

Российская академия наук

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 80 № 3 2001 Март

Основан в 1916 г. акад. А.Н. Северцовым

Выходит 12 раз в год
ISSN 0044-5134

Главный редактор

Ю.И. Чернов

Редакционная коллегия:

**А.Ф. Алимов, В.Н. Большаков,
В.Д. Гуляев, В.Р. Дольник, Р.Д. Жантиев,
Э.В. Ивантер, Н.Н. Иорданский, О.Г. Кусакин,
М.В. Мина, Д.С. Павлов, Ю.Э. Романовский,
А.С. Северцов (зам. главного редактора), Л.Н. Серавин,
Я.И. Старобогатов, Н.А. Формозов (ответственный секретарь),
А.Б. Цетлин, С.Ю. Чайка, А.В. Чесунов**

Зав. редакцией **Г.В. Ветрова**

Адрес: 117990 ГСП-1, Москва, ул. Вавилова, 34, комн. 346

Тел. (095) 135-71-39

**Москва
Издательство “Наука”
Международная академическая
издательская компания “Наука/Интерпериодика”**

УДК 595.762.12

СЕМЕЙСТВО ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) В АРКТИЧЕСКОЙ ФАУНЕ. СООБЩЕНИЕ 2

© 2001 г. Ю. И. Чернов¹, К. В. Макаров², П. К. Еремин¹

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 117071

²Московский педагогический государственный университет, Москва 129278

Поступила в редакцию 01.06.2000 г.

Арктическую фауну жужелиц составляют виды примерно 25–27 родов, относящихся к двум десяткам триб. Большинство триб представлено одним-двумя родами. В Арктике отсутствуют многие роды и крупнейшие таксоны более высокого ранга, составляющие существенную часть голарктической фауны. Как и в других группах энтомофауны, не наблюдается прямой зависимости представленности таксонов в арктической фауне от их общего объема, заметную долю составляют малые роды. Приводится обзор видового разнообразия триб и родов арктической карабидофауны. Охарактеризованы фауногенетические комплексы: горносибирский, тундростепной, интразонально-гигрофильный. В семействе жужелиц нет гиперарктов, можно выделить 2–3 эваркта, не менее 15 гемиарктов и около 20 – гипоарктов. В арктической карабидофауне проявляется тенденция повышения удельного веса таксонов нижней половины филогенетической системы семейства, групп и видов с определенными чертами примитивности, плезиоморфизма.

В первом сообщении (Чернов и др., 2000) на основе доступной литературы преимущественно по евразийскому сектору Арктики, личных полевых исследований авторов, обработки коллекционных материалов обсуждались видовое богатство карабидокомплекса и широтно-зональные пределы распределения жужелиц на территории Арктики в связи с ландшафтно-климатическими условиями, экологический состав фауны и др. Настоящее сообщение посвящено анализу таксономической структуры фауны жужелиц Арктики и отдельных моментов фауногенеза семейства в тундровой зоне.

Представленность таксонов, видовой состав

Арктическую фауну жужелиц составляют виды примерно 25–27 родов, относящихся почти к двум десяткам триб. Большинство триб представлено лишь одним – двумя родами: Carabini (*Carabus*), Notiophilini (*Notiophilus*), Bembidiini (*Bembidion*), Agonini (*Agonum*), Pterostichini (*Poecilus*, *Pterostichus*), Nebrini (*Nebria*, *Pelophila*), Zabrinini (*Amara*, *Curtonotus*), и только Elaphrini – тремя родами (*Blethisa*, *Diacheila*, *Elaphrus*). Такая структура безусловно есть результат редукции исходных комплексов и может служить характерным признаком дефектности фауны.

В карабидофауне Арктики отсутствуют многие крупнейшие таксоны высокого ранга, составляющие существенную часть голарктических комплексов, в частности подсемейства Cicindelinae, Omophroninae, Brachininae и Paussinae. Из подсемейства Carabinae отсутствуют надтрибы Siagoni-

tae, Panagaeitae, Callistitae, а также обширный комплекс разнообразных триб Lebiomorpha (за исключением единичных представителей *Cymindis*). Значительное число родов, являющихся важными компонентами фауны бореально-лесного пояса, такие как *Harpalus*, *Loricera*, *Trechus*, *Dyschirius*, лишь условно может быть включено в состав арктической фауны, так как ограничено в распространении на север лесотундрой или самыми южными частями тундры.

Не наблюдается прямой зависимости представленности в тундре от общего объема таксона. Из крупнейших родов (*Nebria*, *Carabus*, *Dyschirius*, *Bembidion*, *Pterostichus*, *Amara*, *Harpalus*) только *Pterostichus* и в меньшей мере *Bembidion* обнаруживают резкого обеднения у южной границы тундровой зоны. *Pterostichus* проявляет высокие показатели биологического прогресса и относительно широкую адаптивную радиацию в данных ландшафтно-климатических условиях. Несколько крупных родов жужелиц представлено в арктической фауне лишь отдельными подродами (например, *Carabus* – *Aulonocarabus* и *Morphocarabus*, *Agonum* – *Europhilus* и т.д.). На этом фоне весьма заметную долю фауны, в том числе и ее собственно арктической фракции, составляют малые роды, такие как *Pelophila*, *Notiophilus*, *Diacheila*, *Elaphrus*. Это напоминает соотношение таксонов в арктической фауне двукрылых и свидетельствует о том, что в процессе освоения арктических условий наибольшую роль играют конкретные биологические предпосылки, экологические особенности, а отнюдь не общий объем и

эволюционный потенциал таксона (Чернов, 1984, 1995).

Ведущая группа арктической карабидофауны – триба *Pterostichini*. Подавляющее большинство видов этой трибы в тундровой зоне относится к роду *Pterostichus*. Другой род, *Poecilus*, представлен всего двумя мало характерными видами. Тундровые ландшафты успешно освоили относительно немногие подроды *Pterostichus* – *Cryobius*, *Stereocerus*, *Tundraphilus*, *Lenapterus*.

