких групп нет очевидных трофо-ценологических “запретов” на освоение арктических ландшафтов. Между тем златки, как и усачи, демонстрируют почти полное отсутствие адаптивных возможностей в условиях тундры. Северный предел их распространения соответствует лесотундре, а находки в безлесной тундре — очевидный результат залётов и заносов, возможно, с плавником по рекам и морю, со строевой древесиной. Повсеместно в евразийских и аме-

риканских тундрах, а также в Гренландии отмечалась хорошо летающая подвижная голарктическая златка пожарищ (*Melanophila acuminata* De-Geer). Мы ее обнаруживали на Таймыре вплоть до северного побережья оз. Таймыр, т.е. на расстоянии более 300 км от ближайших лесных форпостов. Другие виды златок пока не отмечены в пределах Арктики.

С эколого-адаптивных позиций очень интересны причины отсутствия в тундровой зоне мелких златок крупнейшего среди жесткокрылых рода *Agrius* Curtis с очень широкой адаптивной зоной. Его виды развиваются как на лиственных деревьях, так и на кустарниках, в том числе на многочисленных и разнообразных в тундре ивах, а также в стеблях и корнях травянистых растений, например полыней. В Сибири и на Дальнем Востоке многие виды этого рода широко распространены в лесной полосе и в степях. Между тем находки *Agrius* в пределах собственно тундровой зоны нам пока неизвестны, хотя, казалось бы, растительные условия тундрового ландшафта, особенно с включениями тундростепных элементов, вполне соответствуют требованиям этой и некоторых других групп преимущественно дендрофильных жуков.

Серия Cucujiformia

Кукуйиформная серия семейств (по: Lawrence, Newton, 1995) — филогенетическая ветвь эволюционно наиболее продвинутых таксонов жесткокрылых. Их анализ как части фауны Арктики представляет особый интерес в аспекте развиваемой нами концепции зависимости широтно-зонального распределения таксонов, адаптивного освоения ими ландшафтно-климатических условий от филогенетического уровня, степени примитивности или продвинутости.

Несколько относительно небольших и малых семейств этой серии отмечены в пределах Арктики в основном по находкам единичных экземпляров, и характер их распространения в высоких широтах пока не ясен. Спорадичность находок — явное следствие недостаточного внимания энтомологов. Так, **пестряки (Cleridae)** обычно не фигурируют в списках жуков из арктических районов. В связи с этим интересны материалы А.В. Соколова по жукам зоогенных биотопов и субстратов южных тундр Ямала и Таймыра. Среди обычных обитателей разлагающихся животных остатков отмечен *Necrobia violacea* L., космополитный хищник и некробионт. На гниющих оленьих трупах, шкурах и костях обнаружена **блестянка Nitidula bipunctata** L. (**Nitidulidae**) — полизональный голарктический вид. Оба эти вида (*Necrobia violacea* и *Nitidula bipunctata*) указывались также из тундр Урала (Ольшванг, 1992; Kozminykh, Eshynin, 1994). В качестве интродуцентов неоднократно

но отмечались в пределах Арктики вид семейства **плоскотелок (Cucujidae)** — *Pediacus fuscus* Er. и представитель **Silvanidae** — космополитный *Oryzaephilus surinamensis* L. (Økland, 1928; Danks, 1981; Böcher, 1988). Вероятно, лишь единичные виды семейства **быстрянок (Anthicidae)**, развивающиеся в гниющих растительных остатках, проникают в пределы Арктики, например, активно летающий транспалеарктический *Anthicus flavipes* Panz. найден на Шпицбергене (Coulson, Refseth, 2004). Безусловно, число видов этих и других семейств Сусциформия со спорадичным распределением в Арктике, в т.ч. синантропов и интродуцентов, будет увеличиваться.

Малашки (Malachiidae) — семейство преимущественно хищных жуков, достигающее наибольшего разнообразия в аридных ландшафтах (Чернышёв, 2012а). Как и мягкотелки, малашки в целом чужды высокоширотной фауне и, как правило, отсутствуют в материалах из пределов тундровой зоны или указываются как случайные интродуценты, например бореальный голарктический *Malachius aeneus* L. в Гренландии (Böcher, 1988). Исключение составляет лишь крайний северо-восток Азии. С Западной Чукотки был описан *Paratinoides arcticus* (L. Medv.) (Medvedev, 1958). Популяция этого вида обнаружена также в единственной точке о-ва Врангеля — на южных склонах одной из сопок Сомнительных гор (Хрулёва, 2007, 2009), где, по данным Юрцева (1994), развиты наиболее обширные растительные группировки тундростепного облика. Очевидно, что *P. arcticus* был достаточно широко распространен на северо-востоке Азии в криоаридные интервалы плейстоцена, о чем свидетельствуют его многочисленные ископаемые находки (Sher et al., 2006 и др.), а его современное распространение в этом регионе носит явно реликтовый характер. Вплоть до северного побережья Чукотки (окрестности Певека, наши неопубликованные данные) доходит и еще один вид малашек — *Troglocollops obscuricornis* Motsch. Этот вид встречается в горах Северной Азии от Алтая до Камчатки (Tchernyshev, 2007; Чернышёв, 2012а); в горах Субарктики (хребет Сунтар-Хаята) он входит в число наиболее обычных видов жесткокрылых в различных вариантах криофитностепных и тундростепных группировок подгольцового пояса (Хрулёва, 2010). В тундровых районах Чукотки *T. obscuricornis*, как и предыдущий вид, известен из единичных точек. Оба они не отмечены в равнинных тундрах, а встречаются исключительно в горных ландшафтах, преимущественно в наиболее теплообеспеченных тундростепных группировках на южных склонах. Подобный характер распределения полностью подтверждает нехарактерность этой группы для собственно тундровых сообществ. Недавно появившиеся новые сведения об отдельных находках малашек в пределах тундровой

зоны принципиально не меняют этого представления. Так, с о-ва Врангеля известен экземпляр самки, предположительно относящийся к *Intibia takanensis* (Nak.) — обычному виду приморских побережий Дальнего Востока (Чернышёв, 2012а). Интересно и неожиданно описание с Таймыра и из северо-восточной Якутии нового вида *Kuatunia nordensis* Tsch. (Чернышёв, 2012а).

Весьма неопределенны сведения о семействе **скрытноедов (Cryptophagidae)** как компоненте фауны Арктики. Эти мелкие слабо изученные жуки, обитатели различных субстратов (разлагающихся веществ, гнезд грызунов, птиц, общественных насекомых и др.), считаются микотрофами, склонны к синантропизму, многие из них распространены очень широко (Любарский, 1992). В Арктике они специально не изучались, но имеются разрозненные сообщения о примерно десятке видов. В сводке Дэнкса (Danks, 1981) приведено 2 вида (*Cryptophagus acutangulus* Gyll., *C. dentatus* (Herbst)), со Шпицбергена указаны *Atomaria atricapilla angulicollis* Kangas и *A. lewisi* Reitt. (Coulson, 2000; Coulson, Refseth, 2004), с островов Печорского моря — *Cryptophagus corticinus* Thoms. и *Atomaria fuscata* Schonh. (Макарова, 2004), в Гренландии найдены *Cryptophagus acutangulus*, *C. lapponicus* Gyll. и *Caenoscelis ferruginea* Sahlb. (Böcher, 1988). Скорее всего, в пределах Арктики обитает не менее 20 видов этого семейства.

Семейство **божьих коровок (Coccinellidae)** по характеру освоения тундрового ландшафта сходно с Elateridae. Оно в основном чуждо собственно арктической фауне и, судя по всему, не содержит настоящих арктических форм, а его присутствие в Арктике обусловлено прежде всего биотопической избирательностью и активным расселением видов. Тем не менее, число видов, проявляющих явную склонность к вселению в пределы тундровой зоны, составляет не менее двух десятков, и это уместно связать с преобладанием в семействе хищников. Они достаточно активно проникают в южные тундры, однако лишь единичные виды достигают более северных подзон. В южных тундрах число видов в конкретных фаунах достигает 5–6, некоторые из них могут быть достаточно многочисленны (Ольшванг, 1992; Коротяев и др., 2004). Однако уже в средней части тундровой зоны встречаются единичные жуки: на Среднем Ямале (р. Нурмаяха) собраны 2 вида (Зиновьев, Ольшванг, 2003), в типичных тундрах Таймыра — 1 вид (Чернов, 1973).

Севернее границы леса известны виды из 7–8 родов, подавляющее их большинство относится к трибе Coccinellini (подсемейство Coccinellinae). Особенно разнообразно — 6–7 видами — представлен род *Coccinella* L. Наиболее широко в тундровых ландшафтах распространен полизональный голарктический вид *Coccinella transversoguttata* Fald. На Таймыре, судя по нашим сборам, он

весьма обычен в полосе лесотундры, например под Норильском и в районе оз. Пясино. Этот вид встречается вплоть до северной части подзоны типичных тундр (побережье оз. Таймыр), отмечен в разных районах арктической Америки (Danks, 1981), в Гренландии доходит до 74° с.ш. (Böcher, 1988). Проникает в тундры также самый известный вид семейства – транспалеарктическая семиточечная божья коровка (*C. septempunctata* L.). Она достигает границ тундр в Скандинавии, на севере европейской части России, а также в Сибири и на Северо-Востоке вплоть до Чукотки. Еще по меньшей мере 5 видов этого рода заходят в тундровую зону: транспалеарктический *C. trifasciata* L., голарктические *C. hieroglyphica mannerheimi* Muls. и *C. undecimpunctata* L., а также сибирско-американские *C. nivicola* Muls. и *C. fulgida* Watson (Danks, 1981; Кузнецов, 1992, 2006; новые данные).

Среди божьих коровок весьма много видов с очень широкими трансголарктическими и транспалеарктическими ареалами и полизональным распределением. Именно они преобладают среди видов, проникающих в южную полосу Арктики. Выше приводился пример семиточечной божьей коровки. Из различных районов тундровой зоны Азии и Северной Америки (Danks, 1981; Ольшванг, 1992; Кузнецов, 2006) известен трансголарктический *Calvia quattuordecimguttata* L. (имеются данные о том, что виды *Calvia* Muls. питаются как тлями, так и листовлошками). В южные пределы тундры проникает и северная форма трансголарктической двухточечной божьей коровки (*Adalia bipunctata* L.), описанная в качестве подвида *A. b. frigida* Schneider. Она известна из различных районов тундровой зоны (Зиновьев, Ольшванг, 2003; Коротяев и др., 2004; Кузнецов, 2006), в некоторых из которых (Южный Ямал, р. Хадытаяха) весьма обычна (Ольшванг, 1992).

К заселению тундрового ландшафта проявляют склонность виды родов *Adonia* Muls. и *Ceratomegilla* Crotch (ранее они включались в род *Hippodamia* Dejean). Это циркумарктобореальный *Adonia arctica* Schneider и азиатско-американский *Ceratomegilla ulkei* Crotch (= *Spiladelphia barovskii* Sem. et Dobzh.) (Кузнецов, 1992). Стоит отметить, что в Северной Америке оба эти вида явно тяготеют к арктическим и субарктическим районам (Danks, 1981; McNamara, 1991). Весьма характерны они и для сибирской Субарктики (Матис, 1986; Ольшванг, 1992; Коротяев и др., 2004). *Adonia arctica*, наряду с *Coccinella transversoguttata*, может быть отнесен к числу наиболее часто встречающихся в тундровой фауне видов кокциnellид; в отдельных районах тундровой зоны он достигает весьма высокой численности (например, на Западной Чукотке; наши неопубликованные данные).

В южные тундры заходят также виды рода *Anisosticta* Dejean, для которых характерна приуроченность к околоводным и сырým местообитаниям. В тундрах Сибири это полизональный голарктический *A. bitriangularis* Say, а также тяготеющий к субарктическим ландшафтам (в том числе отмеченный на тундровых болотах) *A. strigata* Thunb. (Кузнецов, 1992, 2006); в Северной Америке – американский лесной *A. borealis* (Timb.) (Danks, 1981). Иногда севернее границы леса встречается и связанный преимущественно с хвойными породами бореальный вид *Anatis ocellata* L. (Якобсон, 1898; Кузнецов, 2006).

Помимо Coccinellinae, в Арктике отмечены единичные виды подсемейства Scymninae. На самом юге Гренландии встречается палеарктический полизональный *Nephus redtenbacheri* (Muls.) (Böcher, 1988). Один из самых северных районов находок божьих коровок – о-в Врангеля (подзона арктических тундр), где собран еще один вид из рода *Nephus* Muls. Этот вид пока не имеет ясного таксономического статуса и наиболее близок к транспалеарктическому *Nephus bipunctatus* Kugel., очень обычному в степной зоне (Дядечко, 1954 и др.). Характер распределения этого вида на острове (тяготение к наиболее теплообеспеченным биотопам с тундростепной растительностью (Хрулёва, 2009)) позволяет предположить, что его присутствие на арктическом острове – наследие тундростепного прошлого.

