

## Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Кемеровской области

### Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Kemerovskaya Oblast, Russia

С.Л. Лузянин\*, Д.А. Ефимов\*, Р.Ю. Дудко\*\*  
S.L. Luzyanin\*, D.A. Efimov\*, R.Yu. Dudko\*\*

\* Кемеровский государственный университет, ул. Красная 6, Кемерово 650000 Россия. E-mail: sl\_luzyanin@mail.ru, efim\_d@mail.ru.

\* Kemerovo State University, Krasnaya Str. 6, Kemerovo 650000 Russia.

\*\* Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе 11, Новосибирск 630091 Россия. E-mail: rdudko@mail.ru.

\*\* Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS, Frunze Str. 11, Novosibirsk 630091 Russia.

**Ключевые слова:** Coleoptera, Carabidae, Кемеровская область, Кузнецкий Алатау, Кузнецкая котловина, Салаирский кряж, Западная Сибирь, фауна.

**Key words:** Coleoptera, Carabidae, Kemerovskaya Oblast, Kuznetsk Alatau, Kuznetsk Depression, Salair Ridge, West Siberia, fauna.

**Резюме.** Подведены итоги многолетних исследований фауны жужелиц Кемеровской области. Выявлено 357 видов из 68 родов. Впервые для региона указано 12 видов карабид. Наибольшее видовое разнообразие отмечено для родов *Bembidion* (62), *Amara* (46), *Harpalus* (39), *Pterostichus* (30), *Carabus* (18) и *Agonum* (15). В ареалогической структуре преобладают суббореальные гумидные (31,1 %) и бореальные (29,7 %) виды, на долю субарктических видов приходится 18,2 %, полizonальных — 13,2 %, горных эндемиков — 7,8 %. По долготной составляющей ареала фауна жужелиц гетерогенна и сформирована преимущественно западно-палеарктическими (39,8 %) и транспалеарктическими (22,1 %) видами. Разнообразие природных зон региона способствует формированию семи биотопических групп жужелиц, среди которых доминирует пойменно-прибрежный комплекс (39,2 %), наименьшим видовым разнообразием отличается эвритопная группа (2,3 %).

**Abstract.** The results of long-term studies of the fauna of ground beetles in Kemerovskaya Oblast are summarized. 357 species from 68 genera were identified, 12 of which are recorded for the region for the first time. The greatest species diversity was noted for the genera *Bembidion* (62), *Amara* (46), *Harpalus* (39), *Pterostichus* (30), *Carabus* (18) and *Agonum* (15). The range structure is dominated by sub-boreal humid (31.1 %) and boreal (29.7 %) species, and sub-arid species account for 18.2 %, polyzonal 13.2 %, and mountain endemics 7.8 %. According to the longitudinal component of the range, the ground beetle fauna is heterogeneous and is mainly composed of western palaearctic (39.8 %) and transpalaearctic (22.1 %) species. The diversity of the natural zones of the region contributes to the formation of seven ecological groups of ground beetles, among which the floodplain-coastal complex dominates (39.2 %), and the eurytopic group (2.3 %) has the lowest species diversity.

## Введение

Кемеровская область расположена на юго-востоке Западной Сибири. Её административные грани-

цы находятся преимущественно в пределах Кузнецко-Салаирской физико-географической области Алтае-Саянской горной страны [Mikhailov, 1968]. Западная граница области проходит по Салаирскому кряжу, восточная — по Кузнецкому Алатау, южная граница находится в пределах Горной Шории. Центральную часть региона занимает межгорная Кузнецкая котловина, а её северная часть расположена в пределах Западно-Сибирской равнины.

Регион находится на широте, соответствующей лесостепной и степной зонам, но горные поднятия определяют распространение таёжных и высокогорных фитоценозов. Это, создавая пёструю картину растительных ландшафтов, существенно влияет на формирование энтомофауны. Так, например, по территории Кемеровской области проходит Енисейско-Кузнецкий меридиональный зоогеографический рубеж, разделяющий фауну Западной и Восточной Сибири [Sergeev, 1986; Efimov, 2005; Kosterin et al., 2011].

Жужелицы — одна из самых многочисленных и разнообразных групп насекомых. Большая часть из них являются зоофагами, регулируемыми численность беспозвоночных [Lövei, Keith, 1996; Rossi et al., 2019]. Из-за высокой экологической пластичности и быстрой реакции на изменения окружающей среды жужелицы используются в качестве биоиндикаторов [Rainio, Niemelä, 2003; Koivula, 2011].

К настоящему времени изучению локальных фаун жужелиц Кемеровской области уделяло внимание не одно поколение энтомологов. Первые упоминания о жужелицах Южной Сибири появились в начале XIX века в работах Г. Фишера фон Вальдгейма [Fischer von Waldheim, 1820–1828]. Значимый вклад в изучении жесткокрылых юга Западной Сибири внёс барнаульский врач и естествоиспытатель Фридрих Геблер. В его каталоге жуков Колы-

вано-Воскресенского района Западной Сибири [Gebler, 1847, 1848] для Кузнецких гор и Салаира приводятся 42 вида жужелиц, 16 из которых были описаны в этих работах. В монографии Г. Якобсона [Jacobson, 1905–1916] приводятся данные о жужелицах Томской губернии, к которой ранее относилась Кемеровская область. В 20-х гг. вышла работа В. Внуковского [Wnukowski, 1927], в которой приводится несколько видов жужелиц, собранных в Кузнецком округе.

Со второй половины XX столетия возрастает число публикаций, посвящённых видовому разнообразию жужелиц региона. Преимущественное значение было уделено изучению карабидофауны орографических провинций Кузнецко-Салаирской горной области. Так, в исследованиях Ю.Б. Бызовой и З.В. Чадаевой [Byzova, Chadaeva, 1965] представлены данные о населении жужелиц пихтового леса Салаирского кряжа. Значительное число работ направлено на исследование фауны жужелиц Кузнецкого Алатау [Eryshov, 1981, 1984; Eryshov, Trofimova, 1984; Demidenko, 1995, 1996, 2000a, b; Efimov, 1998a; Demidenko et al., 1999; Ereemeeva et al., 1999; Dudko et al., 2002], Горной Шории [Efimov, 1996, 1997; Ereemeeva et al., 2003; Korovina, 2003; Trilikauskas, Dudko, 2016] и Кузнецкой котловины [Kozlov, 1992; Efimov, 1998b, 2003, 2013a; Ereemeeva, Efimov, 2006]. Достаточно полный эколого-фаунистический обзор жужелиц региона приводится в диссертационном исследовании Д.А. Ефимова [Efimov, 2001], с последующими дополнениями [Efimov, 2013a, b; Sushchyov et al., 2015]. Систематические энтомологические исследования в регионе позволили описать ряд новых для науки таксонов Carabidae [Belousov, Kabak, 1996; Dudko, 1999; Obydov, 1999, 2006; Kataev, Wrase, 2006].

Высокая степень индустриализации Кемеровской области и большая антропогенная нагрузка на экосистемы послужили импульсом для изучения структуры сообществ жужелиц в условиях урбанизации [Ereemeeva, 2003, 2004; Korovina, 2004; Vabenko, Ereemeeva, 2007; Ereemeeva et al., 2008; Timofeeva, Savosin, 2009]. В последние годы активно исследуется население жужелиц в техногенных экосистемах, находящихся на различных этапах сукцессии [Bespalov, 2013, 2014; Bespalov, Androkhanov, 2019; Luzyanin et al., 2015].

Таким образом, к настоящему времени накоплен значительный фактический материал по фауне жужелиц Кемеровской области, который необходимо систематизировать и обобщить.

## Материал и методы исследования

В основу работы легли многолетние результаты исследования карабидофауны Кемеровской области. Сборы проводились во время стационарных и маршрутных обследований типичных биотопов всех высотных поясов региона, а также в урбанизован-

ных и техногенно трансформированных ценозах. Кроме того, были обработаны коллекционные фонды кафедры экологии и природопользования Кемеровского государственного университета (Кемерово), Сибирского зоологического музея Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), Томского государственного университета и сборы частных лиц. Также была проанализирована литература по жужелицам рассматриваемой территории начиная с XX века по настоящее время. Места сбора изученного материала показаны на карте (рис. 1), а список локалитетов представлен ниже.