В наибольшей мере черты арктической фауны жужелиц выражены у видов подрода *Cryobius*, среди которых имеются характерные тундровые формы, связанные с зональными сообществами, в частности с различными вариантами осоково-моховых мелкобугорковых и пятнистых тундр. Виды *Cryobius* – это в основном мелкие, реже средних размеров жужелицы, и адаптационный успех этой группы в арктических условиях согласуется с общей тенденцией миниатюризации жизни в высоких широтах (Матвеева, Чернов, 1976; Чернов, 1984, 1985).

Из 44 видов этого подрода, встреченных на территории России и сопредельных стран (Еремин, 1990), около 20 отмечены в тундровой зоне. Из них около 15 видов являются зональными эндемиками или распространены преимущественно в тундровых ландшафтах. Среди арктических элементов *Cryobius* выделяются прежде всего голарктические, почти циркумполярные *P. brevicornis* Kirby и в меньшей степени – *P. pinguedineus* Eschsch., заселяющие сибирские тундровые ландшафты от лесотундры до северных пределов зоны, от Ямала до о-ва Врангеля. Весьма характерны для субарктических ландшафтов также *P. ventricosus* Esch., широко распространенный в сибирских тундрах, а южнее замещающийся близкими видами, в том числе *P. middendorfi* Mnnh. в горах Восточной Сибири и *P. subgibbus* J. Sahlb. – на Курилах. Целый ряд видов этого подрода широко распространен в американской Арктике (см. Ball, 1963, 1966; Lindroth, 1966; Erwin, 1997; Danks, 1981). Таковы широко распространенный по заполярным американским территориям *P. arctica* Chaud. из группы *brevicornis*; обитающий преимущественно в северо-западных частях Канады и на Аляске *P. barryorum* Ball; тяготеющий к субарктическим – южнотундровым и лесотундровым, а также к северотаежным территориям *P. hudsonicus* Lec.; населяющий арктические и субарктические территории к западу от Гудзонова залива *P. caribou* Ball и др.

Данкс (Danks, 1981) для арктической Америки приводит 19 видов этого подрода. Однако пока невозможно сопоставить палеарктический и неарктический списки, так как систематика подрода разработана еще весьма недостаточно, и возможны существенные несоответствия статусов

американских и евразийских форм (см. Еремин, 1998).

Ряд характернейших обитателей арктических ландшафтов относится к подроду *Lenapterus*: *P. agonus* Horn, *P. costatus* Mén., *P. vermiculosus* Mén., *P. abnormis* J. Sahlb. и др. Для этой родовой группы жужелиц средних размеров весьма характерны четкое биотопическое разобщение, сопровождающееся заметной морфологической дифференциацией. Так, *P. costatus* – гигрофил, тяготеющий к переувлажненным и заболоченным участкам; *P. vermiculosus* – типичный мезофил, предпочитающий в подзоне типичных тундр разнотравные и разнотравно-кустарничковые группировки.

К характерным обитателям тундровых ландшафтов можно отнести и представителей подрода *Stereocerus* – *P. haematopus* Dej., *P. rubripes* Motsch. По мнению Крыжановского (1983), подрод *Stereocerus* является одним из древнейших автохтонов тундры.

Наиболее заметна роль двух последних подродов в составе карабидофауны и в населении жужелиц в подзоне типичных тундр. В арктических тундрах их представленность резко снижается. Так, на о-ве Врангеля отмечено по одному представителю этих подродов – *P. agonus* и *P. rubripes*. В самых северных вариантах подзоны арктических тундр Таймыра, например в низовьях Убойной, представители этих подродов не встречены.

Всего в арктической фауне в широком смысле скорее всего более 60 видов *Pterostichus*, а в границах собственно тундровой зоны – около 50. Входящие в состав арктической фауны *Pterostichus* не имеют четких признаков морфологической специализации (за исключением повышенного разнообразия скульптуры, сильно варьирующей даже у особей одного вида). В то же время у ряда тундровых видов *Pterostichus* есть крайне специализированные петробийонтные родственники в горах Сибири. Таковы образующие единые ряды виды подродов *Cryobius* (*P. negligens* Sturm, *P. kaninensis* Popp., *P. planus* J. Sahlb.) и *Tundraphilus*. В пределах последнего прослеживается морфологическая клина от тундрового *P. sublaevis* J. Sahlb., через *P. kamtschaticus* Motsch. и *P. pfitzenmayeri* Popp. к высокоспециализированному *P. orion* Tschit., обитающему в полостях каменистых осыпей горных тундр Восточной Сибири (Бринев, Макаров, 1999).

Вторая по видовому богатству в арктической карабидофауне триба – *Bembidiini* – представлена единственным родом *Bembidion*. Пока в пределах тундровой зоны Евразии мы насчитали около 20 видов. Примерно столько же известно в арктической Америке (Danks, 1981). К заполярным территориям наиболее тяготеют виды подродов *Bracteon* (*B. lapponicum* Zett., *B. foveum* Motsch.),

Plataphodes (*B. difficile* Motsch., *B. fellmani* Mnnh.), *Plataphus* (*B. hyperboreaorum* Münster) и *Trichoplatapus* (*B. hasti* C.R. Sahlb.), в меньшей степени – *Ocydromus* (*B. grapei* Gyll, *B. lenae* Csiki, *B. dauricum* Motsch., *B. yukonum* Fall). Однако характер широтного распределения этих обитателей интразональных элементов и количество арктических видов в этой группе пока не ясны. Большинство их наиболее северных находок приходится на лесотундровые и пограничные с тайгой районы. Много бореальных видов проникает в подзону южных тундр. В подзоне типичных тундр их число резко снижается, а в арктические тундры проникают единичные виды. Так, Хрулева (1987) на о-ве Врангеля обнаружила два вида, на Таймыре в подзоне арктических тундр мы отметили только *B. hasti*. Данкс (1981) для “low arctic” Америки (в основном территория типичных тундр в нашем понимании) приводит 20 видов *Bembidion*, а для “high arctic” – ни одного. Наиболее высокоширотным видом этого рода следует считать циркулярного *B. hasti*.