Известно, что подавляющее большинство кокциnellид относится к числу специализированных энтомофагов, питающихся преимущественно на насекомых из отряда равнокрылых, особенно тлях и кокцидах (Giorgi et al., 2009). Безусловно, что обитание подобных видов в тундрах должно быть сильно лимитировано спорадичностью распределения и низкой численностью в этих ландшафтах их потенциальных жертв. По-видимому, преимущество в подобных условиях получают экологически пластичные и широко распространенные в различных природных зонах виды-полифаги, каковыми и являются некоторые проникающие в тундровые ландшафты виды кокциnellид, например *Coccinella septempunctata*, *Calvia quattuordecimguttata*, *Adalia bipunctata* (Тюмасева, 1987; Поляк и др., 2007). Можно также предположить, что ряд видов меняет в тундре трофическую специализацию. Очевидно, это касается и обитающего на о-ве Врангеля вида *Nephus*, поскольку на острове отсутствуют кокциды, на питании которыми специализированы все известные представители этого рода.

Не считая жуков рода *Nephus*, встречающихся в тундровых ландшафтах крайне спорадично (в районах с высокой континентальностью климата), в различных секторах Арктики отмечен достаточно сходный набор кокциnellид, что предполагает наличие у всех этих видов преадаптаций к существованию в условиях теплового пессиму-

ма. В пользу такого предположения говорит и тот факт, что многие из них проникают и в высокогорные ландшафты (Holmström, 1972; Ермаков, 2003; Кузнецов, 2006). Отсутствие в арктической фауне специфических видов, вероятно, связано с тем, что представители семейства и в прошлом почти не участвовали в процессах арктического фауногенеза. В пользу этого свидетельствует малочисленность кокциnellид в тафоценозах даже тех районов Арктики, где на протяжении всего плейстоцена происходило преемственное развитие колеоптерофаун, содержащих тундровые виды других групп жуков, например на северо-востоке Азии (Киселев, 1981; Коротяев и др., 2004; Sher et al., 2006 и др.).

Скрытники (Latridiidae). Для видов этого семейства характерны неспециализированная микрофагия, склонность к заселению различных антропогенных и зоогенных, преимущественно прелых субстратов. Распространение скрытников в Арктике изучено плохо. Высказывалось даже мнение о том, что в Северной Америке жуки этого семейства не преодолевают границу леса (Campbell et al., 1979) и, вероятно, только завозятся на север с грузами (Danks, 1981; Bousquet, 1991 и др.). По нашим данным, они регулярно встречаются в естественных местообитаниях лесотундры и подзоны южных тундр. Так, на островах Печорского моря, в кустарниковых тундрах Ямала и Таймыра виды семейства Latridiidae (*Dienerella* Reitt., *Enicmus* C.G. Thoms., *Stephostethus* LeConte, *Corticaria* Reitt.) весьма обычны. Часть гренландских находок видов *Latridius minutus* L. и *Corticaria rubripes* Mnnh. также произведены вдалеке от жилья (Böcher, 1988). Севернее южных тундр отметки скрытников редки, но все же некоторые данные свидетельствуют об их широком распространении и в высокоширотной Арктике. На о-ве Врангеля (очень локально, в тундростепных сообществах) найден *Corticaria kabakovi* Saluk (Хрулёва, 2009), описанный из верховьев р. Ольдой (Амурская обл.). На Таймыре в низовьях Пясины мы обнаружили на южном разнотравном склоне *Enicmus dubius* Mnnh. В целом же, высокую Арктику гораздо активнее осваивают виды скрытников с космополитным распространением, склонные к синантропизму. Так, всесветный *Latridius minutus* известен из Гренландии и со Шпицбергена (Böcher, 1988; Coulson, Refseth, 2004). Особенно интересны неоднократные находки скрытников в полярных пустынях и северной полосе тундры — космополитных *Dienerella filum* Aubé на Северной Земле и Таймыре, *D. elegans* Aubé — на островах Эллеф-Рингнес и Диксон (Макарова и др., 2007; Chernov, Makarova, 2008).

По данным А.В. Соколова, на юге Ямала и Таймыра в антропогенных луговинах, в различных зоогенных субстратах (трупы, шкуры, гнезда) многочислен известный из многих районов Запа-

лярья *Stephostethus cinnamopterus* Mnnh., на юге Таймыра — *Enicmus histrio* Joy et Tomlin и *Latridius hirtus* Gyll. Более того, А.В. Соколов в южной тундре Таймыра, на побережье оз. Пясино, наблюдал массовый лёт и спаривание *S. cinnamopterus* на свалке пищевых отходов. Как видим, отрывочность данных о распространении этих жуков в Арктике оправдывает их название. В состав фауны Арктики входит явно значительно более 10 видов этого семейства, и показатели их биологического прогресса в тундровых ландшафтах могут быть весьма значительны. При столь широком распространении и заметном видовом разнообразии вполне возможно наличие в этом семействе арктических видов. Анализ причин успешного заселения высокоширотной Арктики, в том числе полярных пустынь, этими мелкими мицетофильными жуками может дать много важного для развития концепции полярного адаптогенеза.

Усачи, или дровосеки (Cerambycidae), регистрируются в пределах тундровой зоны в основном как “залётные” особи. Это, прежде всего, виды, связанные с хвойными: *Gnathacmaeops pratensis* (Laich.), реже — *Acmaeops septentrionis* Thoms., *A. smaragdulus* F. Из других родов отмечены *Aseum striatum* L., *Arhopalus foveicollis* (Hald.), *Judolia sexmaculata* L. Эти усачи широко распространены в северной полосе тайги, и их обитание в пределах тундровой зоны, по нашим данным, связано с наличием тех древесных пород, на которых они могут развиваться. По сути, все эти виды можно считать инвазийными элементами в фауне Арктики. Залётные экземпляры усачей могут встречаться вплоть до арктических тундр.

Единственный вид усачей, для которого можно предполагать постоянное обитание в тундровой зоне Евразии, — это полизональный европейско-сибирский *Brachyta interrogationis* L. Биология видов этого рода еще недостаточно изучена. Известно лишь, что личинки развиваются на корнях травянистых растений, предпочитая корни пиона (Черепанов, 1979). Этот вид обычен у границы леса, например в окрестностях Норильска и в Хиби́нах, и обнаруживается во многих пунктах в пределах южной тундры. Мы его находили под Воркутой. В коллекции ЗИНа есть экземпляры с Мурманского побережья и из других точек Кольского п-ова (где он весьма обычен), из Большеземельской тундры, с Полярного Урала. Относительная малочисленность и локальность находок в высоких широтах свидетельствуют о том, что этот вид лишь проникает в южные пределы тундровой зоны. Другие виды ризотрофных Cerambycidae в тундровой зоне пока не обнаружены.

Интересны причины столь ограниченного распространения ризотрофных усачей, как и златок, в высоких широтах. Среди арктических растений вполне достаточно видов с мясистыми корнями и корневищами, которыми питаются различ-

ные, в т.ч. весьма крупные ризофаги — листовертки, долгоносики, листоеды (Чернов, 1973, 1980). Таким образом, нет основания объяснять отсутствие в тундровой зоне усачей и златок трофическими факторами. Скорее, оно обусловлено особенностями общего адаптивного потенциала этих эволюционно весьма продвинутых семейств, в том числе пороговыми величинами количества тепла, необходимым для завершения жизненного цикла. Так, развитие *B. interrogationis*, в умеренном поясе продолжающееся два сезона (Черепанов, 1979), в тундровой зоне должно растягиваться на многие годы.

Семейство листоедов (Chrysomelidae) в высоких широтах утрачивает свойственные ему в тропическом, субтропическом и умеренном поясах ведущие позиции среди жесткокрылых по показателям разнообразия и ценотического значения. Тем не менее, состав арктической фауны этого семейства представляет большой интерес, как пример относительно успешного освоения тундровой среды прогрессивной группой фитофагов.

Со времени публикации первого обзора обитающих в Арктике представителей этого семейства (Чернов и др., 1993) накопились изменения в систематике листоедов (Bieńkowski, 1999, 2001, 2004, 2007), а также появились новые данные о видовом составе, распределении, особенностях жизненных циклов листоедов в тундровой зоне (Хрулёва, 1994; Khruleva, 1996, 2004; Богачёва, 1998; Богачёва, Ольшванг, 1998; Макарова и др., 2007). В пределах Арктики в широком смысле отмечено около 40 видов листоедов (Silfverberg, 1989; Чернов и др., 1993), что составляет ничтожную долю, около 0.08%, от мировой фауны семейства. Конкретные фауны листоедов в самой южной части тундровой зоны насчитывают до полутора десятков видов, более северные — обычно 5–7 видов.

Северный предел обитания листоедов находится на широте 79°35' с.ш. (Макарова и др., 2007), однако характер их распространения в различных секторах Арктики заметно различается. Для всей территории американской Высокой Арктики в сводке Дэнкса (Danks, 1981) не приводится ни одного вида. Не найдены они также и в Гренландии (Böcher, 1988), т.е. в регионах, подвергавшихся в позднем плейстоцене покровному оледенению. В Евразии они заселяют практически всю тундровую зону (табл. 4, 5), включая такие регионы, как Новая Земля, север Таймыра, Новосибирские о-ва и о-в Врангеля (Чернов и др., 1993), проникая даже на Северную Землю, в зону полярных пустынь (Макарова и др., 2007).

Ядро фаунистических комплексов листоедов Заполярья образуют представители подсемейства Chrysomelinae. Единичные виды из других подсемейств (Cryptocerphalinae, Galerucinae, Alticinae)

отмечаются в основном у южной границы тундры или в лесотундре. Таковы *Cryptocephalus hirtipennis* Fald., *Galerucella nymphaeae* L., *Altica bimarginata* Say (Danks, 1981; Чернов и др., 1993), которых можно лишь формально отнести к фауне Арктики, поскольку в этих ландшафтах может быть обнаружен любой широко распространенный в таёжной зоне вид. Почти все типичные арктические виды листоедов принадлежат к роду *Chrysolina* Motsch., а большинство из них относится к подроду *Arctolina* Kont. Ранее мы отмечали (Чернов и др., 1993), что самым широко распространенным и массовым в тундровых ландшафтах видом этого подрода можно считать *Ch. septentrionalis* (= *Ch. caurina* Brown). Однако ревизия подрода *Arctolina* Беньковским (Bieńkowski, 2004) показала, что распространение *Ch. septentrionalis* ограничено северной частью тундровой зоны и некоторыми районами гипоарктических высокогорий. Большинство же более южных находок в Арктике относится к близкому виду с арктобореальным распространением — *Ch. tundralis*. Хотя формально этот вид встречается в различных природных зонах — от севера типичных тундр до широколиственных лесов, основная часть его отметок приурочена к субарктическим районам северо-востока Европы, Урала и Западного Таймыра (Bieńkowski, 2004). По нашим данным, этот вид обычен даже у северной границы типичных тундр Таймыра, где населяет мезофитные луговые группировки на крутых береговых склонах. В некоторых точках Северо-Западного Таймыра (низовья рек Рогозинка и Ефремова) оба вида встречаются в одном ландшафте, однако *Ch. tundralis* — исключительно на луговинах, а *Ch. septentrionalis* — на переувлажненных участках. В связи с этим можно полагать, что значительная часть жуков с Таймыра, ранее определенных как *Ch. septentrionalis*, может в действительности относиться к *Ch. tundralis*.

До ревизии А.О. Беньковского в качестве вариаций одного вида (*Ch. subsulcata*) рассматривалась еще одна пара видов из подрода *Arctolina* — *Ch. subsulcata* и *Ch. magniceps* (Медведев, Коротяев, 1980; Медведев, Хрулёва, 1986; Чернов и др., 1993). Ареалы обоих этих видов в значительной степени перекрываются: *Ch. magniceps* (= *Ch. wollosowiczii* Jacobs.) отмечен в арктических прибрежных районах Берингии (от Новосибирских о-вов до Аляски), а *Ch. subsulcata* — от Северо-Западного Таймыра до Аляски. В арктических районах Сибири восточнее Енисея обитает еще один вид этого подрода — *Ch. bungei* (Bieńkowski, 2004). Эти три вида наиболее полно соответствуют категории эварктов: их распространение ограничено главным образом северной частью тундровой зоны, а максимальная численность достигается в арктических тундрах. На Новосибирских о-вах и севере о-ва Врангеля жуки этой группы относятся

Таблица 4. Виды листоедов и долгоносиков, встречающиеся на арктических островах (исключая о-в Врангеля)

Семейство, вид	Гренландия	Шпицберген	Новая Земля	Острова Печорского моря	Северная Земля	Новосибирские о-ва	О-ва Королевы Елизаветы
Chrysomelidae							
<i>Chrysolina (Arctolina) bungei</i> Jacobs.	—	—	—	—	—	+	—
<i>Ch. (A.) magniceps</i> Sahlb.	—	—	—	—	—	+	—
<i>Ch. (A.) septentrionalis</i> Mén.	—	—	+	+	+	—	—
<i>Ch. (A.) subsulcata</i> Mnnh.	—	—	—	—	+	+	—
<i>Ch. (Chalcoidea) marginata borealis</i> L. Medv.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Hydrothassa hannoverana</i> F.	—	—	+	+	—	—	—
<i>Phratora</i> sp.	—	+	—	—	—	—	—
<i>Phaedon concinnus</i> Steph.	—	—	—	+	—	—	—
Eirirhinidae							
<i>Notaris aethiops</i> F.	—	—	—	+	—	—	—
Curculionidae							
<i>Dorytomus imbecillus</i> Faust	+	—	—	—	—	—	—
<i>Isochnus angustifrons</i> West	—	+	—	—	—	—	—
<i>I. arcticus</i> Korot.	—	—	—	—	—	—	+
<i>I. flagellum</i> Erics.	—	+	—	+	—	—	—
<i>Bagous</i> sp.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Pelenomus quadrituberculatus</i> F.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Ceutorhynchus querceti</i> Gyll.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Hypera diversipunctata</i> Schrank	+	—	+	+	—	—	—
<i>H. ornata</i> Cap.	—	—	—	+	—	—	—
<i>Rutidosoma scobina</i> Schiødte	+	—	—	—	—	—	—
<i>Otiorhynchus arcticus</i> F.	+	—	—	—	—	—	—
<i>O. nodosus</i> F.	+	—	—	—	—	—	—
Всего видов	5	2	3	7	2	3	1

Источники: Økland, 1928; Danks, 1981; Böcher, 1988; Bieńkowski, 2004; Coulson, Refseth, 2004; Макарова, 2004; Макарова и др., 2007.

