

ЭКОЛОГИЯ ЖУКА-ПИЛИЛЬЩИКА *MORUCHUS VIRIDIS* (BYRRHIDAE,
COLEOPTERA) И РЕКОНСТРУКЦИЯ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ
ЛАНДШАФТОВ НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ СССР

Берман Д.И.

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан

В плейстоценовых отложениях Северо-Восточной Азии и Аляски среди десятков идентифицированных видов насекомых особое место занимает жуки-пильщики. В отложениях СВ СССР они определялись в разное время как *Moruchus aeneus* F. или *Chrysobyrthulus rutilans* Motsch., а с Аляски и Канады - как *Moruchus aeneolus* Le Conte и *Moruchus* sp. (Киселев, 1981; Matthews, 1968¹; Морган и др., 1986). Остатки этих жуков присутствуют, по-видимому, во всех разрезах, начиная от низовьев Лены и кончая Анадырем, а на Аляске - от западного побережья до устья р. Маккензи (рис. 1).

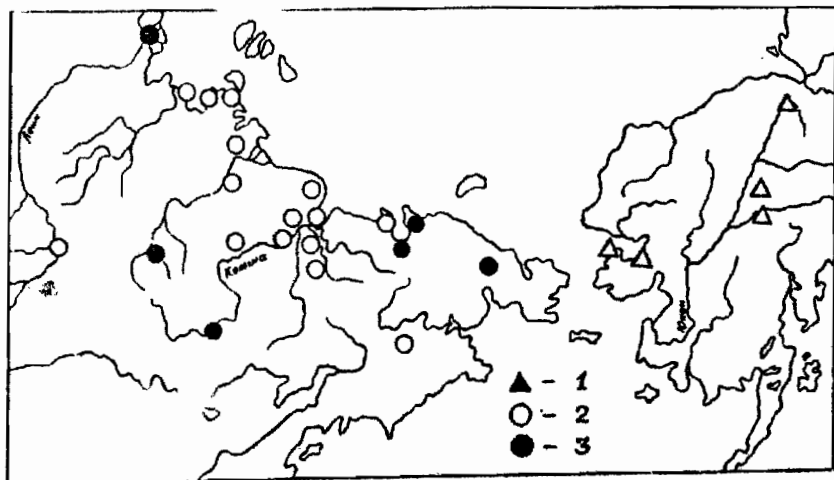


Рис. 1. Распространение в Плейстоцене *Moruchus* sp. (1), *M. viridis* (2), точки современных сборов *M. viridis* (3), по С.В. Киселеву (1981), с дополнениями.

¹ Библиография других работ Д. Метткса и С.В. Киселева, имеющих отношение к *Moruchus-Chrysobyrthulus*, приведена в названной книге С.В. Киселева.

Появляются же обсуждаемые пилкльщики в конце плиоцена и встречаются в большинстве горизонтов изученных разрезов. Во многих из них доля остатков пилкльщиков от всех собранных в горизонте особей насекомых доходит до 40-60% (Киселев, 1981).

Таким образом, названные пилкльщики заслуживают пристального внимания как одни из наиболее характерных и самых массовых жуков плейстоценовой фауны. Недавно С.А. Кузьминой и В.А. Коротяевым (1987) было показано, что обитающие ныне на СВ СССР пилкльщики, относимые ранее к *Ch. rutilans*, принадлежат в действительности к двум видам рода *Morychus* - *M. aeneus* и описанному ими *M. viridis* Kuzmina et Korotyaev. Именно новый вид, по мнению С.А. Кузьминой (1989), составляет основную часть остатков плейстоценовых пилкльщиков (личное сообщение).

Представляется необходимым выяснение биотопического распределения, численности, фенологии и особенностей жизненных циклов *M. viridis* и *M. aeneus*, т.е. основных черт экологии, которые можно было бы использовать для реконструкции палеогеографической обстановки тех отделов плейстоцена, в которых численность *M. viridis* была велика.

Работа проведена в 1985-1988 гг. на юго-восточной оконечности хребта Большой Анначаг (юго-восточная часть Горных цепей Черского) в бассейнах притоков Кольмы: Сибит-Тыллах, Кюннебелях, Ошибка, Обо, Клен, Окель, Линковый, впадающих в 60-120 км выше пос. Синегорье, и в непосредственных окрестностях стационара ИБПС ДВО АН СССР "Абориген". Кроме того, в 1988 г. были рекогносцировано обследованы в Чаунской низменности южные склоны горы Нейтлиги (левобережье р. Чаун) и горы Трехвершинной (правый берег р. Палываам при ее выходе из гор на равнину), а в 1989 г. - долина среднего течения р. Амгуама и ее притока Эжитики.

Биотопическое распределение выяснялось путем сбора насекомых в земляные ловушки (длины по 30 штук, интервал между ловушками 5-7 м; проверка через 10 дней; фиксатор - формалин) и выгонки личинок этих жуков, обитающих в почве, с помощью термофотоэлектратора (Берман и др., 1988) из образцов размером 25x25x10 (15) см по 16-32 шт. из каждого биотопа. Определение осок выполнено Т.В. Егоровой и Б.А. Юрцевым, остальных растений - А.Н. Беркутенко и Ю.В. Королевым; Г.А. Ануфриевым, Е.П. Бессолиной, А.М. Будариним, И.М. Кержнером и В.А. Коротяевым проведено определение насекомых. Пользуясь случаем, выражаю признательность всем им, а также техническим сот-

рудникам лаборатории биоценологии, оказавшим неоценимую помощь в проведении публикуемой работы, В.А. Бельгеру, А.А. Лейману, В.В. Цейтву.

Характеристика района работ

Бассейны названных выше рек - типичная по представительности ландшафтов для Верхней Колымы территория, одновременно наилучшим образом изученная в экологическом отношении в регионе (Горные тундры ..., 1980; Пояс редколесий ..., 1985 и др.). Поэтому приведем лишь краткую характеристику, необходимую для понимания излагаемого материала. Большую часть площади - от 350 до 900-1100 м над ур. моря, где проходит граница леса, занимают среднегорья (отроги хребтов Большой Анначаг и Уаза-Ина) в основном с различными кустарничково-лишайниково-моховыми листовенничными редколесьями; значительные площади покрыты также сообществами кедрового стланика. Сезонное протаивание варьирует от 40-50 см на северных до 120-160 см на южных склонах; хорошо дренируемые участки (с "сухой" мерзлотой), обычно небольшие по площади, протаивают быстро и глубоко - до 2,5-3,0 м; на них располагаются своеобразные травяные или травяно-кустарничковые "парковые" листовенничники (имеющие наиболее "южный" облик из всех листовенничников района), осинники, березняки из *Betula platyphylla*, ксероморфные, в основном, послепожарные, луга, реликтовые степные участки и др. На речных террасах преобладают выше-названные мерзлотные кустарничково-моховые редколесья и болота, но в поймах по песчано-галечниковым наносам встречаются характерные тополево-чозениевые группировки.

Вне границы леса лежит пояс горных тундр, выраженный очень ярко на хребте Большой Анначаг благодаря обширным поверхностям выравнивания ледникового происхождения. Здесь преобладают кустарничково-лишайниковые и пятнистые (полигональные лишайниково-кустарничковые) тундры. Террасовидные уступы нередко заняты осоково-лушищевыми и кустарничково-моховыми болотами, а по дренируемым южным склонам - злаково-разнотравными луговинами, переходящими кое-где на более сухих участках, обычно по бровкам, в узкие ленты остепненных группировок с преобладанием ксероморфных осочек. Нижняя граница горных тундр весьма своеобразна из-за мозаики лесных и горно-тундровых группировок, что позволяет ряду исследователей выделять подгольцовый пояс (Реут, 1970).

Климат района резко-континентальный. По данным метеостанции Детрой (удаление от устья р. Сибия-Тналлах 80 км, высота 460 м над

ур. моря) среднепогодные температуры января - $37,3^{\circ}$; средний из абсолютных минимумов - $58,0^{\circ}$, абсолютный минимум - 61° ; среднемесячная температура июля $15,0^{\circ}$, среднегодовая - 11° (Справочник ... 1967). Зимой за счет инверсий с высотой температуры воздуха растут (Клюкин, 1960). Так, в горных тундрах на высоте 1300 м над ур. моря минимальные температуры за годы 1977-1980 гг. составляют только - 37° , тогда как за этот же период на высоте 500 м - около - 59° (Алфимов, Булгаков, 1980).

Термический режим почвы и ее поверхности равных по местоположению, влажности, растительности и другим характеристикам участков может отличаться очень сильно. Особенно велик контраст между кустарничково-моховыми группировками на почвах с водоупорной мерзлотой и травянистыми степными сообществами на криоаридных почвах. Разница между ними по суммам положительных температур за сезон на глубине 10 см может составлять два порядка (от десятков до тысяч градусо-суток); эти различия соответствуют различиям теплообеспеченности в 6 подзон - от лесотундры до сухих степей (Берман, Алфимов, 1984).

Биотопическое распределение *M. viridis*

Современный ареал *M. viridis* охватывает, по-видимому, весь Северо-Восток СССР. Он известен, помимо верховий Колымы, из низовьев Лены (сборы Приценмейера, 1908, 3 экз.), из долины р. Нера, правого притока Индигирки (наши сборы 1975-1976 гг., 13 экз.), из-под Невека (сборы С.В. Киселева, 1978 г., 12 экз.; наши сборы 1988 г., 5 экз.), с левобережья Амгузмы при пересечении ее трассой Эвекинот-Нульгин (Берман, 1986; а также сборы 1989 г., в долине р. Чантал-Веергин, левого притока р. Экитки).