*Беловский район:* 1 — окр. с. Беково, 2 — Бачатские сопки в окр. п. Новый Городок, пос. Старобачаты, 3 — г. Белово; *Гурьевский район:* 4 — д. Шанда, 5 — пос. Урск, 6 — г. Гурьевск, 7 — окр. с. Горскино, 8 — д. Каменушка; *Ижморский район:* 9 — пос. Ижморский, 10 — пос. Новый Свет; *Кемеровский район:* 11 — г. Кемерово (в т.ч. его окрестности), д. Елыкаево, д. Журавлёво, 12 — д. Береговая, Тюльберский городок, Старочерво, 13 — д. Крёково, д. Старая Балахонка, пос. Звёздный, 14 — д. Подъяково, 15 — с. Мазурово, 16 — п. Металлплощадка, д. Сухово; *Крапивинский район:* 17 — окр. с. Банново, 18 — биостанция КемГУ «Ажендарово», 19 — окр. д. Сарапки, пойма р. Уньга, 20 — с. Тараданово, 21 — пос. Зеленогорский, 22 — пос. Крапивинский; *Ленинск-Кузнецкий район:* 23 — с. Подгорное, 24 — пос. Чкаловский, берег р. Касьма, 24 — окр. с. Шабаново, 25 — с. Чусовитино, 26 — г. Польшаево, 27 — окр. с. Кокуй; *Мариинский район:* 28 — г. Мариинск, 29 — с. Большой Антибес; *Междуреченский район:* 30 — г. Междуреченск, 31 — ст. Лужба, 32 — 9 км СВ ст. Лужба, р. Алгуй, 33 — Верховья р. Бельсу, окр. горы Кугуту; *Новокузнецкий район:* 34 — г. Новокузнецк, 35 — р. Верхняя Терсь, кордон «Верхняя Терсь», 36 — с. Сары-Чумыш, 37 — окр. пос. Кузедеево, р. Большой Теш, 38 — г. Калтан, 39 — окр. д. Шорохово, 40 — с. Костёнково; *Прокотьевский район:* 41 — с. Михайловка, 42 — Караканский хребет в окр. пос. Тыхта, 43 — г. Прокопьевск, 44 — г. Киселёвск, 45 — с. Лучшево, 46 — пос. Тыхта, 47 — пос. Майский, 48 — окр. пос. Октябрьский, 86 — пос. Краснобродский; *Промышленновский район:* 49 — с. Морозово, 50 — окр. с. Пушкино, 51 — с. Окунёво, 52 — с. Журавлёво, берег пруда Танаево, 53 — пос. Плотниково, д. Пор-Искитим, 54 — д. Протопопово; *Ташигольский район:* 55 — пос. Верхний Таймет, 56 — гора Зелёная, гора Мустаг, окр. пос. Шерегеш, 57 — г. Таштагол, 58 — пос. Усть-Кабырза, 59 — пос. Тельбес, 60 — пос. Мундыбаш, 61 — окр. пос. Усть-Анзас, 62 — пос. Мрассу; *Тисульский район:* 63 — пос. Белогорск, 64 — окр. пос. Полуторник, 65 — окр. с. Городок, р. Дудет, 66 — побережье оз. Большой Берчикуль, 67 — с. Тамбар, 68 — окр. пос. Бериккульский, 69 — пос. Макаракский, 70 — устье р. Кожух; *Топкинский район:* 71 — с. Малый Корчуган, 72 — пос. Трещёвский, 73 — с. Чер-

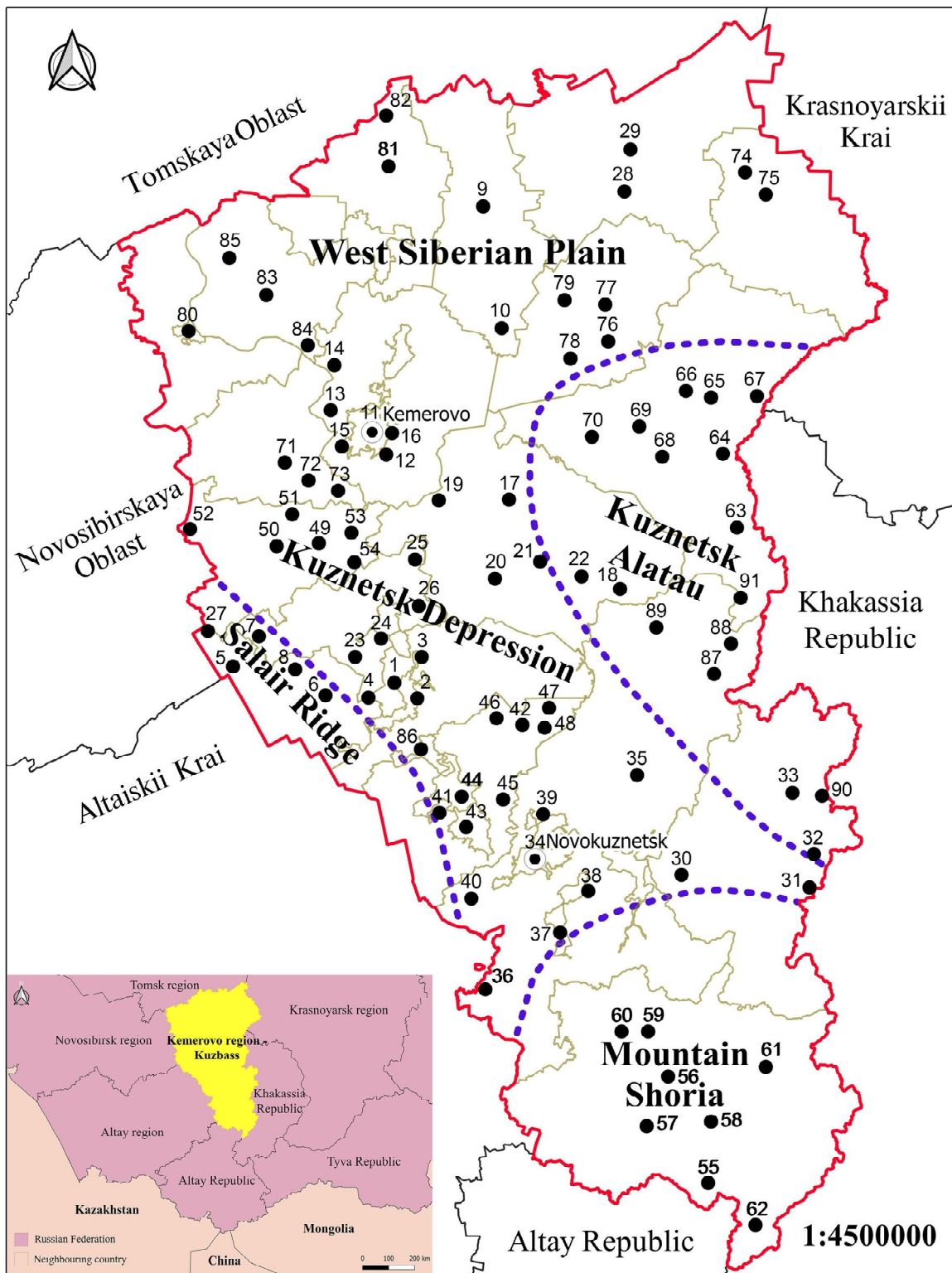


Рис. 1. Места сбора жужелиц Кемеровской области.  
 Fig.1. Locality map of carabids from Kemerovskaya oblast.

мичкино; *Тяжинский район*: 74 — пос. Тяжинский, 75 — окр. с. Преображенка; *Чебулинский район*: 76 — окр. д. Шестаково, 77 — с. Усть-Серта, 78 — д. Кураково, 79 — окр. д. Дмитриевка; *Юргинский район*: 80 — г. Юрга; *Яйский район*: 81 — с. Бекет, 82, с. Ишим, берег р. Яя; *Яшкинский район*: 83 — пос. Яшкино, 84 — с. Акация, д. Писаная, музей-заповедник «Томская писаница», 85 — с. Пашково; *Кузнецкий Алатау*: 87 — среднее течение р. Верхняя Терсь, гора Чёрный ворон, устье руч. Безымянный, приют Гридина, 88 — гора Чемо-дан, 89 — гора Пёстрая, 90 — гора Большой Зуб, 91 — поднятие горы Большая Церковная.

При сборе жужелиц использовали стандартные методы: почвенные ловушки, почвенные раскопки, ручной сбор [Shilenkov, 1982].

Система семейства Carabidae и порядок расположения таксонов приводятся по каталогу жесткокрылых Палеарктики [Löbl, Löbl, 2017].

При описании ареалогического состава населения жужелиц отдельно рассматривались широтные и долготные составляющие ареала [Dudko, Lyubchanskii, 2002; Dudko et al., 2002]. По отношению видов жужелиц к зональным рубежам распространения выделены 4 широтные надгруппы: бореальная, полизональная, суббореальная гумидная и субаридная. Долготные группы ареалов были выделены на основании отношения видов к границам панатлантического, континентального и панпацифического секторов Палеарктики [Emeljanov, 1974]. Было представлено 6 долготных групп: трансголарктические (распространены во всех секторах Палеарктики и в Неарктике), транспалеарктические (в трёх секторах Палеарктики), западнопалеарктические (в панатлантическом и континентальном секторах), центральнопалеарктические (в континентальном секторе), восточнопалеарктические (в континентальном и панпацифическом секторах), восточнопалеарктическо-неарктические (в континентальном, панпацифическом секторах и Неарктике). Виды, ареалы которых выходят за пределы Голарктики, отнесены к космополитной группе. Отдельно рассматривались горные эндемичные виды.

Экологические группы жужелиц выделяли по принципу предпочтения ими определённых типов биотопов на территории Южной Сибири, а также по литературным данным [Dudko, Lyubchanskii, 2002; Ereemeeva, Efimov, 2006].

Для оценки встречаемости видов была применена следующая шкала: 1 — единичные виды (известны по нескольким экземплярам), 2 — редкие (известны из небольшого числа пунктов, экземпляры не многочисленны), 3 — редкие, но местами обычные (в некоторых точках учёта отмечены в значительном количестве), 4 — обычные (регулярно попадают на территории Кемеровской области, иногда в значительном количестве), 5 — массовые (в большей части региона составляют основную долю в сборах).