с числу наиболее массовых компонентов энтомоценозов, особенно многочислен в этих районах *Ch. magniceps*. Изучение жизненного цикла этого вида (Хрулёва, 1994) показало, что у него максимально выражена та форма адаптивной стратегии, которую мы отнесли к категории “пассивных”, или лабильных (низкая плодовитость, замедленный рост личинок и растянутое развитие с нефиксированными периодом окукливания и стадиями зимовки). Жизненный цикл занимает 4–6 лет и зависит от условий биотопа, теплообеспеченности, сроков схода снежного покрова. Адаптивная стратегия этого типа свойственна, очевидно, и другим арктическим видам подрода *Arctolina* (Чернов, 1978а).

В число настоящих арктических видов входит также *Ch. cavigera tolli* из близкого к *Arctolina* подрода *Pleurosticha* Motsch. (Bieńkowski, 1999, 2007). В нескольких наших предыдущих работах и во многих публикациях других авторов этот описанный Г.Г. Якобсоном вид фигурировал под названием *Ch. cavigera* Sahlb., которое считалось старшим синонимом. Беньковский (Bieńkowski, 1999) сначала установил самостоятельность этих видов, трактуя *Chrysolina tolli* как азиатский арктический вид, а *Ch. cavigera* — как берингийский (Чукотка, Аляска, Камчатка). Впоследствии (Bieńkowski, 2007) он придал этим таксонам подвидовой статус (*Ch. cavigera cavigera* и *Ch. cavigera tolli* соответственно). *Ch. c. tolli* широко распространен в зо-

Таблица 5. Виды семейства Chrysomelidae, встречающиеся в северной и южной частях отдельных секторов азиатской Арктики

Подсемейство, вид	Западная Сибирь		Средняя Сибирь		Северо-восток Азии	
	Южный Ямал	Северный Ямал	Юго-Западный Таймыр	Северо-Западный Таймыр	Тундровые районы Чукотки	О-в Врангеля
Donaciinae						
<i>Donacia sparganii</i> Ahr.	+	—	—	—	—	—
Cryptocephalinae						
<i>Cryptocephalus latimagro</i> L. Medv.	—	—	—	—	+	—
<i>Pachybrachis amurensis</i> L. Medv.	—	—	—	—	+	—
Chrysomelinae						
<i>Chrysolina (Allohypericia) arctica</i> L. Medv.	—	—	—	—	—	+
<i>Ch. (Arctolina) bungei</i> Jacobs.	—	—	—	+	+	+
<i>Ch. (A.) magniceps</i> Sahlb.	—	—	—	—	+	+
<i>Ch. (A.) septentrionalis</i> Mén.	—	+	—	+	+	+
<i>Ch. (A.) subsulcata</i> Mnnh.	—	+	—	+	+	+
<i>Ch. (A.) tundralis</i> Jacobs.	+	—	+	+	—	—
<i>Ch. (Chalcoidea) brunnicornis wrangeliani</i> Vor.	—	—	—	—	+	+
<i>Ch. (Ch.) instabilis</i> Mäkl.	+	+	—	—	+	—
<i>Ch. (Ch.) marginata</i> L.	+	—	+	—	—	—
<i>Ch. (Euchrysolina) graminis</i> L.	+	+	—	—	—	—
<i>Ch. (Pleurosticha) cavigera tolli</i> Jacobs.	—	+	+	+	+	+
<i>Ch. (s. str.) staphylaea</i> L.	+	—	—	—	—	—
<i>Plagiodera versicolorea</i> Laich.	—	—	—	—	+	—
<i>Chrysomela collaris collaris</i> L.	+	—	—	—	—	—
<i>Ch. c. hyperborea</i> L. Medv.	—	—	—	—	+	—
<i>Ch. lapponica</i> L.	+	—	—	—	—	—
<i>Ch. taimyrensis</i> L. Medv.	—	—	+	—	—	—
<i>Ch. wrangeliana</i> L. Medv.	—	—	—	—	—	+
<i>Gastrophysa viridula</i> DeG.	+	—	—	—	—	—
<i>Gonioctena affinis</i> Gyll.	—	—	—	—	+	—
<i>G. linnaeana bergrothi</i> Jacobs.	—	—	—	—	+	—
<i>G. pallida</i> L.	+	—	—	—	—	—
<i>G. viminalis</i> L.	+	—	—	—	—	—
<i>Cercyonops caraganae</i> Gebl.	+	—	—	—	—	—
<i>Phratora polaris</i> Schneid.	+	+	—	—	—	—
<i>Hydrothassa hannoverana</i> F.	+	+	+	+	+	+
<i>Phaedon concinnus</i> Steph.	—	—	+	—	+	—
Alticinae						
<i>Hippuriphila modeeri</i> L.	+	—	—	—	—	—
Всего видов	15	7	6	6	15	9

Источники: Чернов, 1973, 1978; Медведев, Коротяев, 1980; Матис, 1986; Марусик, 1993; Богачёва, Ольшванг, 1998; Зиновьев, Ольшванг, 2003; Vieřkowskí, 2004; Медведев, Хрулёва, 2011; наши неопубликованные данные по южному Таймыру.

нальных тундрах и встречается от Полярного Урала до Аляски; за пределами зональных тундр жуки были найдены лишь в горных тундрах плато Путорана и хребта Сунтар-Хаята (Хрулёва, 2005; Bieńkowski, 2007). На Таймыре его численность максимальна на границе типичных и арктических тундр (Чернов, 1978), тогда как в южных тундрах мы находили лишь единичных жуков этого вида. Как и арктические *Arctolina*, *Ch. cavigera tolli* имеет пластичный многолетний жизненный цикл, при котором длительность развития особи может меняться в зависимости от погодных условий сезона (Khruleva, 1996).

Арктические виды *Chrysolina* принадлежат к под родам, центр видового разнообразия которых находится в горных районах Центральной и Восточной Азии (Чернов и др., 1993; Bieńkowski, 2004, 2007). Вместе с тем, все они являются автохтонными элементами арктических фаун. Об этом свидетельствуют особенности их современного распространения. Рассмотренные выше арктические виды *Chrysolina* — пример широкой адаптивной радиации представителей одного рода в условиях высокоширотной Арктики. Максимум их видового разнообразия приходится на арктические тундры северо-востока Азии, где они часто встречаются совместно не только в пределах одного района, но нередко — и в одном местообитании (по 3–4 вида), что мы неоднократно наблюдали на о-ве Врангеля (Khruleva, 2004; Хрулёва, 2009).

Помимо них в составе современной арктической фауны листоедов имеются виды *Chrysolina* и с явно реликтовыми чертами распространения. Один из них — *Ch. (Allohypericia) arctica*, близкий к даурско-монгольскому *Ch. perforata* Gebl. (Медведев, Коротяев, 1980). В плейстоцене этот вид был широко распространен на севере Якутии (Киселев, 1981; Sher et al., 2006 и др.); в настоящее время он известен только с о-ва Врангеля. Сходно распространение арктического подвида *Ch. (Chalcoidea) brunnicornis vrangelianii* горностепного листоеда *Ch. brunnicornis* Wse. (Хрулёва, 2004), ранее относимого к подроду *Pezocrosita* Jacobs. (Воронова, 1982). Этот вид также входил в состав тундростепных плейстоценовых комплексов жесткокрылых северо-востока Азии. Из других представителей подрода *Chalcoidea* в луговых группировках южных тундр регулярно встречаются гипоарктический *Chrysolina instabilis* и преимущественно бореальный *Ch. marginata*. В подобных сообществах местами обычны также полизональные *Chrysolina* (s. str.) *staphylaea* и *Ch. (Euchrysolina) graminis* (Богачёва, Ольшванг, 1998).

Значительное число обитающих в Арктике видов *Chrysolina* трофически связаны со сложноцветными. К ним относятся *Ch. graminis*, *Ch. marginata*, *Ch. instabilis*, *Ch. arctica*, *Ch. brunnicornis vrangelianii* (Чернов и др., 1993; Богачёва, Ольшванг, 1998; Khruleva, 2004). По данным Богачё-

вой и Ольшванга (1998), популяции *Ch. marginata* на Полярном Урале развиваются на ивах, тогда как на Южном Таймыре личинки в садках питались на *Arnica iljinii* (Maguire) (наши данные). На сложноцветных (*Arnica iljinii*, *Saussurea* sp.) питается в южных тундрах и листоед *Ch. tundralis* (Bieńkowski, 2004). В Центральной Европе и на Урале этот вид отмечен, соответственно на растениях из семейств зонтичных (*Seseli libanotis* (L.) Koch) и норичниковых (*Lagotis uralensis* Schischk.) (Михайлов, 2008; Беньковский, 2009).

Все наиболее высокоширотные виды *Chrysolina* либо относятся к типичным политрофам, как *Ch. magniceps* (Хрулёва, 1994), либо связаны с другими семействами: *Ch. cavigera tolli* — с крестоцветными (Медведев, Коротяев, 1980; Чернов и др., 1993; Khruleva, 1996), *Ch. septentrionalis* — с гвоздичными и лютиковыми. Ранее (Чернов, 1973; Чернов и др., 1993) упоминалось, что на Таймыре *Ch. septentrionalis* является полифагом, предпочитающим лютиковые (*Ranunculus borealis* Trautv., *Delphinium middendorffii* Trautv.) и сложноцветные (*Arnica iljinii*). Однако, возможно, сведения о питании на арнике относятся к *Ch. tundralis*. Из других родов листоедов-гербифагов в тундрах Евразии весьма обычен питающийся на лютиковых *Hydrothassa hannoverana* (Чернов и др., 1993; Богачёва, Ольшванг, 1998). Судя по коллекционным материалам ЗИН, у этого полизонального вида наблюдается тенденция к широкому освоению тундровых ландшафтов, в том числе и арктических тундр.

Среди фитофагов тундровой зоны заметное место занимают виды, связанные с ивовыми (Downes, 1964; Чернов, 1973; Коротяев, 1977; Богачёва, Хрулёва, 2002 и др.). В их числе — очень интересный комплекс обитающих в тундровой зоне форм рода *Chrysomela* L., по-видимому, являющихся потомками транспалеарктического *Ch. collaris* L. (Чернов и др., 1993; Медведев, Хрулёва, 2011). С Таймыра и о-ва Врангеля описаны *Ch. taimyrensis* и *Ch. wrangeliana*, которые в разных публикациях рассматривались то как отдельные виды, то как подвиды описанного с Аляски и арктических территорий Канады *Ch. blaisdelli* Van Dyke (Медведев, Чернов, 1969; Медведев, 1973; Медведев, Дубешко, 1992; Медведев, Хрулёва, 2011 и др.). По ландшафтно-зональной приуроченности они близки к гемиарктам. В отличие от пластичных многолетних жизненных циклов арктических *Chrysolina*, в развитии арктических *Chrysomela* сохраняется характерный для всех видов этого рода однолетний цикл с зимовкой на стадии имаго и достаточно быстрым развитием личинок (Чернов, 1978а; Чернов и др., 1993; Медведев, Хрулёва, 2011). Из других представителей этой трофической группы наиболее далеко на север проникает *Phratora polaris*, который активно заселяет высокогорные ландшафты, а в районах При-

обского Севера весьма обычен вплоть до подзоны арктических тундр (Богачёва, Ольшванг, 1998; Рябицев, 1998).