В верховьях Колымы подавляющая часть разнообразия экосистем - более 80 - к настоящему времени с разной степенью детальности обследована для выявления доминирующих в населении групп и видов беспозвоночных животных. Подчеркнем, что во многих сообществах ловушки выставлялись в течение ряда сезонов для наблюдения за многолетней динамикой численности населения беспозвоночных животных, и в силу этого проводимые данные обладают значительной надежностью. По результатам этой работы общая схема биотопического размещения интересующих нас видов может быть представлена следующим образом. *M. viridis* отсутствует во всех обследованных многочисленным инвентарем переувлажненных стоячими или проточными водами сообществах (в том числе в осоковых болотах, заболоченные лиственничные редко-

лесья на Террасах рек, горных склонах и их шлейфах; различные при-
ручьевые гитро- и мезофитные группировки и т.д.). Его также нет в
сложных мезофитных кустарниковых, кустарничковых, моховых, лишай-
никовых и травяных луговых группировках или в их сочетаниях². *M.*
viridis встречается только в ксерофитных сообществах, но исклю-
чительно в тех из них, где присутствует ксероморфная осочка *Sa-*
tex argunensis, а вместе с ней иногда *S. rupestris*; *M. vi-*
ridis в описанных группировках связан, между тем, не с осочка-
ми, а со мхом *Polytrichum piliferum*, занимающим заметное мес-
то в сложении растительного покрова. Личинки приурочены в основ-
ном к плотным куртинам этого мха, в толще которых они живут и пи-
таются. Здесь их численность может достигать свыше 100 особей на
1 м². Личинки встречаются и вне разрастаний мха - под дерниной
осочек или даже на участках с очень редкой растительностью, но
значительно в меньшем количестве. Однако при внимательном рассмот-
рении и здесь обнаруживаются одиночные (молодые?) растения *P. pil-*
iferum. Таким образом, и в данном случае подтверждается, видимо,
общая для семейства тенденция: изученные ранее виды пилиолициев
развиваются также во мхах (Определитель ..., 1964; Стриганова,
1964; П. Джонсон, 1987).

P. piliferum - один из широко распространенных мхов - встре-
чается в нашем районе в значительном диапазоне условий, намного
большем, чем *S. argunensis*. *P. piliferum* обичен во многих мезо-
фитных биотопах горно-лесного и горно-тундрового поясов, в преде-
лах которых он явно тяготеет к открытым более сухим участкам. Осо-
бенно много этого мха в нарушенных экосистемах - на гарях, выруб-
ках, заброшенных карьерах и т.п. Однако *M. viridis* найден, как
мы отмечали выше, исключительно в группировках с *S. argunensis*,
в которых почти всегда присутствует и *P. piliferum*. Иными сло-
вами, *S. argunensis* как бы индицирует условия, в которых *M. vi-*
ridis может существовать на *P. piliferum*.

В обследуемых нами и описываемых ниже группировках с *S. argu-*
penensis и *P. piliferum* нередки и другие виды мхов, в частности

² Указание в работе С.А. Кузьминой и В.А. Коротяева (1987) на
находку жуков в горно-тундровом болоте - результат недоразумения;
также ошибочно приведена центральная Якутия (Кузьмина, 1989) как
одно из мест основных сборов современных *M. viridis*.

- *Polytrichum juniperinum*, *Rhytidium rugosum*, *Ceratodon purpureus*; только на степном участке собраны *Racomitrium canescens*, *Tortula ruralis*, *Thridium abietinum*. Ни с одним из названных мхов *M. viridis*, видимо, не связан, хотя на *C. purpureus* был обнаружен другой вид пилльщика - *M. aeneus*.

Ареал *C. argunensis* охватывает Северную Монголию, Японию, Северо-Восточный Китай, южную часть Центральной Сибири (Саяны, Бурятия, Даурия), найдены также в окрестностях Олекминска, в верховьях Алдана и в Схотии (Флора Центральной Сибири, 1979; Сосудистые растения ..., 1988; Определитель высших растений Якутии, 1974). Для Магаданской области была указана только с побережья Охотского моря (Хохряков, 1985). Между тем практически все наши сборы с Верхней Колымы из местообитаний *M. viridis* определены как *C. argunensis*, и лишь в некоторых из этих биотопов в дополнении к ней отдельные экземпляры Т.В. Егоровой и В.А. Крцевым (личное сообщение) отнесены к *C. rupestris* и *C. obtusata*. Кроме того, для хребта Большой Анначаг А.П. Хохряковым (1980) приведена *C. alticola*.

В нашем районе *C. argunensis* растет во всем высотном диапазоне (от 350 до примерно 2000 м над ур. моря) на участках, хорошо дренируемых летом и бесснежных зимой, которые в свою очередь, приурочены к осевым частям хребтов и увалов, к бровкам резких перегибов склонов, платообразным поверхностям и подобным им местообитаниям (рис. 2). *C. argunensis* входит в состав различных ксероморфных группировок - от реликтовых степей до горно-тундровых, в основном по южным склонам, но встречаются нередко и на северных. Она также образует собственные группировки (т.е. доминирует в них), состоящие из различных комбинаций лишайников (*Cornicularia divergens*, *Cetraria nigricans*, *Parmelia birulae*, *Stereocaulon tomentosus*, *Gladonia milis*, мха *Polytrichum piliferum*, реже *P. juniperinum*, плаунка *Selaginella sibirica*, а также разнотравья, часто встречающегося на осоковниках (*Scorzonera radiata*, *Astrocodon stenophylla*, *Silene stenophylla*, *Gypsophila violacea*, *Saxifraga redowskyana*, *Patrinia sibirica*, *Parrya nudicaulis*, *Vupleurum triradiatum* и др.). На осоковниках с *C. argunensis*, расположенные в верхней части пояса редколесий, проникают характерные горно-тундровые виды (*Dryas octopetala*, *Oxtripis czukotica*, *Potentilla nivea*, *Arnica frigida*, *Polygonum ellipticum*, *Pedicularis adamsii* и др.). На небольших высотах в состав осоковых группировок входят виды, приуроченные в нашем регионе в наиболее сухим и теплым участкам, среди них как настоящие ксерофиты

(*Orostachys spinosa*, *Saxifraga multiflora*, *Carex pediformis*. *Dracosephalum palmatum*, *Thymus serpyllum* и др.), так и лугово-степные виды (*Aster alpinus*, *Festuca kolyvensis*, *Pulsatilla multifida*, *Potentilla arenosa*, *Artemisia frigida*, *Dianthus repens* и др.).

В долине Колымы, как вообще в поясе редколесий, где по площади преобладают переувлажненные с высокорасположенным зеркалом мерзлоты почвы и соответствующие им растительные группировки, сообщества с *S. argunensis* распространены ограниченно. Они приурочены к нечастым в долине выходам скал, на которых поселяются небольшими латками, уступам (в десятки и немногие сотни квадратных метров), сохранившимся на скальных основаниях остаткам террас.

Однако на правобережье Колымы выпуклые части склонов горного массива, протянувшегося между устьем р. Обо и руч. Кварцевый (район бывшего поселка Ветренный) снизу (400 м на ур. моря) до верху (около 1000 м) заняты осочковыми группировками. Они встречаются здесь на разной степени закрепленном маломощном мелкоземисто-щебнистом делювии на склонах любой экспозиции, вплоть до северной. Причины, определяющие процветание этих сообществ на названном горном массиве, по-видимому, многообразны, но одна из них - аномально частые и сильные зимние ветры (Клякин, 1960), давшие название поселку и почти полностью сдувающие снег со склонов.

Куртинки и небольшие латки аргунской осочки найдены также на участке реликтовых стелей левого берега Колымы, в 10 км выше пос. Ветренный, точнее - на каменистом наклонном гребне, разделяющем юго-восточный разнотравный и юго-западный разнотравный пырейный (с *Agropyron jascoticum*) участки. К верхней части пояса редколесий площади, занятые осочковниками, увеличивается, так как на высотах 700-1000 м над ур. моря находится большинство водоразделов среднегорных хребтов. Их осевые округлые части хорошо дренируются, интенсивно обдуваются ветрами, частота и сила которых также увеличиваются с высотой. И именно эти водоразделы - основные

Рис. 2. Местоположение основных группировок с доминированием *Saxifraga argunensis*. Вверху: линии - "ленточные" осочковники, штрихи с цифрами - поперечные профили; внизу: эти же профили, масштаб в вертикальном - 1 : 5000, горизонтальный 1 : 25000, цифры внизу вверху профилей - абс. высота, утолщения линий на водоразделах - осочковники, врезка - роза ветров на метеостанциях "Озера Дюка Лондона", "Бутутичаг".

пространства с осоконниками. Не все водоразделы заняты этими группировками (рис. 2), что, видимо, связано с их положением относительно направления господствующих ветров. На врезке рис. 2 приведены розы ветров для ближайших к району исследований метеостанций - "Бутутичаг" и "Озеро Джека Лондона".

Выше, в горных тундрах, подобные условия формируются обычно лишь по узким бровкам, и "сосочковые" займища тут редки. Но фрагменты описанных сообществ с *P. piliferum* входят в состав многих горно-тундровых группировок, занимая порой значительные площади. Так, на слабонаклонном плато водораздела ручьев Олень и Банный (1350-1450 м над ур. моря) осочка встречается отдельными растениями на большой площади среди лишайниково-кустарничковой горной тундры. Она располагается по выпуклым элементам нанорельефа вместе с лишайником *C. divergens* и *Cassiope ericoides*, создающим фон, и единичными особями альпийской зубровки и дриады (*D. octopetala*), а также мелкими латками *P. piliferum*; поверхность между растениями как бы присыпана крупным песком - дресвой гранита, мелкозем виден и сохраняется только под крупными куртинами кассиопы. Понижения же заняты мезофитными кустарничками (*Arctous alpina*, *Diapensia obovata*, *Rhododendron parvifolium*) и лишайниками (*Cladonia*, *Cetraria*). Зимой с вершук рельефа снег сдувается, тогда как понижения заполнены им. И осочка и *P. piliferum* участвуют в сложении растительного покрова луговин южных склонов, но обычно по их периферии вблизи перегибов склонов, где лучше древн.