## Результаты и обсуждение

### ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

В настоящее время фауна жужелиц Кемеровской области включает 357 видов из 68 родов 27 триб 11 подсемейств (см. прил. 1 [Supplement 1]). Из этого числа 6 видов известны только по литературным данным: *Calosoma sycophanta* (Linnaeus, 1758) [Gebler, 1847], *Blethisa multipunctata* (Linnaeus, 1758), *Elaphrus lapponicus* Gyllenhal, 1810, *Lebia cyanocephala* (Linnaeus, 1758), *Polistichus connexus* (Geoffroy, 1785) [Kozlov, 1992] и *Bembidion humerale* Sturm, 1825 [Sundukov, Kuberskaya, 2014]. Впервые для Кемеровской области приводятся 12 видов: *Dyschirius tristis* (Stephens, 1827), *Bembidion fluviatile* Dejean, 1831, *Chlaenius quadrisulcatus* (Paykull, 1790), *Harpalus oodioides* Dejean, 1829, *H. optabilis* Dejean, 1829, *Acupalpus exiguus* Dejean, 1829, *Badister unipustulatus* Bonelli, 1813, *Perigona nigriceps* (Dejean, 1831), *Pterostichus akozyrevi* O. et E. Berlov, 1999, *Calathus ambiguus* (Paykull, 1790), *Amara infima* (Duftschmid, 1812), *A. propinqua* Ménétries, 1832.

Основу таксономической структуры карабидофауны формируют 6 родов, на долю которых приходится 58,2 % видового богатства жужелиц. Это роды *Bembidion* (62 вида, 17,4 %), *Amara* (46 видов, 12,8 %), *Harpalus* (39 видов, 10,9 %), *Pterostichus* (30 видов, 8,4 %), *Carabus* (18 видов, 5,0 %) и *Agonum* (15 видов, 4,2 %). Эти же 6 родов карабид составляют более половины видов фауны жужелиц в соседней Новосибирской области [Dudko, Lyubchanskii, 2002; Dudko et al., 2018].

На трибу Bembidiini приходится наибольшее число видов жужелиц в Кемеровской области — 68 (19 %). Эта же триба преобладает в большинстве регионов Южной Сибири [Dudko, Lyubchanskii, 2002; Dudko et al., 2010].

Триба Harpalini насчитывает 63 вида (17,6 %), из которых 39 приходится на род *Harpalus*. Высокое видовое обилие представителей трибы обусловлено тем, что *Harpalus* приурочены преимущественно к открытым сухим местообитаниям, которые повсеместно встречаются в Кузнецкой котловине, на восточных отрогах Салаирского кряжа, а также на севере области.

Триба Zabrinini представлена родом *Amara* (46 видов, 12,9 %). Высокое видовое обилие этого рода характерно для большинства регионов Северной Азии [Khobrakova et al., 2014].

Триба Pterostichini (38 видов, 10,6 %) представлена двумя родами — *Pterostichus* и *Poecilus*. Из трибы Platynini найдено 23 вида (6,4 %) из 8 родов, причём основная доля приходится на род *Agonum* (15 видов). Из трибы Carabini обнаружено 20 видов жужелиц (5,6 %) из родов *Carabus* (18 видов) и *Calosoma* (2 вида).

## АРЕАЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФАУНЫ

**Суббореальный гумидный комплекс** жужелиц в фауне региона преобладает по числу видов (108 видов, 30,3 %) (табл. 1). Распространение данных видов приурочено к мелколиственным и смешанным лесам западной и восточной Палеарктики, а в её центральной части ограничено лесостепью, либо подзоной средней тайги. Суббореальные гумидные виды предпочитают умеренно-тёплый климат с достаточно высоким увлажнением. На территории Кемеровской области они отмечены во всех провинциях, но большинство найдено в Кузнецкой котловине.

В составе комплекса подавляющее число видов жужелиц (67) относится к западно-палеарктической группе, восточная граница которой проходит по территории Сибири. Отметим, что ряд видов жужелиц не проникает восточнее Кузнецкого Алатау, например, *Asaphidion flavipes* (Linnaeus, 1760), *Patrobis atrorufus* (Ström, 1768), *Stenolophus discophorus* (Fischer, 1823), *Harpalus tardus* (Panzer, 1796), *Ophonus laticollis* Mannerheim, 1825, *O. stictus* Stephens, 1828, *Badister sodalis* (Duftschmid, 1812). Таким образом, эту горную систему можно считать меридиональным рубежом распространения некоторых западно-палеарктических видов.

Достаточно существенный вклад вносят восточно-палеарктические виды (22 вида), обитание которых связано с мелколиственными лесами и лесостепью, либо с горными регионами. Среди них достаточно обычны *Nebria catenulata* (Fischer, 1820), *Agonum bellicum* Lutshnik, 1934, *Poecilus fortipes* (Chaudoir, 1850), *Diplous depressus* (Gebler, 1830), *Bembidion altaicum* Gebler, 1833, *V. altestriatum* Netolitzky, 1934. Два вида из этой группы, *Agonum subtruncatum* (Motschulsky, 1860) и *Perileptus japonicus* Bates, 1873, имеют фрагментированные ареалы. Их западная часть широко изолирована от основного ареала, и эти виды рассматриваются здесь как реликты тёплого периода

плейстоцена или климатического оптимума голоцена [Dudko, 2011].

Транспалеаркты в суббореальном гумидном комплексе карабид представлены 15 видами. К ним относятся редко встречающиеся на территории области *Carabus clathratus* Linnaeus, 1760, *Tachys micros* (Fischer, 1828), *Chlaenius sulcicollis* (Paykull, 1798), *Olisthopus sturmii* (Duftschmid, 1812), *Badister lacertosus* Sturm, 1815, а также обычные *Synuchus vivalis* (Illiger, 1798), *Badister bullatus* (Schrank, 1798) и *Harpalus xanthopus* Gemminger et Harold, 1868.

Центрально-палеарктическую группу образуют только два вида — *Pterostichus akozyrevi* и *Pterostichus altaianus* Jedlička, 1958. Их распространение приурочено к югу Западной Сибири.

**Бореальный комплекс** представлен на территории Кемеровской области практически таким же числом видов, как и предыдущий (107 видов, 30,0 %). У видов этого комплекса северная граница ареалов проходит в тундровой или лесотундровой зоне, а на юге — по южной границе лесостепи [Eremeeva, Efimov, 2006]. Бореальные виды относительно влаголюбивы и терпимы к низким температурам лета и зимы.

Бореальный комплекс можно считать самым разнообразным с точки зрения долготных групп ареала (табл. 1). Практически в равном количестве здесь присутствуют транспалеарктические и западно-палеарктические виды, включающие 31 и 28 видов соответственно. Так, виды первой группы распространены преимущественно от Атлантического океана на западе до Тихого океана на востоке. В фауне жужелиц бореальных транспалеарктов наиболее обильны видами 2 рода: *Amara* и *Bembidion* — по 7 видов, а характер населения определяется доминированием *Agonum dolens* (C.R. Sahlberg, 1827), *Loricera pilicornis* (Fabricius, 1775), *Bembidion hirmocaelum* Chaudoir, 1850 и *Harpalus latus* (Linnaeus, 1758).

Западно-палеарктическая бореальная группа представлена в значительной степени видами рода

Таблица 1. Хорологические комплексы жужелиц Кемеровской области (число видов, %)

Table 1. Chorological complexes of ground beetles in Kemerovskaya Oblast (number of species, %)

Широтные комплексы	Долготные группы*						Всего
	ТГ	ТП	ЗП	ЦП	ВП	ВПН	
Бореальный	21 / 5,8	31 / 8,7	28 / 7,8	15 / 4,2	3 / 0,9	9 / 2,5	107 / 30,0
Суббореальный гумидный	-	15 / 4,2	69 / 19,3	2 / 0,6	22 / 6,2	-	108 / 30,3
Субарктический	-	4 / 1,1	31 / 8,7	27 / 7,6	5 / 1,4	-	67 / 18,8
Полизоновый	2 / 0,6	28 / 7,8	15 / 4,2	-	-	-	45 / 12,6
Космополиты							3 / 0,9
Горные эндемики							27 / 7,5
Всего	23 / 6,4	78 / 21,8	143 / 40,1	44 / 12,3	30 / 8,4	9 / 2,5	357 / 100

\* ТГ — трансголарктическая, ТП — транспалеарктическая, ЗП — западно-палеарктическая, ЦП — центрально-палеарктическая, ВП — восточно-палеарктическая, ВПН — восточно-палеарктическо-неоарктическая.

\* ТГ — transholarctic, ТП — transpalaeartic, ЗП — western palaeartic, ЦП — central palaeartic, ВП — eastern palaeartic, ВПН — eastern palaeartic — nearctic.

*Bembidion* (более половины видового разнообразия группы). В населении обычны *Chlaenius nigricornis* (Fabricius, 1787), *Agonum viduum* (Panzer, 1796), *Pterostichus anthracinus* (Illiger, 1798), *Elaphrus cupreus* Duftschmid, 1812.

Трансголарктический ареал жужелиц охватывает территорию от Северной Европы до различных рубежей Северной Америки. Необходимо отметить, что в Кемеровской области наибольшее видовое разнообразие карабид с таким типом ареала отмечено именно в бореальной группе. Так, из 24 видов трансголарктов 21 вид имеет бореальную составляющую ареала. Они достаточно широко распространены в таёжной зоне Кузнецкого Алатау и Горной Шории; изредка встречаются в мелколиственных лесах Кузнецкой котловины. Преобладают по численности *Nebria gyllenhali* (Schönherr, 1806), *Elaphrus angusticollis* R.F. Sahlberg, 1844 и *Harpalus solitarius* Dejean, 1829.