В отличие от своеобразных группировок листоедов северной части тундровой зоны, состоящих в основном из специфических арктических видов, гипоарктические (в том числе южнотундровые) фауны листоедов можно рассматривать как обедненные дериваты бореальных фаун. Особенно активно в тундровые ландшафты проникают виды-дендрофаги, питающиеся на ивовых. Это преимущественно виды с бореомонтанном распространением из родов *Chrysomela* (*Ch. lapponica*, реже *Ch. collaris*), *Phratora* (*Ph. laticollis* Sffr., *Ph. vulgatissima* L.) и *Gonioctena* (*G. affinis*, *G. viminalis*, *G. pallida*). Многие из них входят в число характерных компонентов высокогорных комплексов жуков-дендрофагов Урала и Сибири (Михайлов, 2010). Большинство этих видов принадлежит к ранневесенней фенологической группе и способно завершать развитие за короткое время, что позволяет им успешно осваивать ландшафты Субарктики (Богачёва, 1998). В тундровую зону они активно проникают лишь в западном секторе Палеарктики. Восточнее Енисея их видовой состав заметно обедняется. Яркий пример этому — фауны листоедов южных тундр Ямала и Таймыра (табл. 5). В относительно мягком климате Западной Палеарктики гораздо чаще встречается и целый ряд “южных” листоедов-гербифагов (Богачёва, Ольшванг, 1998). Помимо Приобского Севера значительное число бореальных и полизональных элементов (как герби-, так и дендрофагов) — *Chrysolina staphylaea*, *Ch. graminis*, *Ch. fastuosa* Scop., *Linaeidea aenea* L., *Gastrophysa viridula*, *Gonioctena quinquepunctata* F., *Cercyonops caraganae* — найдено в южных тундрах дельты Печоры (Kolesnikova, 2000). На Таймыре, напротив, “южные” виды весьма ограниченно заходят даже в предтундровые редколесья (в наших сборах присутствовали *Chrysolina staphylaea*, *Gonioctena affinis*, *Phratora vulgatissima*), а собственно в тундрах их находки единичны. В связи с этим видовое богатство южнотундровых фаун листоедов Таймыра минимально по сравнению с другими регионами Сибири (табл. 5). В тундровых районах Чукотки “южные” элементы представлены достаточно разнообразно, однако их видовой состав существенно иной, чем на Южном Ямале. Напротив, фауны листоедов северной части тундровой зоны гораздо более сходны между собой и, несомненно, представляют единый фаунистический комплекс, ядро которого образуют арктические виды *Chrysolina*. Представители этого рода — один из немногих примеров широкой адаптивной радиации ряда близких таксонов в высокоширотной Арктике (особенно среди растительноядных насекомых). Очевидно, важнейшую роль в этом играет такая черта их биологии, как переход к

многолетнему пластичному жизненному циклу, позволяющему подстраивать развитие в условиях теплового пессимума под особенности как конкретных стадий, так и конкретного вегетационного сезона (Хрулёва, 1994; Khruleva, 1996, 2004).

Надсемейство Curculionoidea. Большой интерес представляет положение в арктической фауне группы жесткокрылых, которых еще совсем недавно рассматривали в качестве единого семейства долгоносиков, а теперь трактуют как надсемейство, включающее не менее 15 семейств. Этот интерес обусловлен тем, что долгоносикообразных жуков правомочно рассматривать как одну из наиболее продвинутых и специализированных филетических ветвей отряда. Более того, это одно из крупнейших надсемейств во всем животном мире — оно насчитывает около 70000 видов, что составляет почти пятую часть от всех описанных видов жесткокрылых (Bouchard et al., 2009). Вместе с листоедами долгоносикообразных жуков следует отнести к наиболее прогрессивным ветвям фитотрофного комплекса отряда. Видовое богатство Curculionoidea в арктической фауне примерно того же уровня, что и Chrysomelidae. В южных тундрах таксономическое разнообразие и численность долгоносиков несколько выше, однако в северной части тундровой зоны (особенно в арктических тундрах) они значительно уступают листоедам по численности и широте биотопического распределения (Чернов и др., 1993; Хрулёва, Коротяев, 1999). Долгоносики весьма бедно представлены и на большинстве арктических островов, за исключением о-ва Врангеля (табл. 4, 6).

Севернее границы леса зафиксировано около 80 видов, или около 0.5% от числа видов в Голарктике (15000) и 0.1% мировой фауны таксона. Видовое богатство и численность долгоносикообразных жуков в Заполярье снижаются очень резко. Так, если в средней части лесной полосы это надсемейство лидирует в колеоптерофауне, то уже в субарктических ландшафтах его видовое богатство в 3–4 раза меньше, чем в семействах жу-желиц и коротконадкрылых жуков. Это видно на примере видовых списков фаун таких хорошо изученных территорий, как Приобский Север (Зиновьев, Ольшванг, 2003) и Юкон (Anderson, 1997, 1997a). У южной границы тундры видовое разнообразие региональных фаун долгоносикообразных составляет всего 20–30 видов, конкретных фаун — 10–15 видов (Ольшванг, Богачёва, 1990). Для всей американской Арктики Дэнкс (Danks, 1981) приводит 14 видов долгоносиков. В северной части тундровой зоны регионально-секторные различия богатства фауны Curculionoidea еще более усиливаются. В то время как в большинстве районов Высокой Арктики отмечены единичные виды (табл. 4), на Таймыре и о-ве Врангеля конкретные фауны долгоносиков содержат по 5–

Таблица 6. Виды Curculionoidea, встречающиеся в северной и южной частях отдельных секторов азиатской Арктики

Семейство, подсемейство, вид	Западная Сибирь		Средняя Сибирь		Северо-восток Азии	
	Южный Ямал	Северный Ямал	Южный Таймыр	Северо-Западный Таймыр	Тундровые районы Чукотки	О-в Врангеля
Apionidae						
<i>Apion arcticum</i> Korot.	—	—	—	—	—	+
<i>Eutrichapion viciae</i> (Payk.)	—	—	+	—	—	—
<i>Mesotrichapion wrangelianum</i> Korot.	—	—	—	—	—	+
<i>Loborhynchapion amethystinum</i> Miller	—	—	—	—	+	—
<i>Hemitrichapion tschernovi</i> (T.-M.)	—	—	+	+	—	—
<i>H. tschegitunense</i> Legalov	—	—	—	—	+	—
<i>H. amguetae</i> Korot.	—	—	—	—	+	—
Erihinae						
<i>Grypus equiseti</i> F.	+	—	+	—	—	—
<i>G. mannerheimi</i> Faust	—	—	+	—	—	—
<i>Notaris aethiops</i> F.	+	—	—	—	—	—
<i>Tournotaris bimaculata</i> F.	+	—	+	—	+	—
<i>T. ochotica</i> Korot.	—	—	—	—	+	—
Curculionidae						
<u>Molytinae</u>						
<i>Hylobius piceus</i> DeG. (= <i>albosparsus</i> auct. non Boh.)	+	—	+	—	—	—
<i>Lepyrus canadensis</i> Casey	—	—	—	—	+	+
<i>L. gemellus</i> Kirby	—	—	—	—	+	—
<i>L. nordenskioldi</i> Faust	+	+	+	+	+	—
<i>L. volgensis</i> Faust (= <i>arcticus</i> Pk., nom. preocc.)	+	—	—	—	—	—
<u>Lixinae</u>						
<i>Coniocleonus astragali</i> T.-M. et Korot.	—	—	—	—	—	+
<i>C. cinerascens</i> Hochh.	—	—	—	—	+	—
<i>C. zherichini</i> T.-M. et Korot.	—	—	+	—	+	—
<u>Curculioninae</u>						
<i>Dorytomus imbecillus</i> Faust	+	—	+	—	+	—
<i>D. leucophyllus</i> Motsch.	—	—	—	—	+	—
<i>D. rufulus amplipennis</i> Tourn.	—	—	—	—	+	+
<i>Isochnus arcticus</i> Korot.	—	—	—	+	+	+
<i>I. flagellum</i> Erics.	+	—	+	—	+	—
<i>Tychius tectus</i> LeConte	—	—	—	—	+	—
<u>Hyperinae</u>						
<i>Hypera diversipunctata</i> Schrank	+	+	+	+	+	+
<i>H. ornata</i> Cap.	—	+	+	+	+	+
<i>H. rumicis</i> L.	—	—	—	—	+	—
<u>Ceutorhynchinae</u>						
<i>Ceutorhynchus barkalovi</i> Korot.	—	—	+	+	+	+
<i>C. querceti</i> Gyll.	—	—	+	—	+	—
<i>Coeliodinus nigratarsis</i> Hartm.	+	—	—	—	—	—
<i>Pelenomus quadrituberculatus</i> F.	—	—	+	—	—	—
<i>Prisistus olgae</i> Korot.	—	—	—	—	—	+
<u>Entiminae</u>						
<i>Chlorophanus sibiricus</i> Gyll.	+	—	—	—	—	—
<i>Dactylotus globosus</i> Gebl.	+	—	—	—	—	—
<i>D. tshuktsha</i> Lukjan.	—	—	—	—	+	—
<i>Lepidophorus lineaticollis</i> Kirby	—	—	—	—	+	—
<i>Otiiorhynchus nodosus</i> Muller	+	—	—	—	—	—
<i>Phyllobius fessus</i> Boh. (<i>Ph. urticae</i> : auctt., non DeG.; <i>Ph. pomaceus</i> : auctt., non Gyll.)	+	—	—	—	—	—
<i>Ph. virideaeris</i> Laich.	—	—	—	—	+	—
<i>Sitona borealis</i> Korot.	—	—	—	+	+	+
<i>Trichalophus maeklini</i> Faust	+	—	—	—	—	—
Всего видов	15	3	15	7	25	11

Источники: Чернов, 1973, 1978; Коротяев, 1980; Ольшванг, Богачёва, 1990; Хрулёва, Коротяев, 1999, 2012; Зиновьев, Ольшванг, 2003; наши неопубликованные данные по южному Таймыру.

6 и 8–10 видов соответственно (Хрулёва, Коротяев, 1999, 2012).

В тундровые ландшафты проникают виды из трех семейств. Несколькими видами представлено семейство **Apionidae**. Среди них к полизональным относится лишь *Eutrichapion viciae*, регулярно встречающийся в лесотундровых и спорадично – в южнотундровых ландшафтах. В западно- и среднесибирском секторах Арктики обитает *Hemitrichapion tschernovi tschernovi* Т.-М. – подвид арктоальпийского вида, весьма обычный на Таймыре, особенно в типичных тундрах. На крайнем северо-востоке Азии собраны пять видов апионид. Все они известны из единичных или очень немногих точек и могут рассматриваться как реликты плейстоценового тундростепного комплекса (Коротяев, 1976; Берман, 2001; Хрулёва, 2009). Из них *Hemitrichapion tschegitunense*, *H. amguemae* и *Loborhynchapion amethystinum* отмечены на континентальной Чукотке, еще два вида (*Mesotrichapion wrangelianum* и *Apion arcticum*) – на о-ве Врангеля.

Заметные компоненты субарктических фаун долгоносиков – виды семейства **Eirirhinidae**. Это одна из архаичных групп долгоносикообразных жуков, большинство представителей которой тяготеет к приводным биотомам (Жерихин, Егоров, 1990). В южнотундровых ландшафтах весьма обычны *Notaris aethiops*, *Tournotaris bimaculata* и *Grypus equiseti*. В северной части тундровой зоны виды этого семейства не отмечены.

Из самого большого семейства долгоносикообразных – **Curculionidae** – в Арктику проникают представители почти всех наиболее крупных подсемейств: Molytinae, Curculioninae, Hyperinae, Entiminae, Ceutorhynchinae. Всего в лесотундровых и тундровых ландшафтах обнаружены виды из примерно 30 родов долгоносиков, из них в собственно тундровой зоне – около 20 (табл. 6). Подобная таксономическая структура арктической фауны долгоносиков (ее можно назвать “диффузной”) резко отличается от таковой у листоедов с их ярко выраженным “канализованным” характером освоения арктической среды представителями одного подсемейства и преимущественно – одного рода.

Характерные компоненты гипоарктических фаун долгоносиков – виды-дендрофаги (роды *Hylobius* Germ. и *Lepyrus* Germ.) из подсемейства Molytinae, занимающего относительно низкий филогенетический уровень в данном семействе, а также один из наиболее примитивных родов подсемейства Curculioninae – *Dorytomus* Germ. (Жерихин, Егоров, 1990). Особенно разнообразно (не менее 4 видов в каждом) представлены питающиеся на ивах роды *Lepyrus* и *Dorytomus* (Коротяев, 1976, 1977; Danks, 1981; Ольшванг, Богачёва, 1990; Anderson, 1997a). Среди них, правда, лишь единичные виды, такие как *Dorytomus imbe-*

cillus и *Lepyrus nordenskioldi*, широко распространены в тундровой зоне. Из подсемейства Curculioninae севернее границы леса помимо *Dorytomus* обитают и виды некоторых других родов, также преимущественно связанные с ивовыми. По 2–3 вида насчитывают роды *Tachyerges* Schönh. и *Isochnus* Thoms.; в собственно тундровые ландшафты проникают в основном виды второго рода. В южных тундрах регулярно встречается *Isochnus flagellum*, в арктических тундрах Сибири, а также в Канадском Арктическом архипелаге весьма обычен *I. arcticus* – самый северный представитель фауны долгоносиков в Арктике.