Облик и состав осоконников зависят от многих факторов, но в наибольшей мере - от подверженности ветрам и степени автоморфности положения конкретного участка. На полностью автоморфных местоположениях и при незащищенности от зимних ветров (т.е. при бесснежности, видимо, в любой по количеству осадков в год), например на собственно водораздельных частях хребтов, растительный покров очень беден. В него входят помимо осочки *Cornicularia divergens* *Polytrichum piliferum* и редкие особи *Silene stenophylla* и *Scorzonera radiata*, на каменистых участках обычна *Selaginella sibirica*. Уже в нескольких метрах от бровки покров представлен обычно мозаикой пятен и полос ступеня осочки, лишайников, алаков, разнотравья. Проектяное покрытие осочки на ступенне достигает 60-100%, просветы между дернинами частично занимают лишайники *C. divergens*, *Parmelia birulae*, *P. stygia*, *Stereocaulon paschale*

и другие виды этого рода; три последних поселяются как на щебне, так и непосредственно на мелкоземье. Эти же лишайники на участках с редкой осочкой (10-15%) могут быть весьма обильными и создавать общий темный или почти черный фон (например, на водоразделе ручьев Олень-Озерный). На каменистых местах количество сибирского плавуна возрастает (до 10-15%): во все названные группировки входят небольшие разрастания мха *P. piliferum* в виде неплотных и очень коротких (менее 0,5 см) щеток. Из злаков тут же обычна зубровка (*Hierochloa alpina*) из разнотравья кроме вышеупомянутых - гипсофила (*G. violacea*), камнеломка (*Saxifraga redowskyana*), звездчатки (*Stellaria jascutica*) и некоторые другие. Нередко перечисленные виды, а также прострел (*Pulsatilla magadanensis*) Полян (*Artemisia arctica*) формируют относительно плотные луговины площадью в несколько квадратных метров (см. таблицу). На более влажных участках (что маркируются появлением морозобойных трещин) с менее хрящевой, дернового характера почвой формируются лишайниково-разнотравно-осочковые группировки с кассиопеей. Куртины последней достигают около полуквадратного метра и занимают в целом до четверти всей площади. Из-за обилия разнотравья подобные участки выглядят как своеобразные красочные луки. При еще большей выраженности криогенного рельефа (плоские бугры, глубокие трещины) и хорошо развитой дерновой почве ложбины оказываются полностью заняты уже названным разнотравьем и лишайниками; осочка сохраняется только по верхушкам бугров.

Своеобразные и относительно редко встречающиеся ассоциации аргунская осочка образует с дриадой (*D. octopetala*) в селловинах хребтов на высотах 900-1000 метров над ур. моря. Особенно хорошо такая группировка выражена на водоразделе ручьев Левый и Средний Кеннобелях. От осевой части хребта вниз по южному склону тянется на 30-40 м неширокая полоса (до 4-8 м) травянистой растительности среди зарослей кедрового стланика. На хорошо выраженном плоскобугристом рельефе (до 1 м в диаметре и до 10-15 см в высоту) осочка занимает преимущественно выпуклые части; ее плотность меняется от единичных растений до сплошной дернины на верхушках бугров - здесь формируются как бы маленькие осочковые пустоши, аналогичные описанным выше, для бровки склона. Дриада же, видимо, индифферентна к нанорельефу и часто растет бок о бок с осочкой, образуя куртины до 0,5 м². Помимо них здесь многочисленна зубровка, альпийская толокнянка, встречаются *Artemisia arctica*, *Astracodon kruh-*

seana, *Selene stenophylla*, *Scorzonera radiata*, *Pedicularis adamsii*, *Cassiope ericoides*, *Paria sibirica*, *Oxytropis chusotica* и др. На разных участках таких седловин соотношение осочки и дриады сильно варьирует - от отсутствия дриады и полного доминирования осочки на автоморфных местоположениях, через появление дриады по трещинам до ее полного преобладания. Местами располагаются коврики (до 0.5 м²) *P. piliferum*, имеющего здесь вид коротких цветков.

По мере удаленности от наиболее обдуваемой части (собственно водораздела или бровки склона) в растительном покрове, сначала по ложбинам и впадинам, а затем и на основных поверхностях быстро растет доля пепельников и кладоний (*C. mitis*, *C. denius*). В ветровой тени осочковое сообщество, не меняясь, как бы погружается в сплошной слой пепельников и кладоний. *C. divergens* и *P. stygia*, а также накипных лишайников тут уже нет, меньше становится красочного разнотравья, а при реакме переломе рельефа через 2-3 м осочка и ее спутники могут полностью исчезнуть или сохраниться только по верхушкам обдуваемых криогенных бугров, проникая по ним в лишайниковые (в основном, пепельниковые) или лишайниково-кустарничковые листовничники, и в разреженные заросли кедрового стланика. Вся эта смена происходит еще быстрее и отчетливее около одиночных кустов кедрового стланика, которые в обсуждаемых местобитаниях всегда уродливы, обычно с одной мощно разросшейся ветвью, напоминающей лежащий укоренившийся ствол, и отмершими другими. Формирование таких кустов происходит зимой "состриганием" веточек, торчащих из снежных вытянутых по ветру бугров (в которые превращаются кусты), находящихся среди полностью оголенных осочковых пустошей. Куст с трех сторон - наветренной частью и боковыми сторонами - находится в окружении осочковых группировок. По периферии подкронового пространства и с подветренной стороны куста, т.е. в зоне ослабления ветра и в ветровой тени формируется отчетливый пепельниково-кладониевый флейф; в центре же куста вместо названных лишайников могут быть бореальные кладонии (*Cl. alpestris*, *Cl. sylvetic*, *Cl. rangiferina*), *Cetraria cucullata*, а также брусника, шикша, иногда багульник и другие лесные растения, сопровождающие в подобных биотопах кедровый стланик. По мере постепенного ослабления ветрового влияния на стланик, сказывающегося в смене узких и длинных стелющихся кустов сначала на эллипсоидные, а затем и симметричные чашевидные, в наземном покрове межкустового пространства постепенно же уменьшается доля осочки и увеличивает-

оя участие лишайников и мезофильных кустарничков. При наличии ливенниц в этом же направлении все более редки флаговые формы, деревья приобретают равномерное опушение. Подобная картина характерна для бровок и прибровочной части платообразных поверхностей (типа высоких террас), при посещении которых летом может вызвать удивление относительно глубокое проникновение по полдня в заросли кедрового стланика осочковых группировок с незначительной долей лишайников. Зимние же наблюдения свидетельствуют, что благодаря полеганию кустов кедрового стланика ветер не ослабляется и выдувает снег с полей на значительном удалении от бровки. Неоднократно, найдя осочковые поляны среди зарослей кедрового стланика, мы метили их вешками и, посещая вновь зимой, убеждались в полном отсутствии на них снега, тогда как все пространство вокруг, в том числе и полегшие кусты кедрового стланика, были под утрамбованным ветром снежным покровом. И напротив, очертив (с помощью кирки) зимой границу снега на нескольких характерных участках с осочковыми группировками, летом мы могли оценить различие растительности на оголенном и заснеженном пространстве. Как выяснилось, от границы снега в подветренную сторону в пределах 0.5-3 м в зависимости от рельефа происходит описанная выше смена растительного покрова с доминированием осочек на кладониево-пепельниковый; далее указанного расстояния осочек почти нет. Представляется вероятным, что эта переходная полоса отражает межгодовое рарифирование границы снежного покрова.

Подытоживая сказанное в данном разделе, можно, по-видимому, предполагать, что описанные сообщества образуют особую формацию, ядро которой составляют в различных соотношениях ксероморфные осочки, "ветроустойчивые" лишайники, сибирский плаунок, *P. piliferum* и относительно небольшое число видов разнотравья, в основном приуроченного к осоковникам. По осоковникам из горных тундр в поле редколесий проникают горно-тундровые виды; напротив - из долин по осоковникам вверх движатся нагорные ксерофиты и лугово-степные ляды. Нередко все они - и горно-тундровые, и лугово-степные, и нагорные ксерофиты встречаются совместно на осочковых нагорках, формируя своеобразные тундро-степные группировки.

Своеобразие растительного покрова осоковников в значительной мере обусловлено микроклиматом. И для растений, и для почвообитающих организмов летом его важнейшая черта - сухость почвы как результат хорошего дренажа, только атмосферного в богатых слое-

ев увлажнения, открытости частым иссушающим ветрам и высоких температур почв, достигающих на поверхности почвы в ясные дни свыше 50° . В годы с малым количеством осадков эти сообщества переживают жестокое длительные засухи. На полуавтоморфных участках, т.е. хотя бы с частичной грунтовой подпиткой режим мягче. Зимой из-за ветров и бесснежья температуры почвы очень низки, не отличаясь на поверхности от таковых в воздухе. Годовая амплитуда температур в почвах осочковиков, по-видимому, максимальна, составляя около 100° . Экстремальность условий осочковых группировок, так же, как и других бесснежных мест с разреженным покровом на минеральной почве, в отличие от покрытых снегом, проявляется еще и в том, что ранней весной обнаженная поверхность в солнечные дни на несколько часов прогревается до положительных температур (при отрицательных в воздухе), а ночью вновь замерзает. На бесснежных южных склонах такая ситуация складывается уже с середины марта. Количество таких циклов замораживание-оттаивание на осочковиках многократно больше, чем на территориях со снежным покровом, на которых они проявляются лишь после схода снега, т.е. в относительно короткий период. Это обстоятельство помимо влияния на организмы может способствовать увеличению скорости процессов выветривания и формированию мелкодисперсного материала. В целом осочковики испытывают влияние максимально возможного в аридной обстановке комплекса экстремальных факторов.