Жужелицы центрально-палеарктической группы распространены от северо-востока европейской части России до некоторых рубежей Восточной Сибири. Следует отметить, что более половины видового разнообразия жужелиц этой группы относятся к категории обычных и массовых в регионе: *Carabus regalis* Fischer, 1820, *C. aeruginosus* Fischer, 1820, *C. henningi* Fischer, 1817, *Pterostichus magus* (Mannerheim, 1825), *P. drescheri* (Fischer, 1817).

Восточнопалеарктическо-неарктическая группа присутствует только в бореальном комплексе и представлена 9 видами: обычными *Bembidion gebleri* (Gebler, 1833) и *B. scopulinum* (Kirby, 1837), а также редкими *Harpalobranchys leiroides* (Motschulsky, 1844), *Bembidion rusticum* Casey, 1918, *B. arcticum* Lindroth, 1963, *B. foveum* Motschulsky, 1844, *Dyschirius subarcticus* (Lindroth, 1961), *Carabus maeander* Fischer, 1820, *Notiophilus semistriatus* Say, 1823. Их ареал простирается от Северо-Востока европейской части России до Северной Америки.

К восточно-палеарктической группе отнесены жужелицы *Bembidion infuscatum* Dejean, 1831, *B. sibiricum* Dejean, 1831 и *Amara kingdonoides* Nieke, 2002.

**Субаридный комплекс** жужелиц включает в себя виды, обитающие в степной и полупустынной зонах. В Кемеровской области отмечено 67 видов карабид данного комплекса (табл. 1), из них 44 вида зарегистрированы только в Кузнецкой котловине. Ядро фауны составляют виды с западно-палеарктическим ареалом (31 вид), среди которых 22,6 % приходится на долю рода *Harpalus*. Несколько меньше видовое обилие имеет центрально-палеарктическая группа (27 видов), представленная жужелицами, обитающими преимущественно в степных биотопах. Здесь также лидирует род *Harpalus*, но виды в сборах редки: *Harpalus aequicollis* Motschulsky, 1844, *H. brevis* Motschulsky, 1844, *H. cyclogonus* Chaudoir, 1844, *H. heyrovskiyi* Jedlička, 1928, *H. lutshniki* Schaubeger, 1932, *H. macronotus*

(Tschitschérine, 1893), *H. michaili* Kataev, 1990, *H. oodioides*, *H. optabilis*, *H. pusillus* (Motschulsky, 1850), *H. sinuatus* (Tschitschérine, 1893).

Жужелицы с восточно-палеарктическим ареалом представлены 5 видами: *Carabus kruberi* Fischer, 1820, *Harpalus brevicornis* Germar, 1823, *H. erosus* Mannerheim, 1825, *Amara brevicollis* (Chaudoir, 1850) и *A. fodinae* Mannerheim, 1825. Наконец, 4 вида характеризуются транспалеарктическим ареалом: *Cylindera gracilis* (Pallas, 1773), *Chlaenius alutaceus* Gebler, 1829, *Harpalus modestus* Dejean, 1829 и *Microlestes schroederi* Holdhaus, 1912.

**Виды полизонального комплекса** имеют широкий диапазон широтного распространения — от лесотундры на севере до зон полупустынь и пустынь на юге. Это свидетельствует об их высокой экологической пластичности, особенно в абиотическим условиям. В исследуемом регионе обнаружено 45 видов жужелиц полизонального комплекса (табл. 1). Более половины из них (28 видов) приходится на транспалеарктическую группу, которую формируют в основном массовые и обычные виды: *Bembidion properans* (Stephens, 1828), *Harpalus rubripes* (Duftschmid, 1812), *H. affinis* (Schrank, 1781), *H. calceatus* (Duftschmid, 1812), *Amara communis* (Panzer, 1797), *A. ovata* (Fabricius, 1792), *Limodromus assimilis* (Paykull, 1790), *Pterostichus niger* (Schaller, 1783), *P. nigrita* (Paykull, 1790).

В западно-палеарктическую группу входят 15 видов жужелиц, большая часть которых повсеместно встречаются на территории региона: *Amara aenea* (De Geer, 1774), *A. eurynota* (Panzer, 1796), *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824), *Pterostichus strenuus* (Panzer, 1796), *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774), *Calathus melanocephalus* (Linnaeus, 1758), *Bembidion lampros* (Herbst, 1784).

Трансголарктическую полизональную группу составляют всего 2 вида — *Clivina fossor* (Linnaeus, 1758) и *Bembidion semipunctatum* (Donovan, 1806).

**Космополитные** ареалы не характерны для жужелиц умеренного пояса. Широкое распространение некоторых из них связано с деятельностью человека, и иногда бывает сложно установить их естественный (исходный) ареал. В Кемеровской области отмечено три вида, ареалы которых выходят за пределы Голарктики.

*Sericoda quadripunctata* (De Geer, 1774) — полизональный вид, широко распространённый почти по всей Голарктике (кроме юго-запада), на востоке Азии проникает в Ориентальную область: до Северного Вьетнама и Филиппин (Лусон и Негрос). В южной части ареала занимает горные регионы [Liebherr, 1991]. Является пиротфильным видом, для размножения которого необходимы недавние пожары [Holliday, 1984]. Такая особенность обуславливает резко выраженную г-стратегию выживания, включая «супер-способности к странствованию» [Holliday, 1991] и объясняет необычно широкий видовой ареал.

*Perigona nigriceps* (Dejean, 1831) — широко распространён в тропиках Старого Света, в XIX веке интродуцирован в Северную Америку (откуда был описан) и Западную Европу, предположительно из Южной Азии [Lindroth, 1968; Luff, 1998; Baehr, 2013; Bieńkowski, 2019]. Встречается обычно среди растительных остатков, в компосте или навозе, хорошо летает, часто прилетает на свет [Lindroth, 1968; Luff, 1998]. Как в Америке, так и в Европе после интродукции вид активно расселялся и в настоящее время относительно обычен в Западной Европе [Bieńkowski, 2019] и в восточной части США и Канады [Bousquet, 2012; Klimaszewski et al., 2012], однако в глубине материков находки немногочисленны. На юго-востоке европейской части России известен из Самарской и Саратовской областей [Sazhnev, 2019; Berlov, Tilli, 2022]. В Среднеазиатском регионе известен по единственной находке 2013 г. из Алматы [Kabak, Kolov, 2014]. В азиатской части России отмечался только по сборам 1977 г. в Прибайкалье (у пос. Ильинка) [Shilenkov, Anichtchenko, 1998]. Указания для юга Дальнего Востока России, согласно данным Ю.Н. Сундукова и К.В. Макарова, должны относиться к *Perigona exigua* (A. Morawitz, 1863) [Sundukov, Makarov, 2016]. В Кемеровской области 1 самец *P. nigriceps* собран на двухлетнем отвале Краснобродского угольного разреза 14.06.2019, N 54°10', E 86°25', С.Л. Лузянин. Это первая находка вида в Западной Сибири.

*Metacolpodes buchannani* (Hope, 1831) распространён по всей Ориентальной области вплоть до Вануату и Французской Полинезии, а также в Восточной Палеарктике, на севере до юга Дальнего Востока России. Изолированно отмечен в Южной Сибири, Сынцзяне и на западе Северной Америки [Dudko, 2011; Kabak, 2013; Kurian, Thomas, 2021]. Этот теплолюбивый гумидный вид приурочен к тропическим, субтропическим и широколиственным лесам. В Сынцзяне отмечен только в городе Урумчи в 2012 и 2013 гг., что, без сомнения, является результатом случайного завоза ввиду отсутствия лесных биотопов в окружающих естественных территориях [Kabak, 2013]. Для Северной Америки это также адвентивный вид, первая находка которого из штата Орегон датируется 1931 г., позднее он распространился на север до Британской Колумбии [Klimaszewski et al., 2012]. В Сибири *M. buchannani* впервые собран на пустыре в Иркутске в 1972 г., где больше не отмечался, и рассматривался как результат случайной интродукции [Shilenkov, 2010]. Для Кемеровской области отмечается с 1999 г. из нескольких локалитетов в предгорьях Кузнецкого Алатау и в Горной Шории (окр. Междуреченска, Таштагола и Шерегеша), а в 2019 г. экземпляр был найден в лесостепи центральной части Кузнецкой котловины. В сопредельном районе Алтая (окр. Иогача) также найден в 2004 г. Большинство находок сделаны на естественных территориях, поэтому обитание вида в регионе не вызывает сомнений, что послужило

основанием рассматривать *M. buchannani* в Южной Сибири как остаток сплошного алтайско-дальневосточного ареала климатического оптимума голоцена [Dudko, 2011]. Версия случайного завоза с последующей акклиматизацией вида также вполне вероятна.

Таким образом, из трёх космополитных видов в Кемеровской области один является местным, один — адвентивным, а происхождение в регионе третьего вида дискуссионное.