К числу наиболее широко распространенных в тундровых ландшафтах долгоносиков относятся *Hypera diversipunctata* и *H. ornata* (подсемейство Hyperinae). Оба эти вида имеют обширные полизональные ареалы, но наибольшего обилия достигают севернее границы леса. Питающийся на бобовых *H. ornata* доходит до арктических тундр, но наибольшая численность этого вида отмечена в южных тундрах. Особенно далеко на север, вплоть до северных окраин арктических тундр, распространен развивающийся на гвоздичных *H. diversipunctata*. Возможно, активному проникновению видов этого рода в Арктику способствует наличие открыто живущей личинки, имеющей возможность “добирать” необходимое тепло за счет “поведения обогрева”, как это свойственно, например, личинкам листоедов в Субарктике (Богачёва, 1998).

Распространение большинства прочих Curculionidae в Арктике имеет отчетливо выраженную секторную дифференциацию. Очень наглядно она проявляется у короткохоботных долгоносиков (подсемейство Entiminae), представленных в основном политрофными, развивающимися в почве формами. Их разнообразие особенно велико на западе Палеарктики; они есть в Гренландии (Böcher, 1988), весьма существенно их участие и в фаунах Приобского Севера. Здесь встречаются виды родов *Otiiorhynchus* Germ., *Phyllobius* Germ., *Polydrusus* Germ., *Dactylotus* Schönh., *Chlorophanus* Germ., *Trichalophus* LeConte (Ольшванг, Богачёва, 1990). Многие из них отмечены в южных тундрах Ямала, но восточнее Енисея они в тундровой зоне не известны. Единственный представитель этого подсемейства в тундрах Средней Сибири – *Sitona borealis*. Этот вид известен также из тундр северо-востока Азии и, несомненно, принадлежит к арктическому комплексу. В западноберингийском секторе Арктики видовое разнообразие короткохоботных долгоносиков существенно выше (табл. 6), в составе фауны в том числе присутствует очень обычный в североамериканской Субарктике *Lepidophorus lineaticollis* (Anderson, 1997a).

Для восточносибирского и берингийского секторов Арктики характерны представители еще двух подсемейств Curculionidae – Ceutorhynchi-

нае (мелкие, развивающиеся в тканях растений виды) и Lixinae (триба Cleonini, включающая крупные виды с почвообитающей личинкой). Помимо “южных”, лишь относительно слабо проникающих в южнотундровые ландшафты видов (*Pelenomus quadrituberculatus*, *Ceutorhynchus querceti*), в состав арктической фауны скрытнохоботников входят два вида, характерные именно для северной части тундровой зоны, — *Ceutorhynchus barkalovi* и *Prisistus olgae*. Первый известен из различных точек Таймыра и крайнего северо-востока Азии, второй — с о-ва Врангеля. Оба эти вида имеют метаарктические дизъюнктивные ареалы и отчетливо выраженные связи с горностепными фаунами Южной Сибири (Хрулёва, Коротяев, 1999, 2012; Хрулёва, 2009). Дизъюнктивное распространение характерно и для большинства встречающихся в приполярных ландшафтах видов рода *Coniocleonus* Motsch. (Lixinae). Особенно разнообразно они представлены в Берингийском секторе, где помимо *Coniocleonus zherichini* встречаются также *C. astragali*, *C. ferrugineus* Fåhr. и *C. cinerascens*. Учитывая явно реликтовый характер современного распространения и биотопическую приуроченность (тяготение к сухим и теплым остепненным местообитаниям), их, видимо, можно отнести (как и большинство встречающихся в Арктике видов семейства Apionidae) к реликтам тундростепной биоты.

Несмотря на сравнительную бедность фауны долгоносиков средней полосы тундровой зоны, их виды с высокой регулярностью (и, как правило, в заметной численности) встречаются в различных районах. Это определяет достаточно высокое сходство таксономической структуры фаун типичных тундр различных регионов Сибири и Дальнего Востока, например Таймыра и о-ва Врангеля (Коротяев, 1976; Хрулёва, Коротяев, 1999, 2012). Характерная черта внутриландшафтного распределения долгоносиков в средней части тундровой зоны — связь подавляющего большинства видов с долинами рек и наиболее теплообеспеченными участками на склонах южной экспозиции, тогда как зональные сообщества заселены весьма слабо. Исключение составляет только один вид — *Isochnus arcticus*, наиболее высокоширотный представитель арктической фауны и, пожалуй, единственный зональный эндемик тундровой зоны, не найденный за ее пределами. Его экологический оптимум лежит в арктических тундрах, где он заселяет широкий спектр местообитаний, тогда как уже в типичных тундрах его активность заметно снижается.

При анализе особенностей распределения долгоносиков на зональном градиенте очень заметны различия между гипоарктическими и арктическими фаунами. Ядро гипоарктических (в том числе южнотундровых) фаун составляют широко распространенные бореальные и полизо-

нальные виды; видов с преимущественно гипоарктическим распространением (наиболее яркий представитель — *Lepyryrus nordenskioldi*) сравнительно немного. Большинство из них нерегулярно и с низкой численностью заселяет даже наиболее благоприятные местообитания, что приводит к существенным различиям в видовом составе конкретных (Ольшванг, Богачёва, 1990) и региональных фаун. Это, например, можно видеть при сравнении состава фаун южных тундр Ямала, Таймыра и Чукотки (табл. 6). Правда, набор родов, составляющих основу гипоарктических фаун, остается достаточно сходным как в различных районах Северной Азии, так и в Европе (Holmström, 1972) и в Канаде (Anderson, 1997a); это — *Grypus* Germ., *Tournotaris* Al.-Zar. et Lyal, *Lepyryrus*, *Dorytomus*, *Hypera* Libr. Общая черта всех гипоарктических фаун — разнообразие видов-дендробионтов, связанных в первую очередь с ивовыми, в меньшей степени — с березовыми и хвойными. Эта особенность трофического состава также проявляется в фаунах различных регионов и, кроме долгоносиков, характерна для других групп растительноядных насекомых. В гипоарктических фаунах долгоносиков заметную роль играют таксоны относительно низкого филогенетического уровня (Eirihinidae, Molytinae, род *Dorytomus* в подсемействе Curculioninae). Многие из них относятся к числу достаточно влаголюбивых видов, тяготеющих к околоводным местообитаниям. Все это хорошо вписывается в таксономическую и экологическую структуру тундровой фауны в целом (Чернов, 1978, 1984, 2002 и др.).

Совершенно иные черты характерны для арктических фаун долгоносиков. В большинстве регионов Арктики (европейском, западносибирском и канадско-гренландском секторах) на севере тундровой зоны остаются единичные виды. Между тем в тундрах Сибири восточнее Енисея процесс “выпадения” видов к северу в значительной мере компенсируется добавлением таксонов, в южных тундрах не встречающихся. В этом плане очень показательны изменения состава фаун на зональном градиенте Таймыра (табл. 6). Несмотря на сравнительно небольшое число видов (около 10), заселяющих северную часть тундровой зоны Сибири, их состав имеет заметное таксономическое и экологическое своеобразие. Среди них больше, чем в любой другой группе жесткокрылых, видов степного происхождения. В основном это долгоносики, связанные с бобовыми (виды из родов *Hemitrichapion* Voss, *Mesotrichapion* Guög., *Hypera*, *Sitona* Ger., *Coniocleonus*), а также некоторые другие виды-гербифаги (из родов *Ceutorhynchus* Ger., *Prisistus* Reitt.), имеющие родственные связи в аридных горных ландшафтах Южной Сибири (Коротяев, 1980, 2012; Хрулёва, Коротяев, 1999, 2012; Легалов, Дудко, 2006). Характерная черта их биотопического распределения — связь с

сухими и наиболее теплообеспеченными стациями и тяготение к районам с континентальным климатом. В настоящее время криоксерофильные виды долгоносиков наиболее разнообразно представлены на северо-востоке Азии, особенно на Западной Чукотке и о-ве Врангеля (Хрулёва, Коротяев, 1999, 2012; Хрулёва, 2007, 2009). Еще одним местом высокой концентрации видов с реликтовым распространением (например, у *Hemitrichapion tschernovi*) являются районы Северо-Западного и Центрального Таймыра (бассейны рек Ефремова, Рагозинка, Тарей).

В Арктике обитают представители 24 из 176 семейств жесткокрылых. Среди них 5 семейств явно опережают остальные как по видовому разнообразию, так и по другим признакам адаптивного успеха в тундровых ландшафтах. Это — жужелицы (Carabidae), коротконадкрылые жуки (Staphylinidae), плавунцы (Dytiscidae), листоеды (Chrysomelidae) и жуки-долгоносики (Curculionidae). Во второй части статьи будут проанализированы некоторые общие особенности таксономической структуры и экологического состава арктических Coleoptera, обсуждены северные пределы распространения отдельных семейств и характер распределения по секторам Арктики, показана роль некоторых морфо-адаптивных характеристик (лётные качества, тип питания, гидрофилия и пр.) в процессах формирования высокоширотной фауны этого крупнейшего отряда насекомых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны коллегам — Т.Р. Андреевой, А.О. Беньковскому, Д.И. Берману, М.Ю. Гильденкову, А.А. Гусакову, В.И. Гусарову, В.Г. Долину, Р.Ю. Дудко, П.К. Еремину, В.К. Зинченко, С.В. Казанцеву, Б.А. Коротяеву, Д. Ларсону (D.J. Larson, Memorial University of Newfoundland, Канада), Г.Ю. Любарскому, К.В. Макарову, Л.Н. Медведеву, Е.Э. Перковскому, П.Н. Петрову, А.Б. Рывкину, А.С. Рябухину, С.В. Салуку, В.Б. Семенову, А.В. Соколову, А.Л. Тихомировой, Л. Церхе (L. Zerche, Institut für Pflanzenschutzforschung, Kleinmachnow, Германия) и С.Э. Чернышёву за сборы жуков, определения и/или консультации. Постоянную помощь в работе с литературой оказывали Й. Бёхер (J. Böcher, Зоологический музей университета Копенгагена), Х.В. Дэнкс (H.V. Danks, Biological Survey of Canada), А.А. Колесникова, С.А. Кузьмина, А.Г. Татаринцев. Особую признательность выражаем Б.А. Коротяеву и К.В. Макарову за огромный труд по редактированию окончательного варианта рукописи.

На протяжении ряда лет работа над статьей российских авторов была поддержана РФФИ, Программами Президиума РАН “Биологическое разнообразие”, “Живая природа”, “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева Т.Р., Еремин П.К., 1989. Эколого-фаунистический обзор жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Южного Ямала // Экологические группировки жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск. С. 3–17.
- Андреева Т.Р., Петров П.Н., 2004. Водные жесткокрылые подотряда Adepnaga (Coleoptera) Южного Ямала и Полярного Урала // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 109. Вып. 3. С. 9–21.
- Беньковский А.О., 2009. Морфология личинок и систематическое положение жуков-листоедов *Chrysolina tundralis* и *Chrysolina roddi* (Coleoptera, Chrysomelidae, Chrysomelinae) // Зоологический журнал. Т. 88. № 11. С. 1355–1364.
- Берман Д.И., 1986. Фауна и население беспозвоночных животных тундростепных группировок острова Врангеля // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 148–160. — 1992. Экология жука-пилюльщика *Morychus viridis* (Byrrhidae, Coleoptera) и реконструкция плейстоценовых ландшафтов на Северо-Востоке СССР // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып. 1–2. Владивосток: ДВО РАН. С. 30–63.
- Берман Д.И., Алфимов А.В., Коротяев Б.А., 2002. Ксерофильные членистоногие в тундростепях урочища Утесики (Чукотка) // Зоологический журнал. Т. 81. № 4. С. 444–450.
- Богачева И.А., 1998. Адаптивные особенности жизненных циклов листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) в южной Субарктике // Успехи современной биологии. Т. 118. Вып. 4. С. 483–489.
- Богачева И.А., Ольшванг В.Н., 1998. Листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Приобского Севера // Энтомологическое обозрение. Т. 77. Вып. 4. С. 775–786.
- Богачева И.А., Хрулёва О.А., 2002. Листоед *Chrysolina collaris*: адаптации к существованию в горах и Заполярье // Зоологический журнал. Т. 81. № 6. С. 678–685.
- Бухало С.П., Сергеева Е.В., Семёнов В.Б., 2012. Фауна жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) центральной части южной тайги Западной Сибири // Евразийский энтомологический журнал. Т. 11. Вып. 4. С. 343–353.
- Веселова Е.М., Рывкин А.Б., 1991. К фауне и экологии стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Приенисейской тайги // Биологические ресурсы и биоценозы Енисейской тайги. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 178–199.
- Воронова Н.В., 1982. Ревизия видов *Chrysolina* группы *Chrysolina rufilabris* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологические исследования в МНР. М.: Наука. С. 119–129.