Наибольшая численность личинок *M. viridis* - свыше 100 особей на 1 м^2 - отмечена в двух выше рассмотренных характерных типах группировок. Во-первых, на осочковых "пустошах" - самых сухих и флористически бедных участках бровок водоразделов (например, водораздел ручьев Киннебелях - Шибка). Во-вторых, на плоских буграх, занятых осочками и ксерофильным разнотравьем среди дриадово-осочковых группировок с горно-тундровыми травами (например, на водоразделе истоков ручьев Легий и Средний Киннебелях).

В обоих типах группировок *F. piliferum*, как мы отмечали выше, занимает более заметное место в сложении растительного покрова по сравнению с другими обследованными осочковыми сообществами, чем и определяется здесь высокая численность *M. viridis*. Подчеркнем, что в таких пустошах, даже занимающих площадь в несколько квадратных метров, обычно в виде осочково-политрихумовых островков среди кустарничково-лилейниковой тундры, численность жука может быть очень большой. Подобные микростации (и жуков в них) мы

Численность жуков *M. viridis* в июле (особей
имаго на 100 ловушко-суток) в некоторых местообитаниях

Растительная группировка, местоположение	Чис- ло осо- бей	Период работы ловушек	Всего ло- вушко-су- ток	Всего ловлено жуков
Злаково-лишайниковые пятна на фоне лишайниково-осочко- вого покрова (4-4 ^I) ³	97,9	30.VI-25.VIII	860	287
Лишайниково-осочковая (4-4 ^I)	82,3	2.VII-25.VIII	810	337
Дриадово-осочковая, водораз- дел истоков руч. Клиннебелях	37,1	13.VI-25.VIII	1950	588
Разнотравные луговинки на фоне лишайниково-осочковых сообществ (4-4 ^I)	26,4	2.VII-25.VIII	810	103
Осочково-лишайниковая, водо- раздел ручьев Олень-Озерный (10-10 ^I)	17,4	10.VI-21.VIII	671	119
Дриадово-осочковая, седлови- на водораздела ручьев Олень- Клиннебелях (5-5 ^I)	11,9	16.VI-24.VIII	2130	121
Лишайниково-разнотравно-осоч- ковая с кассиопой (4-4 ^I)	10,4	2.VI-25.VIII	810	45
Осочково-разнотравно-лишай- никовая (4-4 ^I)	8,5	2.VI-25.VIII	810	33
Разнотравно-лишайниково-осоч- ковая, южный склон по правому берегу ручья Кварцевый	5,6	3.VI-27.VIII	1176	35

³ Примечание. В скобках - номер профиля на рис. 2

находили на высоте до 1750 м над ур. моря.

В остальных обследованных осочковых группировках численность *M. viridis* ниже, и ее уменьшение происходит как за счет меньшей доли в покрове *P. piliferum*, так и одновременно с ростом обилия пепельников в покрове, или, что тоже самое, с ослаблением ветра.

Так, на бровке (см. таблицу) в осочково-зубровкаво-лишайниковой (с *S. divergens*) и в лишайниково-осочковой микрогруппировках (с *P. piliferum*) относительная численность жуков составила 80-100 особей на 100 ловушко-суток в среднем за июль. В непосредственной близости, но уже в ветровой тени, обеспеченной понижением рельефа буквально на десяток сантиметров относительно перегиба склона, при проективном покрытии пепельников в 20-30% относительная численность падает до 28 особей на 100 ловушко-суток за тот же период. При последующем росте доли пепельников в покрове *M. viridis* перестают попадаться в ловушки; здесь не удается найти и их личинок даже при наличии *P. piliferum*. Примечательно, что не только личинки, но и имаго не найдены в группировках без осочки, буквально соседствующих с описанными: под кустами кедрового стланика, в куртниках мезофильных кустарничков, на пятнах густых пепельников, даже находящихся среди осочковых пустошей или примыкающих к ним. В каждой из них было отобрано осенью по 16 экзакторных проб (т.е. по 1 м^2), а все лето работали линии земляных ловушек.

Очевидно, что встречаемость насекомых за пределами "коренных" местообитаний, т.е. тех, где происходит развитие личинок, зависит от многих факторов. Например, обычно трудно обнаружить виды, имеющие небольшое время лёта. *M. viridis* попадался в ловушки на водоразделе ручьев Слень и Озерный в 1987 г. с конца мая по середину августа (рис. 3), причем наибольшая интенсивность приходи-

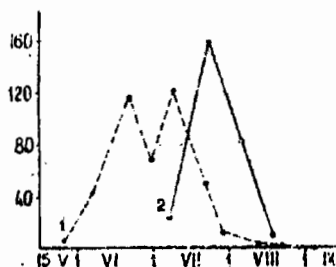


Рис. 3. Сезонная динамика численности жуков *M. viridis* (1) и *M. aeneus* (2) по данным земляных ловушек. По оси ординат — число жуков на 300 ловушко-суток, абсцисс — месяцы.

лась на вторую декаду июня - первую половину июля. Такой фенологии соответствует и размерный состав личинок, уходящих в зимовку: среди них присутствуют личинки всех размеров - от 2 мм (по-видимому, 2-й возраст) до 7 мм (последний возраст перед окукливанием). Личинки редко перемещаются по поверхности: во всех осочковых группировках на многие тысячи ловушко-суток приходится лишь 10 пойманных личинок *M. viridis*.

Главная причина отсутствия имаго в соседних биотопах, по-видимому, в жесткой стенотопности: личинок и жуков. В удаленных же от "коренных" местообитаний мы не находим жуков из-за их неспособности летать (Берман, Жигульская, 1989). Крыло *M. viridis* редуцировано, длина его чуть меньше длины элитры (их отношение равно 0,9), ширина составляет менее 3/4 от ширины элитры, т.е. крыло помещается под элитрой, не складываясь. У *M. aspeus* жуки летают, крыло развито нормально. При почти идентичных размерах тела двух видов у *M. aspeus* крыло в 1,6 раза длиннее и в 1,1 шире элитры. Редукция особенно сильно затронула верхнюю и нижнюю часть крыла *M. viridis*.

Очевидно, что пространственная локализация личинок и отсутствие "разлета" жуков затрудняют обнаружение *M. viridis*. Поэтому, несмотря на отрицательный результат тщательно проведенных нами поисков *M. viridis*, за пределами описанных выше ксерофильных сообществ, представляется необходимым продолжить исследование возможностей развития личинок как на *P. piliferum* в более мезофитных сообществах, так и на других видах мхов.

В дополнении к описанию биотопического размещения и численности *M. viridis* в верховьях Колымы приведем краткие сведения, полученные при рекогносцированных маршрутах по Чукотке.

На побережье Чаунской губы жуки были пойманы на южном макросклонке горы Нейтлин (около 350 м над ур. моря), где среди хаотического нагромождения глыб (до 1-2 м в диаметре) и россыпей камней по 5-25 см в поперечнике попадаются наклонные щебнисто-малоземистые террасы с криогенным бугристым наисреальфом. Межбугравые ложбины и склоны бугров заняты шикшей, телокняжкой, голубикой, мезофильными осоками; по дренируемым частям бугров располагаются лишайниково-дриадовые (*Cornicularia divergens* и *Dryas punctata*) группировки с *P. piliferum* и ксерофильными осоками (*C. turentis*, *C. alpina* spp. *arabica*), сибирским плуцком, зуронкой (*H. barba*), куртинками двояковыпуклой (*P. obovata*), ланцетки (*P. subulata* и т.д.

Однако осочки, в отличие от вышеописанных дриадовско-осочковых сообществ в верховьях Колымы, не образуют здесь ни сплошных займищ, ни даже латок, встречаясь чаще отдельными растениями или же редкой порослью.

На Амгуэме *M. viridis* был найден в группировках с *Carex purpurea* (Берман, 1988). Летом, 1989 г. мы многократно находили *M. viridis* в долине рек Экитики (левый приток Амгуэмы) и Чантальвергын (приток Экитики) на высоких террасах, по моренным увалам и на выходах коренных пород. Как и в верховьях Колымы, личинки этого жука населяют куртины *P. piliferum*, но только на сухих участках, маркируемых ксерофильными осочками, подробно описанных Ю. П. Кожевниковым (1989).

Вообще же ксероморфные сообщества с осочками типа выше обсужденных очень широко распространены в горных районах СВ СССР. В марте-апреле при проведении аэровизуальных работ по определению снеговала лгвенные снега осоковники узкими лентами великолепно просматриваются на большом расстоянии от маршрута на белом фоне гор. Мы наблюдали их по Охотоморскому побережью, в ряде районов верховий Колымы. Н.К. Кожин (1970) отмечает, что "в горах континентальных районов (где в долинах господствуют зимой штили) преобладают сильные ветры и метели. Например, на Сунтар-Хаята на высотах около 2000 м наблюдается 70-80 дней с метелями, на горе Бутугучаг (Зерховья Колымы) - 99 дней" (С. 121). Гляциолог А.Б. Булгаков считает бесснежность собственно водоразделов характерной чертой многих хребтов Чукотки (личное сообщение). Ю.Н. Кожевников (1989) указывает, что в континентальном районе Чукотки ксероморфные сообщества с доминированием *C. aurina* spp. *viridosa*, а также с *C. obtusata* приурочены к наиболее обдуваемым, в основном верхним частям гор. Все эти сведения позволяют предполагать столь же широкое современное распространение и *M. viridis*.