Триба Carabini представлена в тундровой зоне примерно 5–7 видами рода *Carabus*. Если выражаться экологическим языком, группировка видов этого рода в Арктике имеет ярко выраженный монодоминантный характер. Среди заселяющих заполярные ландшафты видов резко выделяется *C. (Aulonocarabus) truncaticollis* Eschsch., распространенный в лесотундре, в южных и типичных тундрах Евразии, от Полярного Урала до Чукотки и о-ва Врангеля (*C. t. fleischeri* Rtt.) и Аляски (номинативный вид). По существу, в Евразии это единственный вид рода *Carabus*, который можно считать арктическим. Его ареал в целом можно отнести к категории метаарктических (Юрцев, 1977), так как кроме тундровой части он охватывает все горы Сибири до Байкала, Олекминского нагорья и Приамурья. В южной части ареала вид тесно связан с горными тундрами, в которых представлен мелкой меланистической формой, выделяемой в качестве подвида *C. t. dorogostaiskianus* Deuve & Imura. Такое распространение вообще характерно для многих сибирских *Carabus*. Например, близкий вид *C. kolyomensis* Lafeg также образует аналогичную горную форму – *C. k. kodarensis* Brinev (Бринев, 1997). Следует отметить, что обычное в таксономической практике выделение подобных форм в качестве подвида не всегда сопровождается веским обоснованием.

Начиная с позднего кайнозоя (плейстоцена), *C. truncaticollis* – самый обычный и широко распространенный вид рода и один из массовых среди жужелиц на территории севера Сибири (см. Киселев, 1981). В ряде тундровых районов численность его очень высока. Так, на северо-западе Таймыра, в бассейнах рек Сырадасая, Рагозинки (северная полоса подзоны типичных тундр) в отдельные годы, например в 1983 г. в первом райо-

не и в 1990 – во втором, он был в числе самых многочисленных видов жуков, десятками попадал в почвенные ловушки. Судя по любезно переданным нам массовым сборам Р.И. Злотина с победы Колочинской губы, этот вид бывает также чрезвычайно многочислен в тундрах Северо-Востока. С другой стороны, в отдельных тундровых районах он не встречался или фиксировался в единичных экземплярах. Так, лишь в качестве редких фаунистических находок мы отмечали его в течение нескольких лет в окрестностях стационара Тарей. Возможно, это результат синхронного многолетнего развития основной массы личинок данной популяции и последующего массового выплода имаго в отдельные годы. На большей части подзоны арктических тундр этот вид отсутствует, хотя встречается на о-ве Врангеля (Хрулева, 1987). Весьма велика изменчивость окраски и размеров имаго *C. truncaticollis*. Совершенно очевидно, что этот вид может служить прекрасной моделью для различных популяционно-экологических исследований в Арктике.

Весьма заметным и характерным элементом заполярной фауны жужелиц является группа видов подрода *Morphocarabus* (*C. henningi* Fisch., *C. odoratus* Motsch.) и близкие к нему виды (*C. mestscherjakovi* Lutsh., *C. shilenkovi* O. Berlov). Эти сибирские виды широко заходят в пределы субарктических ландшафтов, в лесотундру и отчасти в южную тундру. Так, *C. henningi* и *C. odoratus* мы находили в окрестностях Хатанги и Норильска. Встречаются они и в лесотундре Ямала (Андреева, Еремин, 1991). Ареал *C. odoratus* охватывает почти все горные территории Сибири. Вид очень изменчив, в настоящее время систематики насчитывают более 15 подвида (Шиленков, 1996, Obydov, 1999). В изменчивости *C. odoratus* отчетливы разнообразные морфологические клины, на фоне которых выделяются популяции с чертами петрофильной специализации (Бринев, Макаров, 1999). В северной части ареала традиционно выделяются два подвида – западный *C. odoratus septentrionalis* Breun. (к западу от Енисея) и восточный *C. o. baeri* Mén. Однако четкая граница между ними отсутствует, и статус этих таксонов сомнителен. *C. henningi* также распространен широко, но отсутствует на Северо-Востоке и Камчатке. Среди его подвида описана специфическая темная тундровая форма с Полярного Урала *C. h. oviformis* Beham & Breun. Все же ни один из *Morphocarabus* не относится к арктическим даже в широком смысле.

Некоторые факты свидетельствуют о том, что и этим видам, как и *C. truncaticollis*, в высоких широтах свойственны резкие колебания численности имаго с многолетними циклами и появление их в отдельные годы в больших количествах. Так, в коллекции Зоологического института имеется большая серия из материалов Русской Полярной

экспедиции (более 100 экземпляров) *Carabus odoratus* с этикеткой: “Горы окр. Булуна у устья Лены. Бар. Толь. V. 93”. Совершенно очевидно, что столь большое число экземпляров *Carabus* можно собрать лишь при условии необычно высокой для этих крупных жуžелиц численности. Замечательно, что в материале А. Цыбульского с территории Усть-Ленского заповедника *C. odoratus* отсутствует, но представлены небольшим числом экземпляров три других вида *Carabus* – *C. truncaticollis*, *C. henningi*, *C. ermaki* Lutsh., что свидетельствует о тщательности полевых сборов.

В лесотундру и частично в южную тундру Евразии проникают различные бореальные виды *Carabus*: *C. (Morphocarabus) hummeli* Fisch., *C. (Aulonocarabus) canaliculatus* Ad., *C. (Hemicarabus) nitens* L., *C. (Megodontus) vietinghoffi* Ad., *C. (Carabus) ermaki* Lutsh. и др. На юге Ямала встречается степной *C. (Trachycarabus) sibiricus* Fisch. (Андреева, Еремин, 1991). Есть основания рассматривать эту часть его ареала как реликт фауны предледниковых тундростепей. На севере Западной Сибири отмечен еще один вид *Hemicarabus* – *C. macleayi* Dej., а на Полярном Урале в горной тундре – *C. (Diocarabus) loschnikovi* Fisch. Недавно существенно расширены сведения об ареале, считавшегося западноевропейским *C. (Hadrocarabus) problematicus* Herbst, который оказался довольно обычным видом в горных тундрах Хибин и единично найден в Красноярском крае (Назарово, сборы Цурикова).