- Галахов П.Н., 1958. Вредная энтомофауна овощных культур на Крайнем Севере // Вестник сельскохозяйственной науки. № 12. С. 150–151.
- Городков Б.Н., 1935. Растительность тундровой зоны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 142 с.
- Григорьев А.А., 1956. Субарктика. М.: Географгиз. 358 с.
- Гурьева Е.Л., 1979. Жуки-шелкуны (Elateridae). Подсемейство Elaterinae // Фауна СССР. Т. 12. Вып. 4. Жесткокрылые. Л.: Наука. 451 с. – 1989. Жуки-шелкуны (Elateridae). Подсемейство Athoinae. Триба Stenicerini // Фауна СССР. Т. 12. Вып. 3. Жесткокрылые. Л.: Наука. 256 с. – 1989а. Семейство Elateridae – Шелкуны // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Л.: Наука. С. 489–534.
- Долин В.Г., 1978. Определитель личинок жуков-шелкунов фауны СССР. Киев: Урожай. 126 с. – 1982. Жуки-ковалики. Агрипнини, Негастрини, Димини, Атоини, Естодини // Фауна Украины. Т. 19. Жуки. Вып. 3. Киев: Наукова думка. 285 с. – 1985. Новый вид жуков-шелкунов из тундры Сибири // Энтомологическое обозрение. Т. 64. № 1. С. 144–145. – 1988. Жуки-шелкуны. Кардиофорини и Элатерины // Фауна Украины. Т. 19. Жуки. Вып. 4. Киев: Наукова думка. 204 с.
- Долин В.Г., Бессолицына Е.П., 1990. Новые виды жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae, Negastriinae) с Дальнего Востока // Вестник зоологии. № 6. С. 23–27.
- Дядечко Н.П., 1954. Кокциnellиды Украинской ССР. Киев: Изд-во АН УССР. 157 с.
- Еремин П.К., 1990. Фауна и экология жужелиц // Тезисы докладов III Всесоюзного карабидологического совещания. Кишинев, октябрь 1990. Кишинев. С. 17–18.
- Ермаков А.И., 2003. Фауна жесткокрылых (Insecta, Coleoptera) заповедника “Денежкин Камень” // Труды государственного заповедника “Денежкин Камень”. Вып. 2. Екатеринбург: Академкнига. С. 79–93.
- Есюнин С.Л., Козьминых В.О., 2000. Тренды разнообразия жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) на Урале // Зоологический журнал Т. 79. № 2. С. 171–179.
- Жерихин В.В., Егоров А.Б., 1990. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Дальнего Востока СССР (обзор подсемейств с описанием новых таксонов). Владивосток: БПИ ДВО АН СССР. 164 с.
- Зайцев Ф.А., 1953. К фауне водных жесткокрылых Полярного Урала и Карской тундры // Энтомологическое обозрение. Т. 33. С. 226–232. – 1953а. Плавуничные и вертячки // Фауна СССР. Новая серия. Насекомые жесткокрылые. Т. 4. № 58. М.-Л.: Наука. 377 с.
- Зиновьев Е.В., Ольшванг В.Н., 2003. Жуки севера Западно-Сибирской равнины, Приполярного и Полярного Урала // Научный Вестник. Вып. 3. Ч. 2. Биологические ресурсы Полярного Урала. С. 37–60.
- Зинченко В.К., 2012. Жесткокрылые семейства Coloniidae (Coleoptera) Сибири и Дальнего Востока России // Евразийский энтомологический журнал. Т. 11. Вып. 4. С. 356–358.
- Исаченко А.Г., 1985. Ландшафты СССР. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та. 320 с.
- Калесник С.В., 1970. Общие географические закономерности Земли. М.: Мысль. 283 с.
- Киселев С.В., 1981. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. М.: Наука. 116 с. – 1995. Природная среда Северной Евразии в плейстоцене и голоцене (по результатам исследования жесткокрылых насекомых). Автореф. дис. ... докт. геолого.-минер. наук. М.: МГУ. 59 с.
- Колесникова А.А., 2002. Жуки-стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) Европейского Северо-Востока России. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 20 с.
- Колесникова А.А., Конакова Т.Н., 2010. Герпетобинтные жесткокрылые (Carabidae, Staphylinidae) Приполярного Урала // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. Материалы II международной конференции. 20–24 сентября 2010. Горно-Алтайск: РИО ГАГУ. С. 49–52.
- Колесникова А.А., Ужакина О.А., 2005. О фауне и биотопическом распределении жужелиц (Carabidae) и стафилинид (Staphylinidae) Ненецкого автономного округа // Биоразнообразие наземных и водных экосистем охраняемых территорий Малоземельской тундры и прилегающих районов (Труды Коми научного центра УрО РАН). Сыктывкар. С. 62–76.
- Коробейников Ю.И., Есюнин С.Л., 1984. О биологии и экологии лапландского мертвоеда (*Thanatophilus lapponicus*) // Зоологический журнал. Т. 63. Вып. 11. С. 1740–1743.
- Коротяев Б.А., 1976. Особенности фауны жуков-долгоносиков азиатской Субарктики // Проблемы зоологии. Л.: Наука. С. 48–50. – 1977. Эколого-фаунистический обзор жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Северо-Востока СССР // Энтомологическое обозрение. Т. 56. Вып. 1. С. 60–70. – 1980. Материалы по фауне жуков-долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Северо-Востока СССР // Исследования по энтомофауне Северо-Востока СССР. Владивосток. С. 23–50. – 2012. Жуки-долгоносики подсемейства Ceutorhynchinae (Coleoptera, Curculionidae) фауны России и сопредельных стран: систематика, морфология, образ жизни, распространение // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб: Зоологический ин-т РАН. 47 с.
- Коротяев Б.А., Кузьмина С.А., Гордон Р.Д., 2004. О распространении коровки *Coccinella fulgida* Brown (Coleoptera, Coccinellidae) на северо-востоке Азии // Энтомологическое обозрение. Т. 83. Вып. 2. С. 363–368.
- Крыжановский О.Л., 1983. Жуки подотряда Aderphaga // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 1. Вып. 2. Л.: Наука. 341 с.
- Кузнецов В.Н., 1992. Сем. Coccinellidae – божьи коровки // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. СПб: Наука. С. 333–376. – 2006. Фауна и распределение кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) на Дальнем Востоке России // Труды Русского энтомологического общества. Т. 77. СПб. С. 192–199.

- Кузьмина С.А., 2001. Четвертичные насекомые приморских низменностей Якутии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: ПИН РАН. 24 с.
- Кузьмина С.А., Перковский Е.Э., 2002. Среда обитания *Cholevinus sibiricus* (Jeannel) (Coleoptera: Leiodidae) в плейстоцене // Известия Харьковского энтомологического общества. Т. 9. Вып. 1-2. С. 237–240.
- Лафер Г.Ш., 1989. Сем. Haliplidae – плавунчики // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Л.: Наука. С. 222–227. – 1989а. Сем. Dytiscidae – плавунцы // Там же. С. 229–253. – 1989б. Сем. Vyrhidae – пилюльщики, приутайки // Там же. С. 454–463.
- Легалов А.А., Дудко Р.Ю., 2006. Бескрылые жуки подсемейства Arioninae (Coleoptera, Brentidae) Алтае-Саянской горной системы: особенности распространения и местообитаний // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 20–24 сентября 2006 г. Новосибирск. С. 96–97.
- 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.
- Любарский Г.Ю., 1992. Семейство Cryptophagidae – скрытноеды // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 2. СПб: Наука. С. 245–274.
- Макаров К.В., Крыжановский О.Л., Белоусов И.А., Замотайлов А.С., Кабак И.И. и др., 2013. Систематический список жужелиц (Carabidae) России [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/car_rus.htm. Дата обновления: 27.09.2013.
- Макарова О.Л., 2004. Видовое разнообразие беспозвоночных животных острова Долгий // Мониторинг состояния наземных экосистем заповедника “Ненецкий” на островах Баренцева моря. Летопись природы заповедника “Ненецкий” за 2004 г. Нарьян-Мар. С. 38–46.
- Макарова О.Л., Беньковский А.О., Булавинцев В.И., Соколов А.В., 2007. Жуки (Coleoptera) в полярных пустынях Северной Земли // Зоологический журнал. Т. 86. № 11. С. 1303–1314.
- Макарова О.Л., Макаров К.В., Берман Д.И., 2013. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) высокогорий Ольского плато, Колымское нагорье // Зоологический журнал. Т. 92. № 8. С. 927–934.
- Марусик Ю.М., 1993. Наземные беспозвоночные // Экология бассейна реки Амгуэмы, Чукотка. Ч. 1. Владивосток: Дальнаука. С. 164–185.
- Матис Э.Г., 1980. Обзор фауны шелкунов Coleoptera, Elateridae) Северо-Востока СССР // Исследования по энтомофауне Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3–22. – 1986. Насекомые Азиатской Берингии (принципы и опыт эколого-геосистемного изучения). М.: Наука. 312 с.
- Медведев А.А., 2005. Жуки-шелкуны (Coleoptera, Elateridae) // Фауна европейского Северо-Востока России. Т. 8. Ч. 1. СПб: Наука. 174 с.
- Медведев Л.Н., 1973. Новые жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) Палеарктики // Энтомологическое обозрение. Т. 52. Вып. 4. С. 876–886.
- Медведев Л.Н., Дубеико Л.Н., 1992. Определитель листоедов Сибири. Иркутск: Иркутский государственный ун-т. 220 с.
- Медведев Л.Н., Коротяев Б.А., 1980. Очерки по фауне листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) арктической Азии и Камчатки // Исследования по фауне Северо-Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 77–95.
- Медведев Л.Н., Хрулёва О.А., 1986. Листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) острова Врангеля // Животный мир острова Врангеля. Владивосток. С. 135–145. – 2011. К познанию арктических форм рода *Chrysomela* L. (Coleoptera, Chrysomelidae) // Энтомологическое обозрение. Т. 90. Вып. 3. С. 570–591.
- Медведев Л.Н., Чернов Ю.И., 1969. Новый вид листоедов рода *Chrysomela* – важный компонент биоценозов Таймыра // Зоологический журнал. Т. 48. Вып. 4. С. 532–537.
- Михайлов Ю.Е., 2008. К познанию жуков-листоедов подрода *Arctolina* рода *Chrysolina* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоологический журнал. Т. 87. № 10. С. 1211–1219. – 2010. Специфика горных фаун филофагов на примере жуков-листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) Урала и гор Южной Сибири. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., Московский государственный ун-т леса. 42 с.
- Назаров В.И., 1984. Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеоэнтомологическим данным. М.: Наука. 96 с.
- Ольшванг В.Н., 1980. Насекомые Полярного Урала и Приобской лесотундры // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР. С. 3–37. – 1992. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: Наука. 104 с.
- Ольшванг В.Н., Богачева И.А., 1990. Жуки-долгоносики (Coleoptera, Curculionidae) Приобского Севера // Энтомологическое обозрение. Т. 69. Вып. 2. С. 332–341.
- Пенев Л., 1989. Фауна и зональное распределение жуков-шелкунов (Coleoptera, Elateridae) Русской равнины // Зоологический журнал. Т. 68. Вып. 2. С. 193–205.
- Перковский Е.Э., 1999. Виды рода *Cholevinus* (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae) с севера Восточной Сибири и Чукотки // Вестник зоологии. Т. 33. № 2. С. 66.
- Перковский Е.Э., Кузьмина С.А., 2001. Холевины рода *Cholevinus* (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae) Северо-Востока Азии с плейстоцена доныне // Вестник зоологии. Т. 35. № 3. С. 31–38.
- Петров П.Н., 2004. Водные жесткокрылые подотряда Aderphaga (Coleoptera) Урала и Западной Сибири. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М: МГУ. 21 с. – 2004а. Водные жесткокрылые подотряда Aderphaga Урала и Западной Сибири // Фауна, вопросы экологии, морфологии и эволюции амфибиотических