Фауна насекомых на осоковниках

Заметная аналогия с составом растительности обсуждаемых группировок прослеживается в составе населения беспозвоночных животных. Во всех сообществах, в которые осочка входит в качестве примеси (в степных, разного рода редколесных или горно-тундровых), *M. viridis* встречается единично и вместе с присутствующими данной растительной группировке беспозвоночными. Столь же неспецифично было население ранее обследованных аналогичных сообществ на Индигирке

(Караваяев; Добрецова, 1964)⁴, Колыме и Амгузуме (Берман, Мордкович, 1979; Берман, 1986), имеющих небольшую и протяженность, и площадь. В собственно осочковых сообществах с *P. piliferum* население, особенно герпетобияльное, зависит от ряда факторов. С одной стороны, в составе населения может оставаться большая доля вселенцев из окружающих местообитаний, с другой — по сухим и теплым местообитаниям из долин в горы подобно растениям (и вместе с ними) проникают лугово-степные и горно-степные виды, а из высокогорий — горно-тундровые и аркто-альпийские виды. Кроме того, на осоковниках встречен ряд видов, отсутствующих в иных местообитаниях Север-Востока СССР. В различных сочетаниях все они образуют население беспозвоночных животных, состав которого зависит от конкретного местоположения участка и складывавшихся условий. Ввиду ограничения объема статьи и не имея поэтому возможности привести материалы, характеризующие структуру населения, ограничимся несколькими краткими иллюстрациями.

Во всех обследованных осоковниках встречено в общей сложности около 20 видов полужесткокрылых из более чем 30 зарегистрированных во всех ксероморфных группировках на Колыме. Однако только на осоковниках обитает *Phlmodera kibortii* Jak.-вид, описанный из горных степей ЮВ Алтая, а позднее обнаруженный в реликтовых степях долины Индигирки (Берман, 1974; Винокуров, 1979; Берман, Мордкович, 1979). На степных участках бассейна Колымы он не был встречен; на осоковниках же в ряде случаев этот вид оказывается наиболее массовым среди клопов. Второй вид — *Antheminea euryota tamanini* Kersh., известный с Алтая, из Монголии (Кержнер) и СВ Якутии (Берман, 1974; Винокуров, 1979), был найден нами единично на степных участках Верхней Колымы у гор Сусуман, поселков Оротук и Ветренный, а кроме того, в сухих группировках горных тундр хр. Большой Анначат (Берман и др., 1984). На осоковниках же этот вид обычен.

Aelia frigida Kir.; также известный с ЮВ Алтая (с высокогорных остепненных лугов), из Якутии и Магаданской области (Винокуров; 1979), в частности с осочковых пустошей (Берман, 1988), видимо, в большей степени приурочен к долинным реликтовым степям и остепнен-

⁴ Необходимо уточнение видовой принадлежности осочки, формирующей описанные в указанной работе пустоши; ранее она была отнесена к *S. duriuscula* (Караваяев, Добрецова, 1964).

ным дугам. Такую же биотопическую приуроченность имеет и *Ph. laevilinea* Stal. — восточный степной вид, в большем количестве собирающийся в долинных ксероморфных местообитаниях. Много меньшую численность местообитания имеют также *Emblethis brachyotus* Horv. и *Alydus calcaratus* L.; некоторые другие, например *Crioceris nigropictus*, массовые на степных участках, на осоковниках, видимо, отсутствуют.

Среди жукелиц, собранных на осоковниках (также, примерно, 20 видов), ряд массовых видов, к сожалению, нуждается в дополнительной таксономической обработке / виды рода *Pterostichus* (*Cryobius*), *Narparus* cf. *torridoides* Reittl., *Carabus* cf. *odoratus* Motsch. и др. /. Среди надежно идентифицируемых и массовых выделяются два: *Trichosellus mannergeimi* R. Sahlb. — характерный тундровый вид, изредко встречающийся в верховьях Колымы по северным склонам и в горных тундрах, и *Carabus* sp. — новый вид, близкий к *C. massagetus* Motsch. и связанный, помимо осоковников, только с горными тундрами региона, где он обычен, а местами достигает значительной численности.

Из 12 видов долгоносиков, отмеченных на осоковниках, наибольший интерес представляют два: *Copioscleonus ferrugineus* Fähræus и *C. cineritius* Gyll., ареал которых охватывает Монголию (включая опустыненные степи), степные и остепненные территории южной Сибири. Первый вид также известен с Талмира, с правобережья нижней Лены (найден в 1908 г. Пфизенмайером вместе с *M. viridis*), из-под Верхоянска, Усть-Неры и из нескольких точек Магаданской области; второй вид, кроме основного ареала, собран на остепненном участке берега Охотского моря под Магаданом (наши сборы) и на Ольском плато Э.Т. Матисом (все данные из коллекции ЗИН АН СССР). Отметим также, что *Phytomyia ornatus* Car., связанный с бобовыми и идущий за ними от долины Колымы до горных тундр, именно на осоковниках имеет наибольшую численность — на дриадово-осочковом участке водораздела левого и среднего Кенкюбеляха в среднем за период его максимальной активности (13.VI-18.VII) попадало до 53 особей на 100 ловушко-суток.

На осоковниках зарегистрировано не менее 18 видов щелкунов (требуется уточнения число видов негастриин). Большая их часть — ксерофилы (например, *Prosternon sericeum* Gebt., *Limonius koltzei* Rtt.) и мезоксерофилы (*Hypnoidus hyperboreus* Gyll., *Orythales verraticornis* Payk., *Selatosomus melancholicus* F.; по западинам

встречаются личинки мезофильных *Denticollis varians* Germ. и *Nurpoidus baerlii* Motsch. Однако почти на всех обследованных участках среди щелкунов выделяется супердоминант *Negastrius* sp. n. (авторы описания этого жука предполагают дать ему название *N. artemis* из-за редукции крыльев, по личному сообщению Е.П. Бессолидной). Его доля среди жуков, погавших в ловушки, составляет 70-96%, а относительная численность - до 178 особей на 100 ловушко-суток в шале. Ранее указанный нами для одного из участков осочковых пустошей как массовый *N. simplicinotatus* (Герман, 1988) в большинстве других группировок с *S. argenteus* встречается единично.

На осоковниках, расположенных в пределах пояса редколесий, обитают три обычных для района вида саранчовых, проявляющих себя как широкие ксерофилы *Shorttipus fallax* Zub., *Comptosia sibiricus* L. и *Melanoplus frigidus* Boh. Кроме них на осоковниках обычна, а местами доминирует, пятнистая кольчатка *Aeropedelus variegatus borealis* Misch., представленная на СВ СССР, в отличие от гор Южной Сибири (Бережков, 1951), только высокотерной популяцией. По осоковникам из горных тундр, где приурочена к сухим бровкам с зубчатой и осочками, она опускается в долины; аналогичную привязанность этого вида мы наблюдали на тундро-стенных участках долины Амгуэмы (Герман, 1986).

На осоковниках в массе найдена цикалка *Athyanaella madagala* Em., недавно описанная А.Ф. Емельяновым (1988) по сборам сотрудников нашей лаборатории из щебнистых горных тундр водораздела гучьев Олень и Озерный. Этот вид относится к подроду *Amyrtaea*, в который входят в пределах Палеарктики два вида из Монголии, один - с о-ва Врангеля (Ануфриев, Емельянов, 1988), а в Северной Америке - 38 видов, в том числе самые северные американские цикалки (Wicksler, Johnson, 1987) и ископаемый экземпляр *Athyanaella* sp. из отложений не моложе плиоцена с канадского острова Мелден. округ Франклина (Matthews, 1974), обитающий, следовательно, много севернее современных представителей рода⁵.

Приведенные краткие примеры не подтверждают ранее высказанное нами предположение об отсутствии в этих группировках специализиро-

⁵ Эти сведения мне любезно сообщил Г.А. Ануфриев.

го населения беспозвоночных животных (Берман, 1986). Ряд вышеназванных видов, общих как для степных обществ долин Колымы и Индигирки, так и для степей Алтая, свидетельствуют о былых их связях с горными системами Южной Сибири; *Athyasella tagadana* свидетельствуют о доплейстоценовых американо-азиатских обменах, а *M. viridis* и *N. gastricus* sp. n. — о самобытности истории этих сообществ. Наконец, совместное присутствие степных, горно-тундровых и аркто-альпийских видов позволяет рассматривать население части обследованных осоковников как один из вариантов тундро-степного. Мы, вероятно, имеем дело с современными горными аналогами некоторых из многочисленных тундро-степных композиций насекомых (точнее, их остатков) из плейстоценовых отложений.

Все высказанные суждения относительно населения беспозвоночных животных осоковников следует рассматривать в качестве предварительных. Остается неясным важнейший вопрос — о соотношении в составе населения осоковников вселенцев из окружающих местообитаний и "собственных" видов (т.е. развивающихся здесь). Население и герпетобнальное, и почвенное представляет столь значительный интерес, что его анализу будет посвящена специальная публикация.

Биотопическое распределение *M. aeneus*

Биотопическое распределение *M. aeneus* имеет иной, чем у *M. viridis*, характер. Личинки этого жука в континентальных районах Северо-Востока СССР встречены на разнообразных сухих луговых участках в куртинах мха *Seratodon purpureus*⁶. Наибольшая численность личинок — до 71 особи в образце 25 x 25 см — отмечена на древних песчаных дюнах в нижнем течении руч. Линковый. Южные и восточные склоны дюн заняты редкостойными травяно-кустарничковыми и лишайниково-кустарничковыми лиственничниками, иногда с осиною и одиночными кустами кедрового стланика. На послепожарных участках пески не закреплены, и во фрагментарном покрове доминируют *Carex obtusata*, *C. vanheurckii*, *Thymus serpyllus*, *Pulsatilla multifida* и др. *M. aeneus* найдены и на других участках этого, некогда значительного, а затем размывтого рекой песчаного массива, обозначенного сохранившимися фрагментами вниз по долине Колымы от руч.

⁶ По П. Денсону (1987), с этим же мхом в Северной Америке облигатно связан *Morychus aeneolus*.