**Горные эндемики.** Особый интерес представляет присутствие в карабидофауне региона горных эндемиков, к которым отнесено 27 видов (7,5 % видового обилия) жуужелиц из 12 родов. Виды этой группы распространены в различных частях Алтае-Саянской горной системы. В Кемеровской области они встречаются преимущественно в горах Кузнецкого Алатау и Горной Шории. В таксономическом составе группы наиболее разнообразно представлены роды *Bembidion*, *Trechus* и *Pterostichus* (по 5 видов). К локальным эндемикам, ареалы которых лежат в пределах Кузнецкого региона, отнесены 3 вида: *Trechus compactulus* Belousov et Kabak, 1996, *T. zinovievi* Belousov et Kabak, 1996 и *Bembidion demidenkoe* Dudko, 1999. При этом, если для видов группы *Trechus almonius* s.l., куда относятся два первых вида, характерны локальные ареалы и в других частях Алтае-Саянской горной системы [Belousov, Kabak, 1996], то *B. demidenkoe* — единственный в Сибири представитель средиземноморского подрода *Phyla*, в современных материалах известен по единственному экземпляру с г. Чемодан (Кузнецкий Алатау) [Dudko, 1999]. Интересно, что в позднплейстоценовых отложениях Северного Алтая (местонахождение Новая Суртайка на р. Иша) этот вид обнаружен в значительном количестве [Dudko et al., 2017]. Современный ареал *B. demidenkoe*, хотя и остаётся малоизвестным, может рассматриваться как реликтовый, причём сразу двух эпох. Алтае-Саянский регион — островок широкого в прошлом ареала подрода *Phyla*, большинство представителей которого сейчас распространены в Средиземноморье [Huber, Marggi, 1997]. Поскольку *B. demidenkoe* образует отдельную видовую группу, можно говорить о значительном (по крайней мере неогеновом) возрасте дизъюнкции подродового ареала. Высокое обилие *B. demidenkoe* в отложениях позволяет предполагать, что условия обитания в предгорьях алтайского региона были оптимальными в конце плейстоцена. Вероятно, изменившийся в голоцене климат привёл к сокращению видового ареала (либо резкому сокращению численности), что позволяет рассматривать современное распространение вида как реликтовое.

Интересную группу ареалов образуют виды, распространённые в северо-западной части Алтае-Саянской горной системы: помимо Кузнецкого Алатау и Горной Шории они встречаются на Северо-Восточном Алтае и в западной части Запад-



ного Саяна (до Енисея на востоке), некоторые проникают также на Центральный или Западный Алтай. Такое распространение имеют 12 видов жужелиц. Некоторые из них (*Leistus kryzhanovskii* Dudko, 2003, *Nebria mellyi* Gebler, 1847, *Carabus obovatus* Fischer, 1828, *Trechus bakurovi* Shilenkov, 1984, *T. dudkorum* Belousov et Kabak, 1996, *Pterostichus tomensis* (Gebler, 1847) и др.) имеют близкие видокарные виды в других частях Алтае-Саянской горной системы. Наличие таких видов свидетельствует о процессах автохтонного видообразования, активно идущих в пределах Алтае-Саянской горной системы [Shilenkov, 1992], причём Кузнецкий Алатау и Горная Шория являются одним из центров дифференциации видов. Более интересны эндемики, не имеющие близких аллопатричных видов в пределах горной системы: *Patrobis obliteratus* Gebler, 1848, *Pterostichus virescens* (Gebler, 1833), *P. monticoloides* Shilenkov, 1995, *Calathus sibiricus* Gebler, 1841, *Bembidion (Metallina)* sp. Их распространение ограничено гумидными районами Алтае-Саянской горной системы, и существование таких видов свидетельствует о вероятном наличии рефугиума на северо-западной периферии горной страны, в котором сохранялись относительно мягкие и влажные условия в течение всего плейстоцена. Такое предположение согласуется с результатами анализа позднплейстоценовых отложений. Даже в период максимума последнего оледенения, когда на территории Южной Сибири преобладали тундро-степи, а климат был экстремально-континентальным, с широким диапазоном годовых и суточных температур, в предгорьях Северного Алтая и Кузнецкого Алатау описаны семенные флоры и энтомокомплексы, позволяющие реконструировать темнохвойные леса и луга — аналоги субальпийских [Ponomareva, 1973; Panychev, 1979; Dudko et al., 2017].

Оставшиеся горные эндемики имеют относительно широкие ареалы и охватывают значительную часть Алтае-Саянской горной системы, либо даже выходят за её пределы (*Nebria fulgida* Gebler,

1847, *N. altaica* Gebler, 1847, *Notiophilus jakovlevi* Tschitschérine, 1903, *Amara microphthalma* Baliani, 1943 и др.).

ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

По ландшафтно-биотопическому распределению все виды жужелиц объединены в семь биотопических групп. Лидирующую позицию занимает пойменно-прибрежный фаунистический комплекс (140 видов, 39,2 %), особенно богат представленный в Кузнецкой котловине (рис. 2). К нему относятся виды, предпочитающие гигрофитные или мезогигрофитные местообитания, как, например, берега водоёмов и рек, а также низинные микростанции, заросшие мхом. Таксономический состав комплекса включает в себя 20 триб и 38 родов. Наибольшее число видов (55) приходится на род *Bembidion*. Некоторые трибы в регионе представлены только видами данной биотопической группы — Elaphrini, Patrobini, Loricerini и Licinini. Пойменно-прибрежные жужелицы характерны также для большинства *Dyschiriini* (кроме степного *Dyschirius rufipes* (Dejean, 1825)), *Chlaeniini* (за исключением лугового *Callistus lunatus* (Fabricius, 1775)), *Platynini* и *Nebriini*.

Некоторые виды рассматриваемого фаунистического комплекса приурочены только к определённым типам биотопов. На галечниках и каменистых берегах встречаются *Nebria altaica*, *N. catenulata*, *Diplous depressus*, подрод *Plataphus* рода *Bembidion* и др. Для песчаных отмелей характерны *Nebria livida* (Linnaeus, 1758), *Bembidion argenteolum* Ahrens, 1812, *B. striatum* (Fabricius, 1792), *B. petrosum* Gebler, 1833. Открытые глинистые, часто с наносами ила берега предпочитают *Dyschirius nitidus* (Dejean, 1825), *D. gracilis* (Heer, 1837), *Stenolophus mixtus* (Herbst, 1784), *Tachys bistriatus* (Duftschmid, 1812), *Bembidion scopulinum*. Закустаренные поймы, берега стариц, межгрядные понижения являются характерными

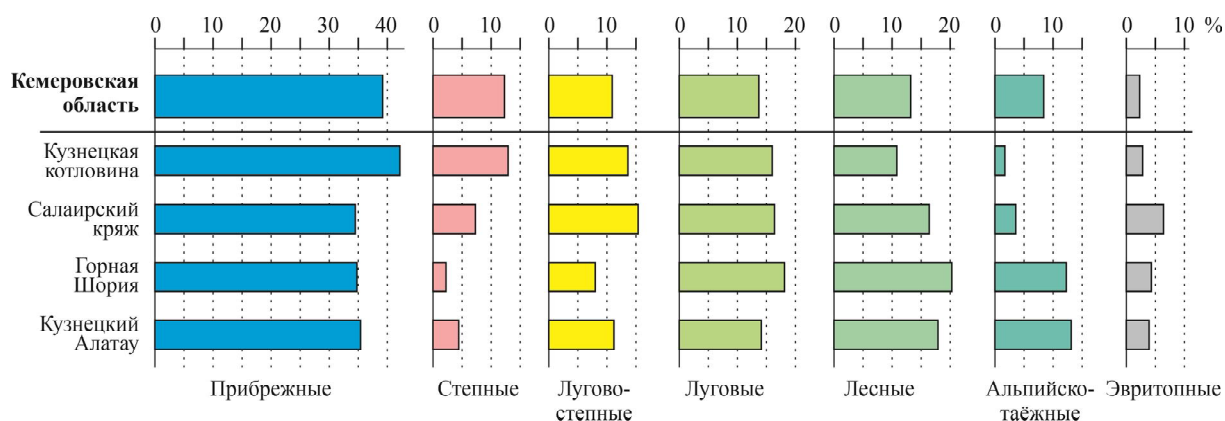


Рис. 2. Соотношение экологических групп жужелиц в фауне Кемеровской области и её орографических провинциях.  
 Fig. 2. Ratio of ecological groups of ground beetles in the fauna of Kemerovskaya Oblast and its orographic provinces.



местообитаниями для *Carabus granulatus* Linnaeus, 1758, *Loricera pilicornis*, *Bembidion sibiricum*.

Луговая биотопическая группа включает в себя 49 видов жуужелиц (13,7 %), которые преимущественно встречаются в открытых луговых биотопах, в том числе антропогенных. В данном комплексе доминирует триба Zabrinii (17 видов, 33,5 %). Типичными луговыми обитателями можно считать некоторых Harpalini: *Anisodactylus signatus* (Panzer, 1796), *Harpalus tarsalis* Mannerheim, 1825, *Acupalpus meridianus* (Linnaeus, 1760) и Carabini — *Carabus convexus* Fabricius, 1775.

К лесному фаунистическому комплексу можно отнести 47 видов жуужелиц (13,2 %): наиболее богат он представлен в Горной Шории (рис. 2). Яркие представители группы — виды из триб Pterostichini и Carabini, на долю которых приходится 46,8 % от количества лесных видов. Максимальной плотности на лесных местообитаниях достигают некоторые Notiophilini и ряд Harpalini (*Harpalus latus*, *H. solitaris*). К более сухим, часто вторичным лесам тяготеют *Calathus micropterus* (Duftschmid, 1812) и *Amara brunnea* (Gyllenhal, 1810).

Достаточно многочисленную группу образуют степные виды жуужелиц (44 вида, 12,3 %), которые приурочены к различным типам степей, расположенных, главным образом, в Кузнецкой котловине (рис. 2). Так, здесь встречаются 37 видов карабид, из них 26 видов были зарегистрированы только на степных биотопах котловины. На остепнённых отрогах Салаирского кряжа отмечено 8 видов жуужелиц. Наименьшее число степных видов карабид зарегистрировано в горно-таёжном поясе Горной Шории и Кузнецкого Алатау (3 и 9 видов соответственно), которые встречаются здесь только на прогреваемых склонах южной экспозиции.