В американской Арктике отмечено несколько видов *Carabus* – *C. chamissonis* Fisch., *C. meander* Fisch., *C. vietinghoffi* Ad. (Danks, 1981). *C. chamissonis* – один из самых мелких видов *Carabus*, широко распространен в бореальной Америке и проникает в лесотундру, где предпочитает открытые сухие участки, и, возможно, в южную тундру. Создается впечатление, что в Америке виды *Carabus* значительно меньше проникают в высокоширотные ландшафты, чем в Евразии.

Таким образом, лишь единственный вид *Carabus* – *C. truncaticollis* – сумел достаточно успешно освоить среду тундровой зоны. Не менее 12 бореальных видов этого рода проникают в субарктические ландшафты, в лесотундру, частично – в южную тундру и могут считаться принадлежностью арктической фауны в широком смысле.

В состав арктической фауны можно включить очень интересный вид – *Trachypachis zetterstedti* Gyll. Это представитель отдельного подсемейства (или даже семейства – Trachypachidae), характеризующегося набором архаичных признаков, сближающих его с мезозойскими Eodromaëinae (Пономаренко – в: Арнольди и др., 1977). Этот вид был весьма обычным обитателем тундроподобных, тундростепных, лесотундровых и таежных позднекайнозойских ландшафтов (Киселев,

1981). В настоящее время *T. zetterstedti* распространен в таежной зоне вплоть до лесотундры, от Скандинавии до Приморья и Сахалина (Крыжановский, 1983).

Триба Zabrini в широком смысле представлена в арктической фауне примерно десятком видов (не считая заходы в южную полосу лесотундры) родов *Amara* и *Curtonotus*. Подобно арктическим Carabini, среди обитателей высокоширотных ландшафтов в этой трибе резко выделяется *Curtonotus alpinus* Payk. – пожалуй, самый заметный и ценотически важный вид не только среди жуžелиц, но и вообще среди жуков в большей части средней полосы современной тундровой зоны (подзона типичных и южная половина арктических тундр), а также в составе группировок жуžелиц высокоширотных ландшафтов на протяжении всего позднекайнозойского этапа их развития (Киселев, 1981). Это вид с арктоальпийским, почти циркумполярным (отсутствует в Гренландии) ареалом (см.: рис. 1 сообщения 1). На Таймыре его численность в арктических тундрах резко снижается, но на о-ве Врангеля это массовый политопный вид. В Американском секторе это самый высокоширотный вид жуžелиц. *C. alpinus* заселяет как различные интразональные, разнотравно-кустарничковые, мезофитные разнотравно-злаковые (где достигает особенно высокой численности), так и плакорные зональные сообщества. Иными словами, он в полной мере освоил зональную тундровую арену (см. Чернов, 1966, 1973, 1978, 1980) и может служить примером вида с максимальной ценотической активностью в арктических условиях, супердоминантом в нашем понимании (Чернов, 1985; Chernov, 1995). Кроме того, это весьма типичный пример успешного освоения тундровой среды выходцами из степной фауны.

По меньшей мере еще два вида этого рода встречаются в тундре: *C. bokori* Csiki и *C. hyperboreus* Dej. *C. bokori* можно рассматривать в качестве вида-двойника *C. alpinus*. Эти жуžелицы сходны габитуально и демонстрируют почти одинаковые ряды изменчивости в окраске, различаясь главным образом строением гениталий и другими вторично-половыми признаками самцов. Однако *C. bokori* распространен заметно уже: на северо-западе Америки и в восточном секторе евразийской Арктики.

Род *Amara* представлен в Арктике немногими видами разных подродов. Наиболее характерными можно считать два вида подрода *Reductocelia* – *Amara colvillensis* Lindroth и *A. arctica* Popp. Распространение этих видов напоминает рассмотренный выше случай с *C. alpinus* и *C. bokori*: *A. colvillensis* широко распространен в Северной Америке и заселяет север Азии к востоку от Лены (Hieke, 1999), а *A. arctica* известен из тундр северной Якутии (низовья Лены). Это одни из са-

мых мелких видов *Amara*. Длина тела некоторых особей *A. colvillensis*, по нашим данным, достигает лишь 4.3 мм. Морфологически (и, вероятно, экологически) с *A. colvillensis* сходен арктический представитель подрода *Bradytus* – *A. glacialis*. Подрод *Celia* представлен двумя широко распространенными видами – *A. quenseli* Schoenh. и *A. interstitialis* Dej. (заселяют весь север Евразии и Америки, частью горы Европы, Кавказа, Дальнего Востока). Представители номинативного подрода проникают в тундровую зону преимущественно по интразональным типам ландшафтов, заселяя лишь теплые южные склоны с луговой растительностью (например *A. aeneola* Popp.).

Следует отметить, что типично арктические представители трибы *Zabrini* характеризуются необычно высокой морфологической изменчивостью размеров, окраски, формы переднеспинки и других частей тела (Hieke, 1999; наши данные) по сравнению с видами тех же родов, распространенными южнее. Важно заметить, что эта тенденция одинаково сильно выражена у неродственных видов (*C. alpinus*, *A. glacialis*, *A. colvillensis*).

Весьма заметным компонентом арктической карабидофауны является небольшая триба *Elaphrini*. Относительно хорошая представленность рода *Elaphrus*, как и *Bembidion*, демонстрирует роль интразональных околотовных биотопов в полизональном распределении (Чернов, 1975). Не менее 5 видов *Elaphrus* регулярно встречается в пределах тундровой зоны вплоть до северной полосы подзоны типичных тундр. Среди них как в Евразии, так и в Америке наиболее обычны полизональный *E. riparius* L. и тяготеющий к более северным ландшафтам и горным тундрам *E. lapponicus* Gyll. Реже встречаются бореальные *E. angusticollis* R. Sahlb., *E. tuberculatus* Mäkl.