Линковый до р. Киен-Сьюель и далее до устья р. Дебин. Высокой была численность этого жука также на правобережье руч. Хайлик (ниже Линкового по течению Колымы примерно на 15 км) в группировке с доминированием в покрове прострела, гвоздики (*D. gerani*) лапчаток (*Potentilla multifida* и *P. arenosa*) и на коренном склоне террасы Колымы по правому берегу р. Сибит-Тыллах у ее устья. На склоне ранее, видимо, был разнотравно-брусничный лиственничник; после вырубки лиственницы и значительного повреждения поверхности склон зарос вторичной растительностью: по выпуклым элементам рельефа - *Carex obtusata*, *C. vanheurckii*, змееголовник и другое ксерофильное разнотравье, а также кипрей, редкие кусты шиповника; по ложбинам, где относительно влажнее, покров образован лапчатками *C. purpurea*, а также политрихумовыми мхами, местами с брусникой, толокняной и т.д.; почвы эродированные, сильно смытые гумусовые подбуры, щепнистые, но со значительной долей пылеватой фракции в мелкозем. Здесь относительная численность составляла 30,6 особей на 100 ловушко-суток в среднем за июль в 1987 г. (рис. 3). Одиночные же жуки попадались в ловушки в различных биотопах пояса редколесий, в том числе и на наледях, но не выше 900 м над ур. моря, т.е. при переходе к горным тундрам. Так, одиночные жуки были собраны на травяно-брусничной поляне среди гари по березовой поросли (550 м над ур. моря), в редком травяно-мертвопокровном осиннике (450 м), в послепожарном лиственничнике - жердняке - на поляне с доминированием политрихумовых мхов (500 м), на травяно-кустарничковых участках в разреженных зарослях кедрового стланика (650 м), а также в группировках с *C. argipensis* (800 м).

Заслуживает внимания единственный известный нам случай совместной встречаемости жуков обоих видов. На уступе цокольной террасы Колымы у устья р. Киннебелях, заросшем лиственничным мелколесьем, узкая полоска 2,5-3,5 м над обрывом к реке и протяженностью в 25-30 м занята очень бедной лишайниково-осочковой (*C. argipensis*) группировкой. Ближе к обрыву доминирует *Cornicularia divergens*, есть небольшие пятна *P. piliferum*, ближе к лиственницам встречаются пепельники, алектории и другие лишайники; куртинки *C. purpurea*; на участках без сомкнутой растительности обычны горноколосник, козелец, гипсофила, камнеломки. В период с 26 VI по 5 VII 87 г. в 15 ловушек здесь поймано 10 *M. viridis* и 8 *M. aeneus*.

На южном побережье Чаунской губы 5 особей *M. aeneus* найдены нами на супесчаных отложениях берегов: валов в прудушной части

р. Чаун (близ одноименного стационара ИБПС ДВО АН СССР). Фрагментарный — пичерный — растительный покров этих своеобразных участков не имеет каких-либо черт остепенения, но резко выделяется ксеромерфностью среди характерной обстановки приморской заболоченной тундры. Можно полагать, что указание С.В. Киселева (1981) на сборы *Chrysothrix rutilans* на о-ве Айон, где этот жук "... единично стечался на сухих песчаных участках с разнотравно-злаковой растительностью и тонкой пленочкой мхов" (С. 23) в действительности относится к *M. aeneus*. В общей *M. aeneus* пойманы нами в течение июля 1988 г. в земляные ловушки на южном склоне г. Трехвершинной, расположенной на правом берегу р. Палигаам у выхода ее из гор на равнину. Примерно в средней части склона (70-80 м над ур. моря) дельевый рельеф разбит на бугры, ложбины между которыми заняты пятнами багульника, шикши, политрихумовых мхов и другой мезофильной растительностью, а по буграм располагаются куртины шиповника, прострела, змееголовника, дриады, брусники, мелкие латки *Selaginella sibirica*; осочки (*S. aurina* var. *arapiscarpa*, *S. obtusata*) не образуют здесь плотных дернин, а встречаются в виде примеси и в комбинации с названными выше видами.

Лёт жуков *M. aeneus* охватывает на верхней Колыме практически весь теплый период. Первые жуки отмечены в конце мая, последние — 19 сентября, массовый лёт — в июле.

К реконструкции плейстоценовых ландшафтов

Опираясь на узкую экологическую специализацию *M. viridis*, выражающуюся в строгой биотопической приуроченности и олигофагии на *F. piliferum*, можно реконструировать некоторые черты ландшафтной обстановки тех периодов плейстоцена, в отложениях которых этот жук встречается в значительных количествах.

Выше мы описали, что *M. viridis* обитает в нашем районе на всех высотах; он собран также на степных участках долин Колымы и Индигирки и на тундро-степных — Чаунской низменности и долины Амгуэмы. В этом свидетельство значительного термического диапазона, в котором могут благополучно развиваться личинки *M. viridis*. Точнее, личинки могут довольствоваться относительно небольшим количеством тепла, но способны также развиваться и при высоких температурах. Годовые суммы положительных среднесуточных температур воздуха в горной тундре хребта Большой Анначаг на высоте 1750 м составляют 720°, в долине Колымы (400 м) — 1400°, и на Амгуэме

(одноименная метеостанция) - 730° (Алфимов, Булгаков, 1980; Справочник ..., 1967). Если учесть термические условия экзотных степей на Индигирке, то амплитуда приемлемых температур для обсуждаемого вида станет еще большей. Таким образом, *M. viridis* также, как и *S. argunensis*, несомненный ксерофил со значительной толерантностью к температурам среды, и отнесение его к группе тундровых ксерофилов (Кузьмина, 1989) вряд ли оправдано.

Однако именно большая экологическая амплитуда ксерофилов и растений, и животных - делает их плохими индикаторами более детальных черт эдафических условий (Берман, 1986). Спора на них сопряжена с опасностью значительного нивелирования реконструируемых условий: относительно реально имевших место. Но два обстоятельства, помимо ксеротичности обстановки, *M. viridis* индицирует уверенно: сильные ветры зимой, сдувающие снег, и общий характер растительного покрова.

В верховьях Колымы присутствие осочек *S. argunensis* и, видимо, *S. rupestris* форма и размер участков с их группировками зависят, прежде всего, от зимнего ветрового режима. Ими заняты все изветные нам на обследованной территории бесснежные участки, кроме, разумеется, обрывов и скал. Напротив, на подходящих, казалось бы, для них местоположениях - по верху хребтов, безлесным, щебнистым, хорошо дренируемым и т.д., но заснеженным и, следовательно, не находящимся в жестком ветровом режиме, - осочек нет, и в покрове обычно преобладают кустистые лишайники и кустарнички, нередко за пределами кедрового стланика.

На чем же основана хионофобность осочек? Ветер зимой, снося снег, не только уясточает температурный режим для растений, почвы и зимующих организмов, но и лишает их укрытия от снежной коррозии, морозного иссушения и других воздействий. Высокие кустистые лишайники вместе с остатками гислых растений выносятся за пределы наветренных участков. Проклюстость ветру из лишайников помимо апилитов может быть *Cornicularia divergens*, целиком олеяясь всем своим ветвящимся крчиковатым телом за лобке выступы почвы, камень, растения и т.д. Напротив, ослабление ветра сказывается в увеличении доли кустистых лишайников в покрове, поселении их в мезокрином пространстве и непосредственно на дернинах, что приводит к уянетению осочек, затем - к их замещению лишайниками, а затем и мезофитными (из высших растений) группировками. Таким образом, в основе хионофобности *S. argunensis*, также, как, видимо, и *S. rupestris* (Бторова и др., 1966), лежит принадлежность к ветру дур-

ним" местоположениям (в определенном смысле - "анемофилия"), где ветер как бы снимает с них биотопический пресс других растений, в первую очередь кустистых лишайников. Для существования осочковых пустошей, вероятно, достаточно, чтобы сильные ветры, "пропалывающие" осочки от лишайников, случались хотя бы раз за зиму.

Летние ветры, по-видимому, также сказываются на характере растительности, но в меньшей мере, прежде всего из-за гибкости и меньшей ломкости живых или влажных растений. При разреженном покрове ветры усугубляют и без того низкую влажность почв автоморфных местоположений. Это, в свою очередь, должно препятствовать вселению мезофильных видов. С другой стороны, открытость ветрам создает испарительный режим почв (не столько действием высоких температур, сколько ветром), способствующий увеличению pH почвы до 4,8-5,6, т.е. до слабокислой реакции; последнее может способствовать вселению степных видов. Многие другие, не затронутые нами аспекты возможного влияния ветров на ксеротические ландшафты подробно рассмотрены в работе Р.Д. Гатри (1976); мы практически солидарны с ним и не будем на них останавливаться.

Можно также предполагать, что растительный покров был сложен, в основном низкотравными группировками с господством ксерофильных осочек, вероятнее всего из *S. argunensis*. Еще раз подчеркнем, что *S. argunensis* несовместима ни с лишайниковыми, ни с моховыми, ни с травяными, ни с кустарничковыми (или их сочетаниями), ни тем более кустарниковыми или древесными сомкнутыми сообществами. Предположение о господстве осочковых группировок в долинах северных рек уже высказывалось в литературе. "Швегер (Schweger, 1979) показал, что в позднелайстоценовых споровопыльцевых спектрах из аллювиальных отложений многих крупных рек Северо-Центральной Аляски доминирует пыльца осочковых; злаки же, особенно полныи, играют подчиненную или даже весьма скромную роль" (Крцев, 1981. С. 91). И далее Б.А. Крцев по аналогии со степями Забайкалья и Индигирской лесостепью предполагает, что подобные спектры могли формироваться на засушливых территориях, где "... подножия склонов, днища долин и котловин усыхающих озер покрыты осочковой степью с господством типичной степной амфиберингийской *Carex duriuscula* ..." (Там же. С. 92).