Особенность таксономической структуры группы определяется преобладанием представителей трибы Harpalini (22 вида, 50 %). Из них характерными обитателями степных участков являются *Harpalus anxius* (Duftschmid, 1812), *H. politus* Dejean, 1829, *H. subcylindricus* Dejean, 1829, *Ophonus cordatus* (Duftschmid, 1812), *O. puncticollis* (Paykull, 1798). Достаточно разнообразно представлены Lebiini: *Cymindis equestris* Gebler, 1825, *Microlestes fissuralis* (Reitter, 1901), *M. maurus* (Sturm, 1827), *M. schroederi*, *Syntomus mongolicus* (Motschulsky, 1844). Кроме того, к данному фаунистическому комплексу можно отнести: *Carabus kruberi*, *Cylindera gracilis*, *Dyschirius rufipes*, *Poecilus nitens* (Chaudoir, 1850), *P. koyi* Germar, 1823, *Amara irkuteana* Jedlička, 1957.

К степному поясу Кузнецкой котловины приурочен специфический комплекс галофильных видов жуужелиц, обитающих на солончаках. К характерным галобионтам относятся *Cephalota chiloleuca* (Fischer, 1820), *Dyschirius chalcus* (Erichson, 1837), *Brosicus semistriatus* (Dejean, 1825), *Bembidion pedestre* (Motschulsky, 1844), *Daptus vittatus* Fischer,

1823, *Harpalus dispar splendens* (Gebler, 1830) и виды рода *Pogonus*.

Отдельную лугово-степную биотопическую группу составляют жуужелицы, обитающие на открытых луговых, лесостепных и остепнённых участках. К этому комплексу отнесено 39 видов жуужелиц (10,9 %). Самой представительной трибой является Harpalini (13 видов), а обычными видами можно считать *Harpalus cisteloides*, *H. distinguendus*, *H. rubripes*, *H. calceatus* и *H. rufipes*. Весомый вклад также вносят *Poecilus fortipes*, *Calathus erratus*, *Amara castanea* и некоторые другие.

Фауна жуужелиц альпийско-таёжного комплекса включает в себя 30 видов (8,4 %). Эта группа характерна преимущественно для горно-таёжного и субальпийского поясов Горной Шории и Кузнецкого Алатау (рис. 2). В таксономическом составе комплекса преобладают трибы Trechini, Pterostichini и Zabrinii. К характерным видам можно отнести *Trechus dudkorum*, *Pterostichus triseriatus* (Gebler, 1847), *B. af. aeruginosum* (Gebler, 1833), *Harpalus nigritarsis* C.R. Sahlberg, 1827, *Dicheirotichus mannerheimi ponojensis* (J.R. Sahlberg, 1875), *Agonum alpinum* Motshulsky, 1844, *Calathus sibiricus*, *Patrobis obliterated*.

Жуужелицы, встречающиеся практически во всех типах биотопов, объединены в эвритопную группу (8 видов, 2,3 %). Они не приурочены к определённым местообитаниям, отличаются широкой экологической пластичностью. Из этой группы часто встречаются на всей территории Кемеровской области *Amara aenea*, *A. communis*, *A. similata* (Gyllenhal, 1810), *H. affinis*, *Clivina fossor*, *Bembidion quadrimaculatum* (Linnaeus, 1760), *Lebia cruxminor* (Linnaeus, 1758), *Amara apricaria* (Paykull, 1790).

## Заключение

В результате изучения литературных данных и собственных многолетних исследований для Кемеровской области приводится 357 видов жуужелиц, принадлежащих к 68 родам 27 триб 11 подсемействам. Шесть видов приводятся только по литературным данным, а 12 — впервые для региона. Составленный фаунистический список можно считать достаточно полным, в будущем возможно обнаружение новых для области видов, в первую очередь за счёт исследования труднодоступных территорий Кузнецкого Алатау.

Высокое разнообразие видов демонстрируют роды *Bembidion* (62 вида), *Amara* (46), *Harpalus* (39), *Pterostichus* (30), *Carabus* (18) и *Agonum* (15). Массовыми видами являются *Carabus regalis*, *Bembidion properans*, *Trechus secalis*, *Harpalus rubripes*, *Poecilus versicolor*, *Pterostichus magus*, *Amara aenea*, *A. communis*.

Фауна жуужелиц региона сформирована преимущественно широко распространёнными западно-палеарктическими (40 % от общего числа видов) и

транспалеарктическими (21 %) видами. По долготной составляющей основу фауны составляют виды суббореального гумидного и бореального комплексов (по 30 %). Кроме того, существенный вклад в биоразнообразие карабид вносит группа горных эндемиков (7,5 %), часть из которых можно считать реликтами различных эпох.

Особенности рельефа Кемеровской области определяют высокое разнообразие ландшафтов, что позволило выделить семь биотопических групп жужелиц. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в пойменно-прибрежном комплексе (39 %), практически в равном соотношении представлены луговая, лесная, степная и лугово-степная (14, 13, 12 и 11 % соответственно) группы. Наименьшим видовым разнообразием отличается эвритопная группа — 2,3 %.

## Благодарности

Приносим глубокую благодарность всем коллегам-энтомологам, предоставившим коллекции жужелиц, а также студентам Института биологии, экологии и природных ресурсов Кемеровского государственного университета за помощь в сборе материала. Отдельно признательны д.б.н. Б.М. Катаеву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) и к.б.н. В.Г. Шиленкову (Иркутский государственный университет, Иркутск) за помощь в определении видовой принадлежности жужелиц.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-20014 и гранта Кемеровской области — Кузбасса, соглашение № 07 от 23.03.2022 г.

## Литература

- Babenko A.S., Ereemeeva N.I. 2007. [Peculiarities of the population of ground beetles in urbanized areas in conditions of Siberian cities] // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. No.1. P.5–17. [In Russian].
- Baehr M. 2013. The species of the genus *Perigona* Castelnau from New Guinea, Sulawesi, Halmahera and Australia, and of the *parvicollis* — *pygmaea*-lineage. (Coleoptera, Carabidae, Perigonini) // Entomologische Blätter und Coleoptera. Bd.109. 132 S.
- Belousov I.A., Kabak I.I. 1996. *To the knowledge of the Asiatic species of the genus Trechus Clairville (Insecta: Coleoptera: Carabidae)* // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Bd.98. S.361–398.
- Berlov O., Tilli A. 2022. *Perigona (Trechicus) nigriceps* (Dejean, 1831) // Ground beetles of the tribe Perigonini (Carabidae): Atlas of beetles of Russia. <https://www.zin.ru/animalia/coleoptera/eng/perig1.htm>
- Bespalov A.N. 2013. [Communities of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of technogenic territories of Kuzbass and the impact of various reclamation technologies on them] // Bioraznoobrazie: globalnye i regionalnye protsessy. Materialy vsrossiiskoi konferentsii molodykh uchyonyh (Ulan-Ude, September 16–21, 2013). Ulan-Ude. P.105–106. [In Russian].
- Bespalov A.N. 2014. Effect of the various ways of a recultivation on carabid communities of man-caused ecosystems of dumps of coal mining of the Kemerovo region // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.13. No.5. P.438–444. [In Russian].
- Bespalov A.N., Androkhonov V.A. 2019. The influence of the specificity of the soil cover of post-technogenic landscapes of Kuzbass on the restoration of communities of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) // Ekologiya i promyshlennost' Rossii. Vol.23. No.1. P.55–59. [In Russian].
- Bienkowski A.O. 2019. [Carabidae. Ground beetles. *Perigona nigriceps* (Dejean, 1831)] // Orlova-Bienkowskaja M.J.: Spravochnik po chuzherodnym zhestkokrylym evropeiskoi chasti Rossii. Livny. P.95–98. [In Russian].
- Bousquet Y. 2012. Catalogue of Geadephaga (Coleoptera, Adephaga) of America, north of Mexico // ZooKeys. Vol.245. P.1–1722.
- Byzova Yu.B., Chadaeva Z.V. 1965. [Comparative characteristics of the soil fauna of various associations of the fir forest (Kemerovo region)] // Zoologicheskii zhurnal. Vol.44. No.3. P.331–339. [In Russian].
- Demidenko N.V. 1995. [Materials to the fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) on the central part of the reserve «Kuznetsky Alatau»] // Biotsenoticheskie issledovaniya v zapovednike Kuznetskii Alatau. Novosibirsk. P.5–15. [In Russian].
- Demidenko N.V. 1996. [Features of spatial distribution and biotopic complexes of ground beetles on the central part of the reserve «Kuznetsky Alatau»] // Biotsenoticheskie issledovaniya v zapovednike Kuznetskii Alatau. Novosibirsk. P.16–24. [In Russian].
- Demidenko N.V. 2000a. [Distribution of life forms of ground beetles in biocenoses on the central part of the Kuznetsky Alatau] // Biotsenoticheskie issledovaniya v zapovednike Kuznetskii Alatau. Novosibirsk. P.5–10. [In Russian].
- Demidenko N.V. 2000b. [Spectra of life forms of ground beetles on the central part of the Kuznetsk Alatau] // Monitoringovyie issledovaniya v zapovednikah Yuzhnoi Sibiri. Prirodnoe nasledie Kemerovskoi oblasti. Al'manah. No.1. P.90–94. [In Russian].
- Demidenko N.V., Ereemeeva N.I., Efimov D.A., Sorokina S.V., Sukhonosov I.A., Sushchev D.V. 1999. [Invertebrates] // Zapovednik «Kuznetskii Alatau». Kemerovo: Aziya. P.126–135. [In Russian].
- Dudko R.Yu. 1999. A new species of the genus *Bembidion* (subgenus *Phyla*) from the Kuznetskiy Alatau Range (Coleoptera: Carabidae) // Zoosystematica Rossica. Vol.8. No.1. P.133–136.
- Dudko R.Yu. 2011. Relict beetles (Coleoptera: Carabidae, Agyrtidae) with Altai — East Asian disjunctive range // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.10. No.3. P.249–360. [In Russian].
- Dudko R.Yu., Bespalov A.N., Zinoviyev E.V., Lyubchanskii I.I. 2018. Changes to the ground beetle (Coleoptera, Carabidae) fauna of the Novosibirskaya Oblast in recent decade? // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.17. No.4. P.293–300. [In Russian].
- Dudko R.Yu., Efimov D.A., Lomakin D.E. 2002. Structure and specific features of the carabid fauna (Coleoptera, Carabidae) in the Kuznetskii Alatau and Gornaya Shoriya // Zoologicheskii zhurnal. Vol.81. No.6. P.664–677. [In Russian].
- Dudko R.Yu., Gurina A.A., Dudko E.R., Zinoviyev E.V., Tshernyshev S.E., Legalov A.A. 2017. Beetles (Coleoptera) in the late Pleistocene deposits on the Isha River in the foothills of the Northern Altai Mountains // XV S'ezd Russkogo entomologicheskogo obshchestva (Russia, Novosibirsk, July 31–August 7, 2017). Materialy s'ezda. Novosibirsk: Garamond Publ. P.166–167. [In Russian].
- Dudko R.Yu., Lyubchanskii I.I. 2002. [Faunal and zoogeographic analysis of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Novosibirsk Oblast] // Evraziatskii entomologicheskii zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.1. No.1. P.30–45. [In Russian].
- Dudko R.Yu., Matalin A.V., Fedorenko D.N. 2010. The ground beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of southeastern Altai // Zoologicheskii zhurnal. Vol.80. No.11. P.1312–1330. [In Russian].
- Efimov D.A. 1996. [On the fauna and ecology of ground beetles in the Shorsky National Park] // Studenti nauchno-tehnicheskii progress. Biologiya. Materialy XXXIV mezhdunarodnoi nauchnoi studencheskoi konferentsii. Novosibirsk: NGU. P.48–49. [In Russian].
- Efimov D.A. 1997. [On the fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the black taiga of the foothills of Gornaya Shoriya] // Problemy sohraneniya biologicheskogo raznoobraziya Yuzhnoi Sibiri. Materialy I mezhregional'noi nauchno-prakticheskoi konferentsii