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 тяготеют к северным заполярным территориям, широко распространены в субарктических ландшафтах и могут быть причислены к арктическому комплексу в самом широком смысле. На примере этих таксонов прослеживается та же закономерность в хорологии близких видов, что и в трибе *Zabrini*. Каждый род представлен одним широко распространенным видом (хотя и имеющим экологический оптимум в северной части ареала) и одним локализованным. Так, *B. multipunctata* – довольно обычный в тундре вид, на юге ареала достигает Предкавказья, в Северной Америке связан с лесами. *B. catenaria* обитает на северо-западе Америки и северо-востоке Евразии лишь в безлесных ландшафтах (Morgan et al., 1986). Особенно выделяется *D. polita* – наиболее широко распространенный в тундровой зоне монотипический вид трибы *Elaphrini*, тогда как *D. arctica* об-

ладает разорванным ареалом, на протяжении которого образует подвиды (Lindroth, 1954).

Трибы *Agonini*, *Nebriini*, *Notiophilini* представлены в тундровой зоне 4–5 видами каждая. В них есть арктические в широком смысле виды: *Notiophilus hyperboreus* Kryzh., *Agonum exaratum* Mnnh., но преобладают бореальные, широко заходящие в тундровую зону: *Pelophila borealis* Payk., *Nebria rufescens* Stroem и *N. nivalis* Payk., *Notiophilus aquaticus* L., *Agonum consimile* Gyll.

Представители других триб распространены на север в основном не далее южных пределов тундры, чаще до лесотундры. Так, на Южном Ямале обычны *Loricera pilicornis* F. (*Loricerini*), *Dyschiriodes nigricornis* Motsch. и *D. politus* Dej. (*Dyschirini*), *Calathus melanocephalus* L., *C. micropterus* Duft. (*Sphodrini*), *Harpalus fuliginosus* Duft., *H. affinis* L., *H. nigritarsis* C.R. Sahlb., *Dicheirotichus (Oreoxenus) mannerheimi* R. Sahlb. (*Harpalini*), *Cymindis vaporariorum* L., *C. macularis* Dej. (*Lebiini*).

Представители *Harpalus* в недавнем геологическом прошлом, в плиоцене–плейстоцене были широко распространены на территориях Северо-Востока (Киселев, 1981), занятых современными тундрами (виды групп *H. obtusus* Gebl., *H. vittatus* Gebl.), но сейчас они лишь местами немного переходят за Полярный круг и частично проникают в пределы тундровой зоны.

Таким образом, собственно арктическая фауна жужелиц включает две характерные группировки: а) немногие виды крупных, экологически разнообразных родов с бореомонтанным или близким типом распространения (*Nebria*, *Carabus*, *Bembidion*, *Pterostichus*, *Agonum*, *Amara*, *Curtonotus*) и б) виды небольших родов и триб (*Pelophilini*, *Notiophilini*, *Elaphrini*), преимущественно связанных с околотовными биотопами.

Фауногенетические комплексы

Относительно малое число арктических видов и большая степень изученности жужелиц позволяют провести анализ их распространения с учетом возможных путей фауногенеза. Основой для такого анализа послужили данные не только о современном распространении арктических видов с учетом ландшафтной приуроченности, но и о распространении в ближайшем геологическом прошлом (Киселев, 1981). Кроме того, учитывались данные по ландшафтному распределению родственных таксонов, особенности зональной приуроченности и эндемизма собственно арктических и близких видов. Сравнительный анализ по этим параметрам позволяет выделить в арктической карабидофауне три основных фауногенетических комплекса.

Горносибирский комплекс. Это формы, генеалогически связанные с горным, преимуще-

щественно ангарским, или восточно-сибирским, комплексом жужелиц. Для них типично наличие близкородственных видов или даже подвидов в горах Восточной Сибири. Часто для этих таксонов можно установить ряды родственных форм, связывающие типичных тундровых и горных обитателей. Таковы, например, *Carabus (Aulonocarabus) truncaticollis*–*C. kolymensis*–*C. gaschkewitschi* Mor.–*C. gossarei imanensis* Lafer–*C. gossarei gossarei* Haury, *Pterostichus (Cryobius) negligens*–*P. kaninensis*–*P. planus*, *Pterostichus (Tundraphilus) sublaevis*–*P. kamtschaticus*–*P. orion*–*P. pfitzenmayeri*. В таких рядах прослеживается параллельное нарастание черт биотопической специализации: изменение скульптуры, уплощение и удлинение тела, увеличение длины придатков. Для некоторых таксонов (например, подрода *Lenapterus*) удается выявить трансформационные ряды только отдельных признаков – скульптуры, формы тела и т.д. В целом для этой фауногенетической группы не характерна тенденция к миниатюризации тундровых форм. Ряд видов этого комплекса связан с плакорными тундрами.

В то же время для них типична сложная подвидовая структура. Часто в качестве подвида обособляется именно горная форма. Эндемизм членов горносибирского комплекса связан с дизъюнкциями в горных системах, а среди арктических форм эндемиков почти нет. Однако и для широко распространенных в тундровой зоне видов (например, *Pterostichus brevicornis*) известны региональные формы, иногда выделяемые в качестве подвидов. Возникновение географических форм у них может происходить, например, в результате обособления партеногенетических популяций (Ball, 1966). Клиальная географическая изменчивость для видов этого комплекса мало характерна и чаще выражена в долготном направлении.

В состав комплекса мы включаем большую часть *Carabus*, подроды *Pterostichus*: *Cryobius*, *Lenapterus*, *Tundraphilus*, *Stereocerus*, ряд видов *Agonum*, а также *Amara aeneola*.

Их распространение в Арктике можно интерпретировать как расселение из горных областей Сибири, не подвергавшихся покровному оледенению. Соответственно этому, лишь немногие члены этого комплекса заселяют в послеледниковый период европейский сектор Арктики и почти не встречаются на Канадском Арктическом архипелаге. Фауногенетической границей для этого комплекса является зона максимального голоценового (валдайского) оледенения.

Тундростепной комплекс включает виды, распространение ближайших родственников которых вероятно связано с зоной плейстоценовых тундростепей (Киселев, 1995). Ближайшие рецентные таксоны, родственные этим видам, связаны преимущественно с аридными ландшафтами, зачастую – с различными типами степей

(горные формы представлены лишь в Средней и Центральной Азии).