В предлагаемой реконструкции растительного покрова органическое место занимает сибирский плаунок - частый, но не обязательный спутник осочки на каменистых участках, особенно по выходам корен-

ных пород с тонким чехлом мелкоземля; однако он бывает обильен и на мелкоземистой малощебнистой почве. Плаунок во многом сходен с *S. arguensis* и *S. purpurea* по требованиям к среде. Он встречается нами в той же термической амплитуде условий, что и осочка, способен переносить длительное иссушение (на гербарном листе жизнеспособность растения сохранялась более года!), ветроустойчив благодаря придаточным корешкам, крепящим каждую новую часть побега к почве. Судя по наблюдениям, на осоковниках плаунок вполне успешно переносит отсутствие снега, но вероятная его хионофобность нуждается в специальном исследовании. По-видимому, как и осочки, на участках с любым сомкнутым покровом плаунок отсутствует.

Учитывая хорошую сохраняемость спор плаунка и возможность идентификация их до вида в отличие от семян многих высших растений, в частности интересующих нас осочек, а также выдающуюся роль плаунка в ряде палиноспектров, могущих оказаться ключевыми для понимания четвертичной истории (Верховская, 1988), необходимы дальнейшие исследования его экологии.

Все сказанное выше не ставит под сомнение существование иной растительности, например мезо- и гигрофильной, по понижениям рельефа. Однако признание аридности общей обстановки несомненно подразумевает сокращение позиций этих экологических групп в мозаике растительного покрова.

Состав группировок с доминированием *S. arguensis*, как было показано выше, может быть весьма различным в зависимости от конкретного местоположения (зона, пояс, ландшафт, абсолютная высота, ориентация, окружение и т.д.). Поэтому последующие шаги реконструкции могут быть осуществлены на основе параллельного анализа состава максимально большого числа современных растительных группировок с *S. arguensis* и населения беспозвоночных животных, и сопоставления результатов такого анализа с ископаемыми материалами.

Уже сейчас просматриваются полевые ситуации. Совместная встречаемость *M. viridis*, слоников рода *Stephanocleonus*, жулици *Cymindis arctica* Kryzh. et Metz. и ряда других, несомненно, свидетельствует об относительно высоких летних температурах в местах их обитания (Берман, 1983; Киселев, 1981; Киселев, Колесникова, Рыбакова, 1987). Однако в оценке величин этих температур есть разночтения и они принципиальны. В указанной выше работе С.В. Киселев с соавторами ошибочно трактует данные климатических справочников (Агроклиматический справочник ..., 1963; Прикладной клима-

тический ..., 1960) по межгорным долинам Яны и Индигирки и низовьям Колымы. Авторы пишут, что в бассейнах Яны и Индигирки " ... температура на поверхности почвы в июле колеблется от 16 до 20° при температурах воздуха от 12,5 до 15,5° Цельсия" (С. ПБ). На самом деле, в Оймяконской котловине температуры воздуха нередко превышают 30°: средний из абсолютных максимумов в июле здесь 28° (Справочник ..., 1966). По-видимому, авторы имеют в виду среднемесячные значения температур воздуха. Приводимые в справочнике температуры почв обычно измеряют на специальных унифицированных площадках (лишенных растительности, разрыхленных и т.д.), расположенных непременно на горизонтальных площадках, как правило, на террасах рек. Степные же группировки, с которыми связаны термофильные виды, приурочены в большинстве своем к южным склонам, имеющим резко отличный от ландшафтного окружения микроклимат. Так, в Оймяконской же котловине поверхность почвы в жаркие дни на степных склонах прогревается до 58-60°, и даже на глубине 5 см среднесуточные температуры достаточно велики. К примеру, за период 30.06-3.07.1979г. они составили 18,1° при среднем максимуме в 22,6° (неопубликованные данные автора и А.А. Алфимова). Эти цифры вполне сопоставимы с аналогичными данными по метеостанциям "Кзыл" (Справочник ..., 1970) и "Кох-Агач" (Справочник ..., 1967), расположенным в горных степях. Вряд ли оправданно подобную термическую обстановку называть криоксеротической, точнее ее относить к северному варианту термоксеротической, что, видимо, одно и то же, - к микротермостепной.

Присутствие в ископаемом состоянии остатков термоксерофитов позволяет предполагать, что вмещающие их отложения формировались в эпохи, когда летние температурные условия были как минимум аналогичны современным в бассейне Верхней Индигирки (Берман, 1983).

Напротив, отсутствие термоксерофилов и доминирование *M. viridis* при значительной доле тундровых ксерофилов, по С.В. Киселеву (1981) - жукалицы - *Pterostichus sublaevis* J. Sahlb., *P. rubripes* Motsch., листоеды *Chrysolina cavigera* J. Sahlb., *Ch. subvillosa* Malln. и т.д.) маркирует группировки типа сухих, обычно бесснежных зимой тундр. Именно эти сообщества можно считать криоксеротическими.

Важно подчеркнуть, что в обоих типах сообществ будут встречаться близкие к *M. viridis* по толерантности к температурам насекомого, например, слоники *Phytomyia ornatus* Cap. (С.В. Киселев

относит его также к тундровым ксерофилам), *Sitona ovirens* Nashh., *Coniocleonus ferrugineus* Fähræus и др. индигирские только ксеротичность обстановки, но никак не термиту. Названные виды нередки в разных природных зонах, а также в горах, поэтому, в отличие от тундровых, мы предлагаем называть их широкими ксерофилами. Будучи не требовательными к теплу, они могли сохраняться при изменениях климата и ландшафтной обстановки.

Совместная встречаемость в ископаемом состоянии термо- и криоксерофилов как наиболее интересна, так и наиболее сложна по терминологии, которая должна отражать тундро-степной характер ландшафтной обстановки. Понятно, что обсуждаемые горные осыревшие и ископаемые приморские сообщества с *M. viridis* заведомо не тождественны. Известные сейчас в тундровой зоне реликтовые участки со степными и лугово-степными растениями - разного рода "тундро-степи" (Кожеников, 1984, 1989; Петровский, 1978; Юцев, 1981) - обычно невелики по площади и сильно обеднены; они в лучшем случае могут быть использованы в качестве моделей для реконструкции периодов с относительно небольшой континентальностью климата. При рекогносцировочном обследовании тундро-степных участков на о-ве Врангеля, долины Амгуэмы и Чаунской низменности мы не нашли с этих видов беспозвоночных. Вряд ли можно обнаружить сейчас в тундровой зоне сообщества со слониками рода *Stephanocleonus* или другими столь же термофильными видами. В верховьях же Яны и Индигирки на степных реликтовых участках разнообразие степных видов насекомых в целом сейчас много выше, чем наблюдаемое во всех плейстоценовых материалах с ЮЗ СССР. Бассейны верховий названных рек мы рассматриваем в качестве рефугиумов степной биоты (Берман и др., 1979; Берман, 1982), существующих ныне, благодаря значительной удаленности от побережий океанов и потому сохраняющих высокую степень континентальности.

Присутствие в ископаемом состоянии на Приморских равнинах термоксерофилов однозначно трактуется разными авторами как следствие большой континентальности климата. Развивая эту точку зрения, можно предположить, что степные группировки занимали хорошо дренируемые участки речных террас; тундровые ксерофилы обитали либо тут же, либо собственно в тундровых местобитаниях. И термо-, и криоксерофилы могли занимать одну и ту же территорию, будучи распределенными по элементам мерзлотного микрорельефа: первые - по буграм, вторые - по ложбинам. Важно, что в захороненных насекомых отсутствовали коммлексы, интерпретируемые ныне как тундро-степные сообщества.

Летом 1989 г. мы рекогносцировочно обследовали долину среднего

течения р. Амгузмы и низовья ее притока - р. Эжитики. Здесь на высоких поймах разного уровня нередки различные ксероморфные группировки с *Carex supina* var. *spaniscarpa*, *Selaginella sibirica*, *Cornicularia divergens*, *Politrichum piliferum*, *Dianthus repens*, *Aster sibirica*, *Alyssum obovatum*, *Selene stenophila*, *Dryas octopetala*, *Diapensia obovata*

и др.

Вполне вероятно, что в этих сообществах будет обнаружен *M. viridis*, найденный нами, как отмечалось, во многих точках бассейна Амгузмы. В этом случае можно также ожидать, что остатки хитина *M. viridis* будут выявлены в формирующихся ныне отложениях пойменных водоемов. Эти водоемы, находящиеся среди описанных выше старопойменных сообществ представляются нам одной из правдоподобных тафономических моделей ископаемых криоксерофильных комплексов с *M. viridis*. Более термофильные (но без *Stephanocleonus*) комплексы на речных террасах могут, вероятно, существовать ныне в долинах верховий рек Тангер и Белая. Из-за защищенности хребтами от вторжений холодных воздушных масс, долины верховьев названных рек теплее обследованной части бассейна Амгузмы и Пелявама, а кроме того, здесь сохранились обширные, хорошо дренируемые и занятые ксерофитной растительностью террасы разных уровней (личное сообщение геолога А.И. Бутенко).

Подводя краткий итог сказанному выше и чтобы не повторяться, выделим лишь некоторые моменты.

Судя по обширности ископаемого ареала и частому появлению в значительных количествах в разные периоды плейстоцена, *M. viridis* казался бы, должен быть экологически пластичным видом, т.е. способным существовать в разных климатических ландшафтных условиях. Однако его современное биотопическое распределение и вероятная монофагия на *P. piliferum* свидетельствуют, напротив, - об узкой экологической специализации. Если этот вывод и допущение неизменности экологии *M. viridis* с нижнего плейстоцена до наших дней справедливы, то есть основания характеризовать условия формирования отложений с многочисленными остатками *M. viridis* некоторыми общими чертами, среди которых, в первую очередь, можно назвать:

- малоснежность и хотя бы периодические сильные ветры зимой;
- ксеротичность летней обстановки, меняющуюся по теплообеспеченности от криоксеротичной до микротермно-степной;
- господство в мозаике растительного покрова разного рода раз-

реженных хионофобных группировок, вероятно с *S. arguensis* и (или) близких экологически и таксономически видов, а также с непременным присутствием *P. piliferum*;

варьирование состава группировок по соотношению степных и тундровых растений в зависимости от теплообеспеченности и характера криогенного микро- и нанорельефа;

аналогичное варьирование состава населения беспозвоночных животных.