- (Kemerovo, 19–22 May 1997). Kemerovo: Kuzbassvuzizdat. P.76. [In Russian].
- Efimov D.A. 1998a. [Ground beetles in the dark coniferous forests of the Kuznetsk Alatau and their role in the regulation of the number of forest phytophages] // *Biologicheskaya i integrirovannaya zashchita lesa. Tezisy dokladov mezhdunarodnogo simpoziuma* (Pushkino, 7–11 September 1998). Pushkino. P.31. [In Russian].
- Efimov D.A. 1998b. [Ground beetles of the steppe part of the Kuznetsk basin] // *Ecologiya Yuzhnoi Sibiri. Materialy II Yuzhno-Sibirskoi regional'noi nauchnoi konferencyi studentov i molodyh uchyonyh* (Abakan, 11–13 November 1998). Abakan. P.46. [In Russian].
- Efimov D.A. 2001. [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Kuznetsk-Salair mountain region] // *Avtoreferat dissertatsyi kandidata biologicheskikh nauk*. Tomsk: TGU. 21 P. [In Russian].
- Efimov D.A. 2003. [Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the Kuznetsk Basin] // *Trudy Kemerovskogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obshchestva. Nos.2*. Kemerovo: Uniti. P.34–40. [In Russian].
- Efimov D.A. 2005. [The role of the Kuznetsk Alatau as a meridional biogeographic boundary in the distribution of ground beetles] // *Entomologicheskii issledovaniya v Zapadnoi Sibiri. Trudy Kemerovskogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obshchestva. No.3*. Kemerovo: Uniti. P.25–27. [In Russian].
- Efimov D.A. 2013a. Carabid beetle population (Coleoptera, Carabidae) on salt marshes of Kuznetsk hollow // *Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya*. No. 5. [In Russian]. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=10625>.
- Efimov D.A. 2013b. [To our knowledge of ground-beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of Kuznetzk-Salair Mountain Area, Russia] // *Evrasiatskii entomologicheskii zhurnal* (Euroasian Entomological Journal). Vol.12. No.4. P.349–351. [In Russian].
- Emeljanov A.F. 1974. Proposals on the classification and nomenclature of areals // *Entomologicheskoe obozrenie*. Vol.53. No.3. P.497–522. [In Russian].
- Eremeeva N.I. 2003. [The fauna of Ground beetle of Kemerovo city] // *Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta* (Bulletin of Kemerovo State University). No.2(14). P.144–148. [In Russian].
- Eremeeva N.I. 2004. [Ecological and faunistic studies of herpetobionts in an urbanized area] // *Izvestiya TRTU*. No.5(40). P.194–197. [In Russian].
- Eremeeva N.I., Blinova S.V., Gagina T.N., Efimov D.A., Skalon N.V., Sushchev D.V., Teplova N.S., Shilenok O.L. 2003. [Insecta] // *Gvozdkova L.I. (Ed.): Shorya National Natural Park: nature, people, prospects*. Kemerovo: Institut uglya i uglehimii. P.43–53. [In Russian].
- Eremeeva N.I., Efimov D.A. 2006. Zhuki-zhuzhelitsy (Coleoptera, Carabidae) estestvennykh i urbanizirovannykh territorii Kuznetskoi kotloviny [Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) of the natural and urban territories in the Kuznetsky hollow]. Novosibirsk: Nauka. 107 p. [In Russian].
- Eremeeva N.I., Savosin N.I., Korovina N.A. 2008. [Influence of urban environmental factors on herpetobiont arthropods] // *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva* (Proceedings of the Russian Entomological Society). Vol.78. No.2. P.53–59. [In Russian].
- Eremeeva N.I., Sushchev D.V., Efimov D.A., Sorokina S.V., Demidenko N.V., Kornienko N.P. 1999. [Overview of the insect fauna of the Kuznetsk Alatau] // *Zhivotnyi mir Altae-Sayanskoj gornoi strany. Gorno-Altai: Univer-Print*. P.67–76. [In Russian].
- Eryshov V.I. 1981. [Fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the black taiga of the northern spurs of the Kuznetsk Alatau] // *Problemy pochvennoi zoologii. Tezisy dokladov VII vsesoyuznogo soveshchaniya*. Kiev: Naukova dumka. P.74–75. [In Russian].
- Eryshov V.I. 1984. [On the fauna and ecology of ground beetles of the Kuznetsk Alatau] // *Tezisy dokladov IX s'ezda vsesoyuznogo entomologicheskogo obshchestva*. Kiev: Naukova dumka. No.1. P.160–161. [In Russian].
- Eryshov V.I., Trofimova O.L. 1984. [Changes of the population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in a clearing in the black taiga of the foothills of the Kuznetsk Alatau] // *Zoologicheskii zhurnal*. Vol.63. No.6. P.848–852. [In Russian].
- Fischervon Waldheim G. 1820–1822. *Entomographia imperii Rossici*. V.I. Mosquae. S.VIII+1–208. — 1821. *Genera Insectorum. Systematicae exposita et analysi iconographica instructa*. T.I. Mosquae. S.1–104. — 1823–1824. *Entomographia imperii Rossici*. T.II. Mosquae. S.XX+1–264. — 1825–1828. *Entomographia imperii Rossici*. T.III. Mosquae. S.VIII+1–314. — 1832. *Analecta ad faunam insectorum Rossicam* // *Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou*. T.4. No.3. S.423–440.
- Gebler F.A. von. 1847. Verzeichniss der im Kolywano-Woskresenskischem Hüttenbezirke Süd-West-Sibiriens beobachteten Käfer mit Bemerkungen und Beschreibungen // *Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou*. T.20. No.2. P.263–361.
- Gebler F.A. von. 1848. Verzeichniss der im Kolywano-Woskresenskischen Hüttenbezirke Süd-West-Sibiriens beobachteten Käfer mit Bemerkungen und Beschreibungen // *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*. T.21. No.3. P.1–85.
- Holliday N.J. 1984. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) from a burned spruce forest // *Canadian Entomologist*. Vol.116. No.7. P.919–922.
- Holliday N.J. 1991. Species responses of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) during post-fire regeneration of boreal forest // *Canadian Entomologist*. Vol.123. No.6. P.1369–1389.
- Huber C., Marggi W. 1997. Revision der *Bembidion*-Untergattung *Phyla* Motschulsky 1844 (Coleoptera, Carabidae, Bembidiinae) // *Revue Suisse de Zoologie*. Bd.104. No.4. S.761–783.
- Jacobson G.G. 1905–1916. Zhuki Rossii i Zapadnoi Evropy [Beetles of Russia and Western Europe]. St.-Petersburg. 1024 p. [In Russian].
- Kabak I.I. 2013. Materials on the alien species of ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) in the fauna of Kazakhstan and adjacent territories // *Selevinia*. P.107–111. [In Russian].
- Kabak I.I., Kolov S.V. 2014. On the distribution of some carabid-beetles (Coleoptera, Carabidae) in South-Eastern Kazakhstan // *Selevinia*. P.185–186. [In Russian].
- Kataev B.M., Wrase D.W. 2006. Three new species of the subgenus *Trichocellus* Ganglbauer 1891 of the genus *Dicheirotrichus* Jacquelin du Val 1857 from the East Palaearctic, with description of the male of *D. stenothorax* (Kabak & Kataev 1994) (Coleoptera, Carabidae) // *Linzer biologische Beiträge*. Vol.38. No.1. S.717–729.
- Khobrakova L.Ts., Shilenkov V.G., Dudko R.Yu. 2014. [The ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Buryatia] // *Makarov K.V., Ubugunov L.L. (Eds): Ulan-Ude: Buryat Scientific Center SB RAS Press*. 380 p. [In Russian].
- Klimaszewski J., Langor D., Batista R., Duval J-A., Majka Ch.G., Scudder G.G.E., Bousquet Y. 2012. Synopsis of adventive species of Coleoptera (Insecta) recorded from Canada. Part 1: Carabidae. Sofia–Moscow: Pensoft. 96 p.
- Koivula M. 2011. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions // *ZooKeys*. Vol.100. P.287–317.
- Korovina N.A. 2003. [Biotopic distribution of ground beetles of the genera *Carabus* and *Pterostichus* (Coleoptera, Carabidae) in Gornaya Shoriya] // *Student i nauchno-tekhnicheskii progress. Materialy XLI mezhdunarodnoi nauchnoi studencheskoi konferentsyi*. Novosibirsk: NGU. P.120–121. [In Russian].
- Korovina N.A. 2004. [Fauna complex of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the industrial zone of Kemerovo] // *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. No.11. P.28–30. [In Russian].
- Kosterin O.E., Skalon N.V., Skalon T.N. 2011. [Interesting findings of Odonata in the Kuznetskiy Alatau Mts. north-eastern foothills] // *Amurskii zoologicheskii zhurnal* (Amurian Zoological Journal). Vol.3. No.2. P.124–127. [In Russian].
- Kozlov A.E. 1992. [Materials on the fauna of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Kemerovo region] // *Vrediteli i bolezni rastenii Zapadnoi Sibiri*. Novosibirsk. P.13–26. [In Russian].
- Kurian A., Thomas S.K. 2021. The Indian Platyninae — A checklist (Coleoptera: Carabidae) // *Indian Journal of Entomology*. Online published Ref. No. e21199. <https://doi.org/10.5958/IJE.2021.116>.
- Liebherr J.K. 1991. Phylogeny and revision of the *Anchomenus* clade: the genera *Tetraleucus*, *Anchomenus*, *Sericoda*, and *Elliptoleus* (Coleoptera: Carabidae: Platynini) // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. No.202. P.1–163.