- и водных насекомых России. Воронеж: Воронежский государственный ун-т. С. 126–132.
- Поляк В.В., Дядичко В.Г., Трач В.А., 2007. Эколого-фаунистический обзор божьих коровок (Coleoptera, Coccinellidae) юго-западной Украины // Известия Харьковского энтомологического общества. Т. 14. Вып. 1-2. С. 47–56.
- Пономаренко А.Г., Жерихин В.В., 1980. Отряд Scarabaeida. Жесткокрылообразные // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука. С. 76–84.
- Пузаченко Ю.Г., 1967. Распределение проволочников в основных местообитаниях лесного и субальпийского поясов Хибинского горного массива // Зоологический журнал. Т. 46. Вып. 7. С. 1107–1109.
- 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. P. 77–86.
- Рыбалов Л.Б., Воробьева И.Г., 2002. Население почвенных беспозвоночных в таежных экосистемах среднего течения реки Енисей // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М.: Россельхозакадемия. С. 8–42.
- Рябицев А.В., 1998. Население и экология жулици на севере Ямала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРЖ УрО РАН. 20 с.
- Рябухин А.С., 1990. Обзор фауны жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) северо-востока СССР // Успехи энтомологии в СССР: Жесткокрылые насекомые. Материалы X съезда ВЭО, 11–15 сентября 1989. Л. С. 124–125. – 1991. К познанию стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Северо-Востока СССР. 1. Род *Olophrum* Erichson // Энтомологические исследования на Северо-Востоке СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. Ч. 2. С. 11–25. – 2002. Фауна и биотопическое распределение стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) лесов Магаданской области // Евразийский энтомологический журнал. Т. 1. Вып. 2. С. 197–200.
- Соколов А.В., 2002. Биотопическое распределение коротконадкрылых жуков (Coleoptera, Staphylinidae) Таймыра // Материалы XII съезда Русского энтомологического общества. СПб, 19–24 августа 2002 г. СПб: Зоологический ин-т РАН. С. 326. – 2003. Фауна коротконадкрылых жуков (Coleoptera, Staphylinidae) южной тундры Западного Таймыра // Зоологический журнал. Т. 82. № 10. С. 1271–1275.
- Стебаев И.В., 1959. Почвенные беспозвоночные Салехардских тундр и изменение их группировок под влиянием земледелия // Зоологический журнал. Т. 38. Вып. 10. С. 1559–1572.
- Стриганова Б.Р., 1973. Почвенная фауна северного побережья Кольского полуострова // Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука. С. 75–83.
- Тихомирова А.Л., 1973. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид. М.: Наука. 191 с.
- Тюмасева З.И., 1987. Эколого-биологическая характеристика некоторых видов кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) Южного Урала // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск: Изд-во УрГУ. С. 57–67.
- Хрулёва О.А., 1987. Беспозвоночные животные // Флора и фауна заповедников СССР. Фауна заповедника “Остров Врангеля”. М.: ВИНТИ. С. 6–36. – 1989. Эколого-фаунистический обзор энтомофауны острова Врангеля // Растительный и животный мир заповедных островов. М.: Главное управление охотничьего хозяйства РСФСР. С. 117–130. – 1991. Пространственные аспекты населения беспозвоночных животных острова Врангеля // Популяции и сообщества животных острова Врангеля. М.: ГК РСФСР по охране природы. С. 161–179. – 1994. Жизненный цикл листоеда *Chrysolina subsulcata* (Coleoptera, Chrysomelidae) на острове Врангеля // Зоологический журнал. Т. 73. Вып. 3. С. 29–38. – 1999. Герпетобионтные членистоногие (жуки и пауки) северо-западного Таймыра // Проблемы почвенной зоологии (Материалы II (XII) всероссийского Совещания по почвенной зоологии). М.: КМК. С. 135–136. – 2005. Распределение арктических видов жесткокрылых (Coleoptera) в высокогорьях хребта Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Труды Международной конференции “Горные экосистемы и их компоненты”. Нальчик, 4–9 сентября 2005 г. Нальчик: Ин-т экологии горных территорий, Кабардино-Балкарского НЦ РАН. С. 148–152. – 2007. Своеобразие фауны наземных членистоногих острова Врангеля как отражение особенностей его природной среды // Природа острова Врангеля: современные исследования. СПб: Астерион. С. 136–175. – 2009. Группировки членистоногих острова Врангеля в контексте особенностей современных и плейстоценовых тундростепных энтомофаун северо-востока Азии // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Москва-София: КМК-PENSOFT. С. 124–167. – 2010. Группировки насекомых (Hemiptera, Heteroptera, Coleoptera) степных местообитаний высокогорий хребта Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Энтомологические исследования в Северной Азии. Материалы VIII Межрегионального совещания энтомологов Сибири и Дальнего Востока с участием зарубежных ученых. Новосибирск, 4–7 октября 2010 г. Новосибирск: Товарищество научных изданий КМК. С. 211–213.
- Хрулёва О.А., Коротяев Б.А., 1999. Жуки-долгоносики (Coleoptera: Arionidae, Curculionidae) острова Врангеля // Энтомологическое обозрение. Т. 78. Вып. 3. С. 648–670. – 2012. Долгоносикообразные жуки (Coleoptera, Curculionidae) тундровых ландшафтов Западной Чукотки // Евразийский энтомологический журнал. Т. 11. Приложение 1. С. 98–112.
- Черепанов А.И. 1957. Жуки-шелкуны Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 380 с. – 1965. Проволочники Западной Сибири. Определитель. М.: Наука. 190 с. – 1979. Усачи Северной Азии (Prioninae – Aseminae). Новосибирск: Наука. 471 с.
- Чернов Ю.И., 1966. Краткий очерк животного населения тундровой зоны // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука. С. 52–91. – 1973. Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Таймыра // Биогеноценозы таймырской тундры и их продук-

- тивность. Т. 2. Л.: Наука. С. 166–179. – 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. 164 с. – 1978а. Приспособительные особенности жизненных циклов насекомых тундровой зоны // Журнал общей биологии. Т. 39. Вып. 3. С. 394–402. – 1980. Жизнь тундры. М.: Мысль. 236 с. – 1984. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука. С. 154–174. – 1989. Тепловые условия и биота Арктики // Экология. Вып. 2. С. 49–57. – 1992. Кто больше в тундре – хищников или фитофагов? // Ценолитические взаимодействия в тундровых экосистемах. М.: Наука. С. 111–127. – 1995. Отряд двукрылых (Insecta, Diptera) в арктической фауне // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 5. С. 68–83. – 2002. Биота Арктики: таксономическое разнообразие // Там же. Т. 81. № 12. С. 1411–1431. – 2004. Животный мир полярной пустыни на плато острова Девон (Канадский Арктический архипелаг) // Там же. Т. 83. № 5. С. 604–614. – 2008. Экологическая целостность надвидовых таксонов и биота Арктики // Там же. Т. 87. № 10. С. 1155–1167.
- 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 // Там же. Т. 80. № 3. С. 285–293.
- Чернов Ю.И., Матвеева Н.В., 2002. Ландшафтно-зональное распределение видов арктической биоты // Успехи современной биологии. Т. 122. Вып. 1. С. 26–45.
- Чернов Ю.И., Медведев Л.Н., Хрулёва О.А., 1993. Жуки-листоеды (Coleoptera, Chrysomelidae) в Арктике // Зоологический журнал. Т. 72. Вып. 9. С. 78–92.
- Чернов Ю.И., Пенев Л.Д., 1993. Биологическое разнообразие и климат // Успехи современной биологии. Т. 113. Вып. 5. С. 515–531.
- Чернышёв С.Э., 2002. Обзор жуков-пилюльщиков (Coleoptera, Vyrhidae) фауны России и сопредельных стран. Подсемейство Suncalyptrinae // Евразийский энтомологический журнал. Т. 1. Вып. 1. С. 71–82. – 2006. Обзор фауны жуков-пилюльщиков (Coleoptera, Vyrhidae) России и сопредельных территорий. Таксономический состав // Труды Русского энтомологического общества. СПб. Т. 77. С. 287–293. – 2012. Обзор фауны жуков-пилюльщиков (Coleoptera, Vyrhidae) Северной Азии // Евразийский энтомологический журнал. Т. 11. Вып. 5. С. 437–447. – 2012а. Обзор фауны жуков-малашек (Coleoptera, Malachiidae) Северной Азии // Евразийский энтомологический журнал. Т. 11. Вып. 6. С. 575–587.
- Шатровский А.Г., 1989. Сем. Hydrophilidae – водолюбы // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Жесткокрылые, или жуки. Часть 1. Л.: Наука. С. 264–293.
- Шиленков В. Г., 1996. Жужелицы рода *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) Южной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутского ун-та. 80 с. – 2010. Редкие жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Байкальского региона и принципы охраны насекомых // Известия Иркутского государственного ун-та. Сер. Биология. Экология. Т. 3. № 1. С. 37–41.
- Юрцев Б.А., 1994. Анализ распределения сообществ на хионо-геоботаническом профиле южного склона горы Тундростепной // Арктические тундры острова Врангеля. СПб: БИН РАН. С. 136–167.
- Юфев Г.И., Козьминых В.О., 1999. Жесткокрылые подсемейства Coloninae Horn, 1880 (Coleoptera, Leiodidae) таежной зоны Урала и севера Среднего Поволжья // Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере. Тезисы докладов Международной конференции. Сыктывкар, 15–17 сентября 1999 г. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН. С. 221–222.
- Якобсон Г.Г., 1898. Зоологические исследования на Новой Земле. Насекомые Новой Земли // Записки Императорской Академии наук. Серия 8. № 1. С. 171–244. – 1905–1915. Жуки России и Западной Европы. Руководство к определению жуков Г.Г. Якобсона. СПб. Издание А.Ф. Девриена. [1905. Вып. I. С. 1–80. Табл. 1–11. – 1905а. Вып. II. С. 81–160. Табл. 12–19. – 1905б. Вып. III. С. 161–240. Табл. 20–27. – 1906. Вып. IV. С. 241–320. Табл. 28, 30–33, 35, 36, 38. – 1907. Вып. V. С. 321–400. Табл. 37, 39–42, 44–46. – 1908. Вып. VI. С. 401–480. Табл. 29, 34, 43, 47–51. – 1909. Вып. VII. С. 481–560. Табл. 52, 54–58, 60, 61. – 1910. Вып. VIII. С. 561–640. Табл. 62–68, 70. – 1911. Вып. IX. С. 641–720. Табл. 53, 59, 69, 71–75. – 1913. Вып. X. С. 721–864. Табл. 76–83. – 1915. Вып. XI. С. 865–1024.]
- Anderson R.S., 1997. An overview of the beetles (Coleoptera) of the Yukon // Insects of the Yukon. Ottawa: Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods). P. 405–444. – 1997а. Weevils (Coleoptera: Curculionoidea, excluding Scolytinae and Platypodinae) of the Yukon // Ibidem. P. 523–562.
- Angus R.B., 1992. Insecta: Coleoptera: Hydrophilidae: Helophorinae // Süßwasserfauna von Mitteleuropa. V. 20/10–2. Stuttgart-Jena-New York: Gustav Fischer Verlag. 144 p.
- Ball G. E., 1963. The distribution of the species of the subgenus *Cryobius* (Coleoptera, Carabidae, *Pterostichus*) with special reference to the Bering Land Bridge and Pleistocene refugia // Pacific Basin Biogeography. X Pacific Sci. Congress Hawaii, 1961. Honolulu: Bishop Museum. P. 133–151. – 1966. A revision of the North American species of subgenus *Cryobius* Chaudoir (*Pterostichus*, Carabidae, Coleoptera) // Opuscula Entomologica. Supplementum. V. 33. P. 1–116.
- Ball G.E., Currie D.C., 1997. Ground beetles (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.
- Berman D.I., 1990. The phenomenon of mass beetle genus *Morychus* from Pleistocene deposits in Northeastern Asia // Current Research in the Pleistocene. V. 7. P. 101–103.
- Bieńkowski A.O., 1999. A review of the species of the subgenus *Chrysolina* (*Pleurosticha*) Motschulsky (Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae) // Entomologische Abhandlungen. Bd. 56. Hf. 10. S. 165–179. – 2001. A