Для их ареалов типичны дизъюнкции “арктоальпийского” типа. Ряды переходных форм, отражающие адаптацию к обитанию в тундре, не выражены. Морфологические адаптации связаны преимущественно с миниатюризацией тела. Таковы, например, северные виды *Amara (Bradytus)*, *Poecilus* (представители подрода *Derus*: *P. nordenskjoldi* J. Sahlb. в Палеарктике и *P. nearcticus* Lindroth в Северной Америке). Эти виды зачастую связаны с прогреваемыми склонами, занятыми луговыми растительными группировками.

Морфологически эти виды весьма однородны и подвидов, как правило, не образуют. Но в общем географическая изменчивость таксонов этого комплекса нередко велика и проявляется как в наличии выраженных широтных трендов, так и в существовании локальных форм. Среди населяющих Арктику видов эндемиков нет, хотя часто встречаются локализованные формы, обитающие в определенном секторе. Таковы, например, рассмотренные выше пары видов *C. alpinus*–*C. bokori*, *A. glacialis*–*A. arctica* и др.

К этому комплексу можно отнести *Miscodera*, *Poecilus*, *Amara* (s. str., *Bradytus*), *Curtonotus*, *Cymindis* и, возможно, некоторых *Carabus* (*C. chamissonis*, реликтовые популяции *C. sibiricus*).

Для этих видов трудно указать определенные фауногенетические границы, так как распространение многих из них неоднократно менялось в черед ледниковых эпох.

Интразонально-гигрофильный комплекс включает многие группы широко распространенных арктических жужелиц. В общем высокую степень гигрофильности можно считать преадаптацией к освоению тундровой зоны. Кроме того, у этих видов велики миграционные возможности, связанные с жизнью во временных стациях. Вероятно, члены этого комплекса могли неоднократно колонизовать тундровую зону в связи с климатическими колебаниями. Эти обстоятельства также должны препятствовать изоляции и морфологической дифференциации популяций.

Такие биологические особенности определяют весьма широкое распространение многих видов данного комплекса и, соответственно, отсутствие среди них зональных эндемиков (единственное исключение – *N. hyperboreus*).

Комплекс включает виды *Pelophila*, *Nebria*, *Notiophilus*, всех арктических Elaphrini, Bembidiini, Patrobini, ряд видов *Agonum (Europhilus)*. В нем целесообразно выделить группу видов, связанных с проточными водоемами, в типичном случае – с галечными берегами рек. Это преимущественно виды подродов *Bracteon*, *Plataphus*, *Plataphodes*, *Trichoplataphus* рода *Bembidion*.

Важно отметить, что во многих видовых группах, относимых нами к горно-сибирскому и тунд-

ростепному комплексам, имеется хотя бы одна форма, широко распространенная по северу Неварктики. Примеры такого распространения демонстрируют виды *Aulonocarabus*, *Tundraphilus*, *Derus*, *Reductocelia*, *Curtonotus*. Во всех этих случаях неарктическая форма оказывается подвидом или видом, имеющим ближайший родственник таксон среди членов палеарктического комплекса. Высокоширотные североамериканские представители интразонально-гигрофильного комплекса чаще связаны филогенетически с неарктической фауной.

Арктические виды, ландшафтно-зональные группы

В число арктических в самом широком смысле и тяготеющих к Арктике можно включить более 60 видов жужелиц (см. табл. 3 сообщения 1). Такие виды составляют около четверти возможной карабидофауны Арктики. Виды, включенные в список, весьма разнообразны по вариантам ландшафтно-зонального распределения: арктические, аркто-альпийские, аркто-бореальные, аркто-бореально-монтанные и др. Наибольшая часть ареала ряда этих видов находится вне пределов тундровой зоны. Сейчас еще недостаточно данных для выделения из этого списка наиболее типичных арктических видов. По нашим предварительным подсчетам их не менее 35. На основании данных о распределении в высоких широтах животных и растений с учетом их численности, спектра биотопов, отношения к зональным сообществам выделены четыре комплекса (Чернов, 1978, 1985): гипераркты (характерные обитатели полярных пустынь), эваркты (оптимум в подзоне арктических тундр и на севере типичных), гемиаркты (оптимум в подзоне типичных тундр), гипоаркты (характерны для южных тундр и лесотундр).

Можно с полной уверенностью утверждать, что гиперарктов в семействе нет. Вопрос о наличии среди жужелиц типичных эварктов пока не может быть решен окончательно. На основании таймырских материалов можно предполагать этот вариант зонального распределения для двух видов – *Pterostichus (Cryobius) brevicornis* и *P. (C.) pinguedineus*. Их распределение в подзоне арктических тундр (например, в окрестностях Диксона, в низовьях р. Убойной, на побережье бухты Марии Прончищевой) и в северной части типичных (к югу от Диксона, в бассейнах рек Ефремовка, Рагозинка, Сырадасай, в низовьях Пясины и др.) характеризуется широкой политоппостью. Они заселяют с высокой численностью спектр биотопов от плакоров до луговых сообществ. При этом создается впечатление, что *P. pinguedineus* более тесно связан с плакорными полигонально-пятнистыми сухими тундрами, хотя максимальные плотности его популяций, как и *P. brevicornis*,

фиксируются в лугоподобных разнотравно-злаковых и разнотравно-кустарничковых сообществах. В подзоне арктических тундр среднесибирского сектора, особенно в ее северной части, эти два вида резко доминируют среди жужелиц. Так, из 114 экз. жужелиц, собранных в низовьях р. Убойной, 111 относятся к этим двум видам. Эти виды распространены практически по всей территории тундровой зоны, но в ее южной части становятся все более спорадичными и малочисленными.

К гемиарктам относятся не менее 15 видов жужелиц, но точное их число пока установить не представляется возможным. Наиболее яркий представитель гемиарктов – *Curtonotus alpinus*, заселяющий всю зону, но явно сдающий свои экологические позиции как в арктических, так и в южных тундрах. В подзоне типичных тундр этот вид крайне политоппен и многочислен, встречается как в плакорных тундрах, так и в самых разнообразных интразональных элементах. В отдельных биотопах, например на склонах с богатым разнотравьем, численность *C. alpinus* может превышать население всех прочих жужелиц. Местами он весьма обычен и в подзоне арктических тундр, в основном в ее южной части. Например, это один из самых обычных и политоппных видов на о-ве Врангеля. В канадской Арктике он среди жужелиц заселяет наиболее высокоширотные районы (рис. 1 сообщения 1). Возможно, что этот вид в целом или его северо-восточные и американские популяции правильнее считать переходным от гемиарктов к эварктам. Другой арктический вид этого рода – *Curtonotus bokori* – также, на наш взгляд, следует причислять к гемиарктам. К этой же категории можно отнести и наиболее тяготеющий к Арктике вид рода *Amara* – *A. colvillensis*.