- Lindroth C.H. 1968. The ground beetles (Carabidae excl. Cicindelinae) of Canada and Alaska. Part 5 // *Opuscula Entomologica*. Suppl.33. P.649–944.
- Löbl I., Löbl D. (Eds). 2017. Catalogue of Palearctic Coleoptera. Volume 1. Archostemata — Myxophaga — Adepaga. Revised and Updated Edition. Volume 1. Leiden — Boston: Brill. XXXIV+1443 p.
- Lövei G.L., Sunderland K.D. 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) // *Annual Review of Entomology*. Vol.41. P.231–256.
- Luff M.L. 1998. Provisional atlas of the ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Britain. Huntingdon: Biological Records Centre. 194 p.
- Luzyanin S.L., Dudko R.Yu., Bepalov A.N., Eremeeva N.I. 2015. Biodiversity of carabids (Coleoptera, Carabidae) on coal mining dumps of Kuzbass Region, Kemerovskaya Oblast, Russia // *Evraziatskii entomologicheskii zhurnal* (Euroasian Entomological Journal). Vol.14. No.5. P.455–467. [In Russian].
- Mikhailov N.I. 1968. [Mountains of Southern Siberia] // *Gvozdetsky N.A* (Ed.): *Fiziko-geograficheskoe raionirovanie SSSR*. M.: MSU. P.396–449. [In Russian].
- Obydov D. 1999. New taxa of the genus *Carabus* L. from Siberia et Middle Asia (Coleoptera, Carabidae) // *Lambillionea*. Vol.94. No.4. P.614–620.
- Obydov D. 2006. A new subspecies of *Carabus* (*Carabulus*) *obovatus* Fischer von Waldheim, 1828 from Kuznetsk Alatau (Coleoptera, Carabidae) // *Lambillionea*. Vol.106. No.2. P.269–272.
- Panychev V.A. 1979. Radiouglerodnaya khronologiya allyuvial'nykh otlozhenii predaltaiskoi ravniny (Radiocarbon chronology of alluvial sediments on the northern Altai piedmont plain). Novosibirsk: Nauka. 103 p. [In Russian].
- Ponomareva E.A. 1973. Paleobotanical characteristics of terraced deposits of the Tom River in the Kuznetsk basin // *Priroda Kuzbassa*. Novokuznetsk. P.210–214. [In Russian].
- Rainio J., Niemelä J. 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators // *Biodiversity and Conservation*. Vol.12. P.487–506.
- Rossi E., Antichi D., Loni A., Canovai R., Sbrana M., Mazzoncini M. 2019. Ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages and slug abundance in agricultural fields under organic and low-input conventional management within a long-term agronomic trial in Central Italy // *Environmental Entomology*. Vol. 48. P.1–11.
- Sazhnev A.S. 2019. [Alien and cryptogenic species of Beetles (Insecta: Coleoptera) of Saratov Oblast] // *Ekologicheskij sbornik 7: Trudy molodykh uchenykh. Vserossiiskaya molodezhnaya nauchnaya konferentsiya*. Toliatti. P.407–412. [In Russian].
- Sergeev M.G. 1986. *Zakonomernosti rasprostraneniya pryamokrylyh nasekomyh Severnoi Azii* [Patterns of the distribution of Orthoptera in North Asia]. Novosibirsk: Nauka. 228 p. [In Russian].
- Shilenkov V.G. 1982. *Metody izucheniya fauny i ekologii zhestkokrylykh na primere zhuzhelits* (Coleoptera, Carabidae) [Methods of studies on the fauna and ecology of beetles (ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) taken as an example)]. Irkutsk: Irkutsk State University. 30 p. [In Russian].
- Shilenkov V.G. 1992. The high altitude fauna of South Siberian mountains and its origin (Coleoptera: Carabidae) // Noonan G.R. (Ed.): *The biogeography of ground beetles (Coleoptera: Carabidae and Cicindelidae) of mountains and islands*. United Kingdom: Intercept Ltd. P.53–65.
- Shilenkov V.G. 2010. Rare carabids (Coleoptera, Carabidae) of Baikalian region and the principles of preservation of insects // *Izvestia Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta*. Seria «Biologia. Ekologia». Vol.3. No.1. P.37–41. [In Russian].
- Shilenkov V.G., Anichtchenko A.V. 1998. [Interesting faunistic findings of carabids (Coleoptera, Carabidae) in the Baikal Region] // *Entomologicheskije problemy Baikalskoi Sibiri*. Proceedings of the regional conference. December 23–24, 1997. Novosibirsk: Nauka. P.94–101. [In Russian].
- Sundukov Yu.N., Kuberskaya O.V. 2014. New data on the ground beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of Lower Amur Region, Khabarovskii Krai, Russia // *Evraziatskii entomologicheskii zhurnal* (Euroasian Entomological Journal). Vol.13. No.2. P.142–144. [In Russian].
- Sundukov Yu.N., Makarov K.V. 2016. New or little-known ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of Kunashir Island, Kurile Islands, Russia // *Russian Entomological Journal*. Vol.25. No.2. P.121–160.
- Sushchyov D.V., Babenko A.S., Efimov D.A., Lukyantsev S.V. 2015. [On studying the biodiversity of invertebrate animals in «Karakanskiy» wildlife reserve (Kemerovo region)] // *Vestnik Kemerovskogo gosudarstvennogo universiteta*. No.2–1(61). P.30–35. [In Russian].
- Timofeeva G.A., Savosin N.I. 2009. [Some aspects of the fauna and population structure of ground beetles in Kemerovo and adjacent areas] // *Vestnik Mordovskogo universiteta*. No.1. P.69–70. [In Russian].
- Trilikauskas L.A., Dudko R.Yu. 2016. [On the population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the herpetobium of the forests of the Shorsky National Park (Kemerovo Region)] // *Bioraznoobrazie, problemy ekologiyi Gornogo Altaya i sopedel'nyh regionov: nastoyashchee, proshloe, budushchee. Materialy IV mezhdunarodnoi konferentsiyi (Gorno-Altaysk, 26–30 September 2016)*. Gorno-Altaysk: RIOGAGU. P.174–176. [In Russian].
- Wnukowski W. 1927. *Verzeichnis der Coleopteren des Bezirkes Kusnezsk. (Südwestliches Sibirien, früheres Gouvernement Tomsk)* // *Zeitschrift des Österreichischen Entomologen-Vereines*. Bd.12. S.77–81.

Поступила в редакцию 13.11.2022