- study on the genus *Chrysolina* Motschulsky, 1860, with a checklist of all the described subgenera, species, subspecies, and synonyms (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) // *Genus*. V. 12. Fasc. 2. P. 105–235. — 2004. A review of the subgenus *Arctolina* Kontkanen, 1959 of the genus *Chrysolina* Motschulsky, 1860 (Coleoptera, Chrysomelidae) // *Genus*. V. 15. Fasc. 2. P. 187–233. — 2007. A revision of the subgenus *Pleurosticha* Motschulsky, 1860 of the genus *Chrysolina* Motschulsky, 1860 (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) // *Russian Entomological Journal*. V. 16. № 2. P. 219–235.
- Björck S., Bennike O., Ingólfsson O., Barnekow L., Penney D.N., 1994. Lake Boksehandsken's earliest postglacial sediments and their palaeoenvironmental implications, Jameson Land, East Greenland // *Boreas*. V. 23. P. 459–472.
- Böcher J., 1988. The Coleoptera of Greenland // *Meddelelser om Grønland, Bioscience*. V. 26. 100 p. — 1989. First record of an interstadial insect from Greenland: *Amara alpina* (Paykull, 1790) (Coleoptera: Carabidae) // *Boreas*. V. 18. P. 1–4.
- Bouchard P., Grebennikov V.V., Smith A.B.T., Douglas H., 2009. Biodiversity of Coleoptera // *Insect Biodiversity. Science and Society*. Chichester, UK: Blackwell Publishing Ltd. Chapter 2. P. 265–301.
- Bousquet Y., 1991. Family Lathridiidae, minute brown scavenger beetles // *Checklist of beetles of Canada and Alaska*. Ottawa: Research Branch Agriculture Canada. Publication 1861/E. P. 239–241.
- Campbell J.M., Ball G.E., Becker E.C., Bright D.E., Helava J. et al., 1979. 40. Coleoptera // *Canada and its Insect Fauna. Memoirs of the Entomological Society of Canada*. V. 108. P. 357–387.
- Chapman J., 1954. Observation of snow insects in western Montana // *Canadian Entomologist*. V. 86. P. 357–363.
- Chernov Yu.I., Makarova O.L., 2008. Beetles (Coleoptera) in High Arctic // *Back to the Roots and Back to the Future? Towards a New Synthesis amongst Taxonomic, Ecological and Biogeographical Approaches in Carabidology*. Sofia-Moscow: Pensoft Publishers. P. 207–240.
- Coulson S.J., 2000. A review of the terrestrial and freshwater invertebrate fauna of the High Arctic archipelago of Svalbard // *Norwegian Journal of Entomology*. V. 47. P. 41–63.
- Coulson S.J., Refseth D., 2004. Chapter 3. The terrestrial and freshwater invertebrate fauna of Svalbard (and Jan Mayen) // *Norwegian Polar Institute Skrifter*. V. 201. P. 57–122.
- Danks H.V., 1979 (Ed). *Canada and its Insect Fauna*. Ottawa: Entomological Society of Canada. 573 p. — 1980. *Arthropods of Polar Bear Pass, Bathurst Island, arctic Canada* // *Syllogeus*. № 25. P. 1–68. — 1981. *Arctic Arthropods*. Ottawa: Tyrell Press Limited. 608 p. — 1990. *Arctic insects: instructive diversity* // *Canada's Missing Dimension: Science and History in the Canadian Arctic Islands*. Ottawa: Canadian Museum of Nature. V. 2. P. 444–470.
- Danks H.V., Rosenberg D.M., 1987. Aquatic insects of peatlands and marshes in Canada: synthesis of information and identification of needs for research // *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. V. 140. P. 163–174.
- Deding J., 1988. Gut content analysis of diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Natura Jutlandica*. V. 22. P. 177–184.
- De Zordo I., 1979. Phänologie von Carabiden im Hochgebirge Tirols (Obengurgl, Österreich) (Insecta: Coleoptera) // *Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck*. Bd. 66. S. 73–83.
- Downes J.A., 1964. Arctic insects and their environment // *Canadian Entomologist*. V. 96. № 1–2. P. 280–307.
- Eriksson U., 1972. 10. Dytiscidae. The invertebrate fauna of the Kilpisjärvi area, Finnish Lapland // *Acta Societas pro Fauna et Flora Fennica*. V. 80. P. 121–152.
- Giorgi J.A., Vandenberg N., McHugh J.V., Forrester J.A., Ślipiński S.A. et al., 2009. The evolution of food preferences in Coccinellidae // *Biological Control*. V. 51. P. 215–231.
- Herman L.H., 2001. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second millennium. Parts I–VII // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 265. P. 1–4218.
- Heydemann V.B., 1956. Untersuchungen über die Winteraktivität von Staphylinidae auf Feldern // *Entomologische Blätter*. Bd. 52. S. 138–150.
- Hieke F., 2002. Neue Arten der Gattung *Amara* Bonelli 1810 (Coleoptera: Carabidae) // *Linzer biol. Baitage*. Bd. 34. Hf. 1. S. 619–720.
- Holdhaus K., Lindroth C.H., 1939. Die europäischen Koelepteren mit borealpiner Verbreitung // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. Bd. 50. S. 123–293.
- Holmström Å., 1972. List of Coleoptera species // The invertebrate fauna of the Kilpisjärvi area, Finnish Lapland. *Acta Societas pro Fauna et Flora Fennica*. V. 80. P. 165–180.
- Hurd P.D., Lindquist E.E., 1958. Analysis of soil invertebrate samples from Barrow, Alaska. — Final Report. Arctic Institute of North America. Project ONR-173 and ONR-193. P. 1–24 (mimeo).
- Jackson D., 1956. Observations of flying and flightless water beetles // *Journal of the Linnean Society of London, Zoology*. V. 43. P. 18–43.
- Johnson P.J., 2002. Byrrhidae Latreille 1804 // *American Beetles*, V. 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Boca Raton, USA: CRC Press. P. 113–116.
- Kavanaugh D.H., 1996. Phylogenetic relationships of genus *Pelophila* Dejean to other basal grade Carabidae (Coleoptera) // *Annales Zoologici Fennici*. V. 33. № 1. P. 31–37.
- Khruleva O.A., 1996. Biology of arctic leaf beetle *Chrysolina cavigera* on Wrangel Island // *Chrysomelidae Biology*. V. 3. General studies. Amsterdam: SPB Academic Publishing. P. 259–270. — 2004. Tundra-steppe leaf beetle *Chrysolina brunnicornis wrangeliani* (Coleoptera, Chrysomelidae): distribution, life history and habitats // *New Developments in the Biology of Chrysomelidae*. Hague: SPB Academic Publishing. P. 541–550.
- Khruleva O.A., Berezin M.V., 2002. Arthropod availability and distribution at Medusa Bay, NW Taimyr, in 1998 // *Breeding birds of Medusa Bay, Taimyr, Russia. Methods for biological monitoring in the Arctic with results of 1998 and 1999. WIWO-report 77*. Zeist: Foundation WIWO. P. 79–93.
- Klimaszewski J., Savard K., Pelletier G., Webster R., 2008. Species review of the genus *Gnypeta* Thomson from

- Canada, Alaska and Greenland (Coleoptera, Staphylinidae, Aleocharinae): systematics, bionomics and distribution // ZooKeys. V. 2. P. 11–84.
- Kolesnikova A., 2000. 6.5. Beetles // Pechora Delta. Structure and dynamics of the Pechora Delta ecosystems (1995–1999). Report № 2000.037. Lelystad: Institute for Inland Water Management and Waste Water Treatment RIZA. P. 127–132.
- Kozminykh V.O., Esyunin S.L., 1994. Spectra of ecological groups and the structure of Coleoptera necrobiont communities // Russian Entomological Journal. V. 3. № 1–2. P. 75–80.
- 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.
- Larson D.J., 1985. Structure in temperate predaceous diving beetle communities (Coleoptera: Dytiscidae) // Holarctic Ecology. V. 8. P. 18–32.
- Larson D.J., Alarie Y., Roughley R.E., 2000. Predaceous Diving Beetles (Coleoptera: Dytiscidae) of the Nearctic Region, with Emphasis of the Fauna of Canada and Alaska. Ottawa: NRC Research Press. 982 p.
- Lawrence J.F., Newton A. F. Jr., 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names) // Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson. Museum i Institut Zoologii PAN, Warszawa. Reprinted with permission in: Publicaciones Especiales No. 3. Centro de Estudios en Zoología, Universidades de Guadalajara. P. 779–1006.
- Lindroth C. H., 1966. The ground beetles of Canada and Alaska. Part 4 // Opuscula Entomologica. Supplementum. V. 29. P. 409–648. – 1992. Ground Beetles (Carabidae) of Fennoscandia. A Zoogeographic Study. Part III. Smithsonian Institution Libraries. New Delhi: Pauls Press. 814 p.
- Lohse G.A., Klimaszewski J., Smetana A., 1990. Revision of arctic Aleocharinae of North America (Coleoptera: Staphylinidae) // The Coleopterists Bulletin. V. 44. № 2. P. 121–202.
- Madsen B.L., 1959. Limnologiske undersøgelser fra Sydvestgrønland // Flora og Fauna. V. 65. № 3. P. 41–48.
- McNamara J., 1991. Family Coccinellidae: ladybird beetles // Checklist of Beetles of Canada and Alaska. Ottawa: Research Branch Agriculture Canada. Publication 1861/E. P. 229–237.
- Medvedev L.N., 1958. Eine neue Art der Gattung *Collops* aus Polarasien (Col. Malachiidae) // Deutsche Entomologische Zeitschrift (N. F.). Bd. 5. S. 469–470.
- Münster T., 1925. Coleoptera // Report of the Scientific Results of the Norwegian Expedition to Novaya Zemlya 1921. Kristiania. № 30. P. 1–15.
- Nelson R.E., 2001. Bioclimatic implications and distribution pattern of the modern ground beetle fauna (Insecta: Coleoptera: Carabidae) of the Arctic Slope of Alaska, U.S.A. // Arctic. V. 54. № 4. P. 425–430.
- Nilsson A.N., Holmen M., 1995. The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae // Fauna Entomologica Scandinavica. V. 32. Leiden–N.Y.–Köln: E.J. Brill. 240 p.
- Obydov D., 2009. Faune des *Carabus* de Sibérie & d'Extrême-Orient russe – I // Collection Systematique. Andresy: Magellanes. V. 20. 148 p.
- Økland F., 1928. Land- und Süßwasserfauna von Nowaja Semlja // Report of the Scientific Results of the Norwegian Expedition to Novaya Zemlya 1921. Kristiania. № 42. P. 1–125.
- Poppius B.R., 1905–1907. Kola-halföns och Enare Lappmark Coleoptera // Festschrift Herrn Professor Dr. J.A. Palmén. Helsingfors: Aktiebolaget Handelstryckeriet. Bd. 2. Hf. 2. S. 1–200. – 1909. Die Coleopteren-Fauna der Halbinsel Kanin // Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica. Bd. 31. № 8. S. 1–58. – 1910. Die Coleopteren des arktischen Gebietes // Fauna Arctica. V. 5. P. 289–447.
- Røen U.I., 1981. Ferskvandsfaunaen // Danmarks Natur. V. 11. Grønland. København: Politikens Forlag. P. 459–473.
- Ryabukhin A.S., 1999. A Catalogue of Rove Beetles (Coleoptera, Staphylinidae, excluding Aleocharinae) of the Northeast of Asia. Sofia–Moscow–Magadan: Pensoft Publishers. 141 p.
- Ryan J., 1977. Appendix 7. Invertebrates of Truelove Lowland // Truelove Lowland, Devon Island, Canada: A High Arctic Ecosystem. Edmonton: University Alberta Press. P. 699–703.
- Saalas U., 1923. Die Studien über die Elateriden Finnlands. I. *Corymbites cupreus* Fabr. subsp. *aeruginosus* Fabr. und seine Verheerungen, besonders in der Gegend von Kainuu // Annales Zoologici Societatis Zoologicae-Botanicæ Fennicae 'Vanamo'. V. 2. № 2. S. 121–168.
- Sher A., Kuzmina S., 2007. Beetle records/Late Pleistocene of Northern Asia // Encyclopedia of Quaternary Science. Elsevier. V. 1. P. 246–267.
- Sher A.V., Kuzmina S.A., Kiselev S.V., Korotyaev B.A., Alfimov A.V., Berman D.I., 2006. QUENSIB – The Database on Quaternary Insects of North-Eastern Siberia. (Preliminary version 3 (04.06)).
- Silfverberg H., 1989. The problem of arctic Chrysomelidae (Coleoptera) // Fauna Norvegica. Ser. B. V. 36. P. 53–55. – 2004. Enumeratio Coleopterorum Fennoscandiae, Daniae et Baltiae. // Sahlbergia, Helsinki. V. 9. P. 1–111.
- Slipinski S.A., Leschen R.A.B., Lawrence J.F., 2011. Order Coleoptera Linnaeus, 1758 // Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa. V. 3148. P. 203–208.
- Smetana A., 1958. Drabčikoviti – Staphylinidae. I Staphylininae. Fauna ČSR. Zv. 12. Praha. 418 p.
- Topp W., 2003. Phenotypic plasticity and development of cold-season insect (Coleoptera, Leioididae) and their response to climatic change // European Journal of Entomology. V. 100. P. 233–243.
- Zaitzev Ph., 1910. Beiträge zur Kenntnis der Wasserkäfer des Osten von Nordsibirien. Haliplidae, Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae, Georyssidae, Dryopidae und Heteroceridae // Научные результаты Русской полярной экспедиции 1900–1903 гг., под начальством барона Э.В. Толля. Записки Императорской Академии наук. Сер. 8. По физико-математическому отделению. Отдел Е: Зоология. Т. 1. Вып. 9. С. 11–52.
- Zerche L., 1993. Monographie der paläarktischen Coryphini (Coleoptera, Staphylinidae, Omaliinae). Supplementum I // Beiträge zur Entomology. Bd. 43. Hf. 2. S. 319–374.

THE BEETLES (INSECTA, COLEOPTERA) IN THE ARCTIC FAUNA. COMMUNICATION 1. FAUNAL COMPOSITION

Yu. I. Chernov¹, O. L. Makarova¹, L. D. Penev², O. A. Khruleva¹

¹ *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*

e-mail: ol_makarova@mail.ru

e-mail: oa-khruleva@mail.ru

² *Institute of Biodiversity and Ecosystem Research, Bulgarian Academy of Sciences, Sofia, Bulgaria*

e-mail: info@pensoft.net

The beetles, the largest insect order, appear to be subordinate to dipterans in terms of the depth of colonization of the Arctic environment. The Coleoptera take up about 13% of the entomofauna of the tundra zone, yet in the high latitudes several of their families retain considerable levels of species diversity and play significant coenotic roles. The present communication reviews the circumpolar beetle fauna of the Arctic. Based on original data, literature sources and museum collections, with the use of extrapolations and analogies, taxonomic and ecological diversity patterns of the suborders, series and families of Coleoptera are distinguished, the latitudinal zonal distributions and northernmost range limits of the species analyzed, and their adaptations and coenotic relations characterized.