Типичными гемиарктами следует считать несколько видов подрода *Lenapterus* рода *Pterostichus*. Наиболее характерен из них – мезофильный *P. vermiculosus*. Это один из самых обычных и весьма политоппных видов в подзоне типичных тундр. Его ареал сильнее, чем у *C. alpinus*, смещен к югу. Так, он практически не заходит в подзону арктических тундр, на Таймыре не встречается уже на границе ее с типичными тундрами, например, в бассейне р. Рагозинки (к югу от пос. Диксон). Еще один гемиаркт из подрода *Lenapterus* – тяготеющий к переувлажненным заболоченным осоково-моховым участкам *P. costatus* Mén. К гемиарктам следует отнести несколько видов подрода *Cryobius*, в первую очередь – *P. (C.) ventricosus*.

Группа гипоарктов среди жужелиц явно многочисленнее двух предыдущих вместе взятых, но в то же время еще более условна. Во многих случаях гипоаркты с трудом выделяются из континуума форм, называемых разными авторами аркто-бореальными, аркто-бореомонтанными, бореомонтанными и т.д. Типичным гипоарктом, на наш

взгляд, можно считать *Carabus truncaticollis*. Вместе с тем, есть основания относить его отдельные популяции и к промежуточной между гипоарктами и гемиарктами категории. Этот вид наиболее политопен в южной тундре и лесотундре (Андреева, Еремин, 1991), хотя местами многочислен и в подзоне типичных тундр (см. выше), встречается и на о-ве Врангеля, где, однако, приурочен к наиболее теплым южным склонам (Хрулева, 1987). К гипоарктам следует относить также такие виды, как *Diacheila arctica*, *D. polita*, *Bembidion lapponicum*, *Poecilus nordenskjoldi*, *Pterostichus (Stereocerus) haematopus*, *P. (S.) rubripes*, *P. (Cryobius) macrothorax* Popp., *P. (C.) nigripalpis* Popp., *P. (Lenapterus) agonus*, *P. (Petrophilus) tundrae* Tschtsch., *Agonum (Europhilus) exaratum*. и др. Все эти виды широко распространены и обычны в южной тундре, лесотундре и в северной полосе тайги, где чаще всего приурочены к различным внеплакорным, в основном хорошо увлажненным биотопам.

Всего, по нашим предварительным подсчетам, в семействе жужелиц можно выделить 2–3 эваркта, не менее 15 гемиарктов и 20 гипоарктов. Общее число арктических видов в самом широком смысле (распространенных только в тундровой зоне и тяготеющих к арктическим и субарктическим ландшафтам, т.е. включая категории эварктов, гемиарктов, гипоарктов, арктоальпийцев, арктобореомонтанных) вероятно достигает 60 только в Палеарктике и не менее 70 в циркумполярной фауне.

Общие особенности таксономической структуры фауны

Жужелицы – единственное семейство жесткокрылых, сохраняющее в высоких широтах достаточно сложную таксономическую структуру, в которой отражаются некоторые характерные черты арктической фауны. Так, несмотря на сильное видовое обеднение, в составе арктической карабидофауны прослеживается общая тенденция снижения в высоких широтах удельного веса в фауне таксонов, занимающих наиболее высокий филогенетический уровень, с наиболее ярко выраженными признаками апоморфности (Чернов, 1984, 1988, 1995). При всей условности таких сравнений в арктической карабидофауне заметна относительно хорошая представленность таксонов нижней половины системы жужелиц. Это особенно 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 весьма обычен на

всем пространстве материковых тундр и заходит на остров Колгуев и Вайгач. Показано, что этот вид обладает целым комплексом архаичных признаков (Kavanaugh, 1996). Наибольшие изъятия среди групп, помещаемых на вершину филогенетической иерархии семейства.

На примере жужелиц отчетливо видно, что интенсивность и успешность освоения высокоширотных ландшафтов различными таксонами отнюдь не всегда обусловлена общим видовым богатством, отражающим эколого-адаптивный потенциал группы. Наибольшие показатели разнообразия в Арктике дают крупные роды – *Pterostichus* в меньшей степени *Bembidion*. В то же время многие очень богатые видами трибы и роды бореальной фауны слабо представлены в тундрах, не держат в своем составе типичных арктических видов. Таковы *Agonum*, *Harpalus*, *Amara*. Вместе с тем ряд малых родов (*Elaphrus*, *Notiophilus*, *Pelophila*, *Diacheila*) весьма успешно освоил тундровые условия, что не всегда удается объяснить экологическими причинами.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, подпрограммы “Биологическое разнообразие” Федеральной целевой научно-технической Программы, Программы поддержки ведущих научных школ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева Т.Р., Еремин П.К., 1991. Эколого-фаунистический обзор жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Южного Ямала // Экологические группировки жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск. С. 3–17
- Арнольди Л.В., Жерихин В.В., Никритин Л.М., Пономаренко А.Г., 1977. Мезозойские жесткокрылые Тр. Палеонтол. инст. Акад. наук СССР. М.: Наука 161 с.
- Бринев А.Е., 1997. Новый подвид жужелицы *Carabus (Aulonocarabus) kolymensis* (Coleoptera, Carabidae) из Забайкалья // Энтомол. обозрение. Т. 76. № 1 С. 124–129.
- Бринев А.Е., Макаров К.В., 1999. Внутривидовая изменчивость и формообразование у некоторых бореомонтанных сибирских жужелиц // Биоразнообразие наземных и почвенных беспозвоночных на Севере. Тез. докл. междунар. конференции. Сыктывкар, 15–17 сентября 1999. С. 29–30.
- Еремин П.К., 1990. К изучению фауны жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Таймырского заповедника / Фауна и экология жужелиц. Кишинев. С. 17–18. 1990а. К систематике жужелиц подрода *Cryobius* (Coleoptera, Carabidae) фауны СССР // Фауна и экология жужелиц. Кишинев. С. 18–19. – 1990б. Новый вид жужелиц (Coleoptera, Carabidae) с Курильских островов // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 1. С. 152–154. – 1998. Виды группы *Pterostichus (Cryobius) brevicornis* (Coleoptera, Carabidae) Палеарктики // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 3. С. 295–302.