Выводы о малоснежности, ветренности, ксеротичности и варьировании теплообеспеченности не противоречат ранее полученным (Гатри, 1976; Тугаринов, 1929; Шер, 1967). Поскольку подавляющая часть разрезов, в том числе и отложений с остатками *M. viridis* представлена пойменными фациями, а в ряде случаев - и русловыми (Шер и др., 1979), постольку возможность пространственно-экстраполяции любых моделей реконструкции, строго подходя, даже за пределы поймы, весьма ограничена. Однако названные выше климатические характеристики, по-видимому, можно экстраполировать достаточно широко, так как они применительно к равнинам общи для климатической обстановки значительных территорий масштаба крупного региона.

Предлагаемая реконструкция носит, в известном смысле, максималистский характер, особенно учитывая распространенность в плейстоцене *M. viridis* и его местообитаний. Однако, обсуждение возможных связей травоядных животных "мамонтной фауны" со скудным растительным покровом ооковичиков представляет большую самостоятельную тему, выходящую за рамки настоящей статьи.

Литература

Агроклиматический справочник по Якутской АССР. Л., 1963. 146 с.

Алфимов А.В., Булгаков А.Б. Основные особенности климата горных тундр верховьев Колымы и Индигирки // Горные тундры хребта Большой Анчагач (верховье Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 7-32.

Ануфриев Г.А., Емельянов А.Ф. Подотряд Cicadinea (Auchenorrhyneta) - Цикадовые // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. 1988. Т. 2. С. 12-41.

Березков Р.П. Саранчовые Тувинской области // Изв. Вост.-Сиб. фил. АН СССР. Сер. Биол. 1951. Т. 4, вып. 1. С. 17-23.

Берман Д.И. О экологическом статусе приполярных степей Якутии // Биол. проблемы Севера: Тез. докл. VI симпози. Якутск, 1974.

С. 163-165.

Берман Д.И. О фауне и населении насекомых реликтовых степей Верхней Индигирки // Тез. докл. XI Конгр. ИНКСА. М., 1982. Т. 3. С. 46-47.

Берман Д.И. О возможности реконструкции летних условий криоксеногических эпох Берингии: по энтомологическим данным // Биол. пробл. Севера: Тез. X Всесоюз. симпоз. Магадан, 1983. Ч. I. С. 47-48.

Берман Д.И. Фауна и население беспозвоночных животных тундростепных группировок острова Врангель // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток: ДВО АН СССР, 1986. С. 148-160.

Берман Д.И., Алфимов А.В. О зоогеографической принадлежности степей Верхней Индигирки // Тез. Всесоюз. Зоогеограф. конф. М., 1984. С. 167-169.

Берман Д.И., Бельгер Б.А., Чевризов Б.П. Термофотоэлектрод для учета почвенных беспозвоночных мезофауны // Зоол. журн. 1988. Т. 17, № 7. С. 1056-1060.

Берман Д.И., Бударин А.М., Бужало С.П. Фауна и население беспозвоночных животных горных тундр хребта Большой Анначаг // Почвенный ярус экосистемы горных тундр хребта Большой Анначаг (верхове Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 98-134.

Берман Д.И., Винокуров Н.Н., Коротяев Б.А. О берингийских связях фауны долгоносиков (Curculionidae), жуков (Carabidae) и клопов (Heteroptera) // XIV Тихоокеан. научн. конгр. Хабаровск, 1979. Комитет СД. М., 1979. С. 205-206.

Берман Д.И., Жигульская З.А. Об отличиях жуков-пильчелющиков *Moguchus aeneus* и *M. viridis* (Coleoptera, Curculionidae) и описание их личинок // Энтомолог. обозрение. 1989. Т. 68, вып. 3. С. 612-619.

Берман Д.И., Мордкович В.Г. Зоологические особенности приполярных степей СВ СССР // Бюл. МОИП. 1979. № 1. С. 39-45.

Верховская Н.Б. Мамоновы экосистемы и причины их исчезновения // Журн. общей биологии. 1988. Т. XLIX, № 1. С. 70-83.

Винокуров Н.Н. Насекомые полужесткокрылые (Heteroptera) Якутии. Л.: Наука, 1979. С. 232.

Гатри Р.Д. Влияние окружающей среды на размеры тела, "социальные" органы, параметры поглядий и вымирание млекопитающих Берингии // Берингия в кайнозое: Материалы Всесоюз. симпоз. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 296-322.

Горные тундры хребта Большой Анначак (верховье Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 180.

Егоров Т.В., Петровский В.В., Толмачев А.И., Юрцев В.А. Арктическая флора СССР. Вып. 3. Семейство Сурегасеа. М.; Л.: Наука, 1966. С. 175.

Караваев М.Н., Добрецова Л.А. Краткий очерк растительности долины р. Нера в ее нижнем течении (бассейн Верхней Индигирки) // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № II. С. 1544-1558.

Кержнер И.М. Новые и малоизвестные полужесткокрылые Heteroptera с Дальнего Востока СССР // Новые виды морских и наземных беспозвоночных. Л., 1972. С. 276-295. (Тр. ЗИН АН СССР, т. 52).

Киселев С.В. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. М., 1981. 116 с.

Киселев С.В., Колесников С.Ф., Рыбакова Н.О. О климате вегетационного периода при формировании отложений "ледового" комплекса на р. Омолон // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1987. Т. 62, вып. I. С. 113-119.

Кликин Н.К. (ред.). Прикладной климатический справочник Северо-Востока СССР. Магадан, 1960. 426 с.

Кликин Н.К. Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 101-129.

Кожевников Ю.П. Историческая фитогеография Чукотки 1984-1985. Деп. в ВИНТИ. Ч. I. 240 с., 2.05.84 № 3307; Ч. II. 231 с., 7.08.85 № 5912; Ч. III. 220 с., 7.08.85 № 5913.

Кожевников Ю.П. География растительности Чукотки. Л., 1989. 175 с.

Кузьмина С.А. Позднекайнозойские насекомые бассейна Алазеи (Колымская низменность) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1989. Т. 64, вып. 4. С. 42-55.

Кузьмина С.А., Коротяев Б.А. Новый вид жуков-пильчатых рода *Moguchus* Er. (Coleoptera, Curculionidae) с Северо-Востока СССР // Энтомол. обзор. 1987; т. 66, вып. 2. С. 342-344.

Морган В., Морган Э., Асуорт А., Беттис Д.В. Позднекайнозойские ископаемые жуки Северной Америки // Природные условия США в позднечетвертичное время. Поздний плейстоцен. Л.: Гидрометеоиздат. 1986. С. 320.

Специальный определитель обитающих в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964. С. 919.

Определитель высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974.

Петровский В.В. Географические связи флоры острова Врангеля (в связи с проблемой Берингийской суши) // Ботан. журн. 1978. Т. 58, № 5. С. 637-648.

Пояс редколесий верховий Колымы (район строительства Колымской ГЭС). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1965. 160 с.

Прикладной климатический справочник Северо-Востока СССР. Магадан, 1960. 426 с.

Реут А.Т. Растительность // Север Дальнего Востока. М.: Наука. С. 257-291.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1988. Т. 3. С. 421.

Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеозадат, 1966. Вып. 33, ч. 2. 398 с.; 1967. Вып. 24, ч. 2. 398 с.

Стриганова Б.Р. Семейство *Вуггидидае* - пилльщики // Определитель обитавших в почве личинок насекомых. М.: Наука, 1964. С. 336-339.

Тугаринов А.Я. О происхождении арктической фауны // Природа. 1929. № 7-8. С. 654-679.

Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 1. 536 с.
Хохряков А.П. Флора горных тундр юго-восточных острогов хребта Большой Анначаг // Горные тундры хребта Большой Анначаг. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 79-83.

Хохряков А.П. Флора Магаданской области. М.: Наука. 398 с.

Шер А.В., Каплина Т.Н., Гитерман Р.Е., Ложкин А.В., Архангелов А.А., Вирина В.И., Закигин В.С., Киеелев С.В., Кузнецов Ю.В. Путеводитель эокурсии. Тур. XI, XIV Тихоокеан. науч. конгр. М.: Наука, 1979. II6 с.

Шер А.В. Ископаемая сайга на севере Восточной Сибири и Аляске // Бл. по изучению четвертичного периода. М., 1967. № 33.

Юрцев Б.А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. С. 168.

Bloker H.D., Johnson J.W. Subgenera of the genus *Athysanella* Baker (Homoptera, Cicadellidae, Deltocephalinae- and a proposed phylogeny // *Auchenorrhyncha Meeting 6-th, Turin, Italy, September 7-11, 1987; Abstracts. Turin, 1987. P. 17.*

Johnson P.J. Larval taxonomy, biology and biogeography of the

genera of north american byrrhidae (Insecta: Coleoptera) // A Thesis Degree of Master of Science with a Major in Entomology. 1987. P. 268.

Matthews I.V. A paleoenvironmental analysis of three late Pleistocene Coleopterous assemblages from Fairbanks, Alaska // Quaest Entomol. 1968. Vol. 4. P. 202-224.

Matthews I.V. A preliminary list of insect fossils from the Beaufort formation, Meigen Island, District of Franklin // Geol. Surv. Canada. 2 1974. Paper, 74-1, pt. A. P. 203-206.

Schweger Ch.E. Late Pleistocene vegetation of Eastern Beringia: pollen analysis of dated alluvium. Paper. N. Y., 1979. P. 29.