- Киселев С.В., 1981. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. М.: Наука. 116 с.
- Крыжановский О.Л., 1975. Жужелицы рода *Curtonotus* Stephens (Coleoptera, Carabidae) в фауне МНР и граничащие с ней районов // Насекомые Монголии. Вып. 3. Л.: Наука. С. 90–98. – 1983. Жуки подотряда Aderphaga // Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 1. Вып. 2. Л.: Наука. С. 1–341.
- Матвеева Н.В., Чернов Ю.И., 1976. Полярные пустыни полуострова Таймыр // Ботан. журн. Т. 61. № 3. С. 297–312.
- Хрулева О.А., 1987. Беспозвоночные животные // Флора и фауна заповедников СССР. Фауна заповедника “Остров Врангеля”. М. С. 6–36.
- Чернов Ю.И., 1966. Краткий очерк животного населения тундровой зоны СССР // Зональные особенности населения наземных животных. М.: Наука. С. 52–91. – 1973. Краткий очерк трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Западного Таймыра // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. 2. Л.: Наука. С. 166–179. – 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. С. 1–222. – 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. С. 1–166. – 1980. Жизнь тундры. М.: Мысль. С. 1–235. – 1984. Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филогенез. М.: Наука. С. 154–174. – 1985. Среда и сообщества тундровой зоны // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука. С. 22. – 1988. Филогенетический уровень и географическое распределение таксонов // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 10. 1445–1458. – 1995. Отряд двукрылых (Insecta, Diptera) в арктической фауне // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 5. С. 68–83.
- Чернов Ю.И., Макаров К.В., Еремин П.К., 2000. Семейство жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в арктической фауне // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 12. С. 1409–1420.
- Шиленков В.Г., 1996. Жужелицы рода *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) Южной Сибири. Иркутск: ИГУ. С. 1–45.
- Юрцев Б.А., 1977. О соотношении арктической и высокогорных субарктических флор // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. С. 125–138.
- Ashworth A.C., 1996. The response of arctic Carabidae (Coleoptera) to climate change based on the fossil record of the Quaternary period // Annales Zoologici Fennici. V. 33. P. 125–131.
- Ball G.E., 1963. The distribution of the species of the subgenus *Cryobius* (Coleoptera, Carabidae, *Pterostichus*) with special reference to the Bering land bridge // X Pacific Sci. Congr. Hawaii, 1961. P. 133–151. – 1966. A revision of the North American species of subgenus *Cryobius* Chaudoir (*Pterostichus*, Carabidae, Coleoptera) // Opusc. Ent. Suppl. 33. P. 1–116.
- Chernov Yu.I., 1995. Diversity of the Arctic terrestrial fauna // Arctic and Alpine Biodiversity. Ecological Studies. V. 113. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 81–95.
- Danks H.V., 1981. Arctic arthropods. Ottawa: Publ. Entomol. Soc. Canada. 608 p.
- Erwin T.L., 1997. Checklist of the Western Hemisphere Caraboidea. INBIO, Costa Rica. Internet Site.
- Hieke F., 1999. The Amara of the subgenus *Reductocelia* Lafer, 1989 (Coleoptera Carabidae Zabrinii). In: Eds. Zamatajlov A., Sciaky R. Advances in Carabidology: Papers dedicated to the memory of professor Oleg L. Kryzhanovskij. MUISO Publisher, Krasnodar. P. 333–362.
- Kavanaugh D.H., 1996. Phylogenetic relationships of genus *Pelophila* Dejean to other basal grade Carabidae (Coleoptera) // Ann. Zool. Fenn. V. 33. P. 31–37.
- Lindroth C.H., 1954. A revision of *Diachila* Motsch. and *Blethisa* Bon. with remarks of *Elaphrus* larvae // K. Fysiogr. Sall. Handl. N.F. V. 65. № 2. P. 1–26. – 1966. The ground beetles of Canada and Alaska. Part 4 // Opusc. Ent. Suppl. 29. P. 409–648. – 1968. The ground beetles of Canada and Alaska. Part 5 // Opusc. Ent. Suppl. 33. P. 649–944.
- Morgan A.V., Morgan A., Nelson R.E., Pilny J.J., 1986. Current status of knowledge on the past and present distribution of the genus *Blethisa* (Coleoptera, Carabidae) in North America // Coleopt. Bul. V. 40. № 2. P. 105–113.
- Obydov D., 1999. New taxa of the genus *Carabus* L. from Siberia and Middle Asia (Coleoptera, Carabidae) // Lam-billionea. Liv. 99. Fasc. 4. P. 614–620.

GROUND BEETLE FAMILIES (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN THE ARCTIC FAUNA. REPORT 2

Yu. I. Chernov¹, K. V. Makarov², P. K. Eremin¹

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 117071, Russia

²Moscow State Pedagogical Institute, Moscow 129278, Russia

The Arctic fauna of ground beetles includes 25–27 genera belonging to two tens of tribes. The majority of tribes is represented by 1–2 genera. Some genera and large taxa of the higher rank comprising a significant part of the Holarctic fauna are absent. There are no direct relationships between the number of carabid taxa and their volume in the Arctic fauna. The similar situation is observed in other groups of insects. Small genera represents a significant share among ground beetles. Mountain Siberian, tundra-steppe, and intrazonal hygrophilous complexes are characterized. The carabid family does not contain hyperarcts; 2–3 euarcts, about 15 hemiarcts and 20 hypoarcts may be conventionally distinguished within the family. A general trend of increasing the number of taxa in the family phylogenetic system (the lower part) and that of groups and species with definite primitive and polymorphic features is noted.