

H. HABERMAN

EESTI JOOKSIKLADE (*COLEOPTERA, CARABIDAE*) ÖKOLOOGILIS-ZOOGEOGRAAFILINE ANALÜÜS

Biosfääri ülesehituse ja iseregulatsiooni seaduspärasused on kujunemas bioloogidele üheks kesksemaks uurimisprobleemiks. Olulistele tulemustele jõudmise tagab siin ainult suure hulga materjali üldistamine biontide ja nende koosluste põhiliste suhete kohta. Üheks ulatuslikumaks neist on biogeograafilised suhete kompleksid. Biogeograafiliste üldistuste kujundamisel on juhtideede heterogeensuse kõrval oluliseks takistuseks metodoloogilisest ebaühtsusest sõltuv alusmaterjali lünklikkus. Andmete kogumise, võrdlemise ja uurimisülesannete püstitamise pretsiisuse tagamiseks vajame eeskätt uurimistöode metodoloogilist unifitseerimist. Esimeseks nõudeks siin peaks saama uuritava rühma näitajate totaalne kvantitatiivne analüüs. Sellega tõstetakse esikohale kogu fauna, aga mitte selle meelevaldselt valitud osi iseloomustavad seaduspärasused, ja tagatakse sügavus tehtavatele järeldustele, vabastades need uurija subjektiivsusest.

Regionaalselt piiratud fauna hindamise kõige konkreetsemaks alusmaterjaliks on andmed liikide ökoloogiast ja levikust. Eesti tasandilisel alal saavad liikide edukus, biotoobiseosed ja levik asjaliku seletuse ja seose ala asustamiskäigu seaduspärasustega liikide areaalide, nende zoogeograafilise tagamaa omapära analüüsi kaudu. Areaalis kajastuvad nii keskkonnategurite kui ka biotsönootiliste suhete mõju liigi populatsioonile ajas ja ruumis (Arnoldi, 1957). Alal esinevates areaalitüüpides peegelduvad põhilised fauna geneesi ja kohanemise seaduspärasused. Nendesse tüüpidesse kuuluvate liikide suhteline hulk ja edukus on kriteeriumiks nii kogu fauna iseloomustamisel kui ka vastava liigirühma hindamisel suhetes kohalikkude elutingimustega.

Käesolev artikkel on Eesti kaasaegse, 276 liigist koosneva (vt. lisa) jooksiklaste fauna läbitöötamise resultaadiks, lähtudes ülalmainitud printsiipidest.

Jooksiklaste immigratsioon Eesti alale toimus erinevatest jääaja asüülidest erinevatel kliimaperioodidel. Viimased soodustasid või pärssisid iga faunaelemendi levikut erinevalt. Üldistame faunaelemendid kolmeks põhitüübiks, nimelt:

Boreaalne tüüp (A) — hõlmab liigid, kelle areaalide põhiline ahenemine ja langus kulgeb lõunasuunas. Peale kogu palearktilist valdkonda hõlmavate areaalidega liikide kuuluvad antud tüüpi ka läänepalearktilise levikuga liigid, kelle areaalide lõunapiir ei ületa Kesk-Euroopat.

Parateetiline tüüp (B) — siia kuuluvad liigid, kelle areaalide lõunapiir kulgeb püsivamalt piki Tetüse geosünkliinaali põhjaserva. Areaalid hõlmavad peamiselt palearktilise valdkonna lääneosa, ahenedes ning langedes tugevamini ida- ja põhjasuunas.

Transteetiline tüüp (C) — siia kuulub *Agonum quadripunctatum* Dej., kelle areaal hõlmab Palearktist, Indiat ja Filipiine. Ülevaate tüüpide liigestusest alamtüüpideks ja nende rühmadeks annavad tabel 1 ja joonised 1—5.

Eesti jooksiklaste zoogeograafilised tagamaad

Tabel 1

Tüüp A (boreaalne)						Tüüp B (parateetiline)					
Alamtüübid	Rühmi	Liike	a	b	c	Alamtüübid	Rühmi	Liike	a	c	
i. Holarktiline	2	18	14	—	4	I. Euraasia-Ida-Siberi	2	23	10	13	
II. Transpalearktiline	5	68	43	—	25	II. Euraasia-Lääne-Siberi	3	35	6	29	
III. Siberi-Balti	1	17	8	9	—	III. Eurosiberi	2	29	17	12	
IV. Amfiatlantiline	1	2	1	—	1	IV. Europontiline	2	20	5	15	
V. Euroopa	5	46	15	31	—	V. Euromediterraanne	2	17	1	16	
Kokku: üksusi	14	151	81	40	30	Kokku: üksusi	11	124	39	85	
A (%-des)		100	54	26	20	B (%-des)		100	31	69	
faunast (%-des)		55	29	15	11	faunast (%-des)		45	14	31	

Igas alajaotuses eritletakse kaks liikide kategooriat:

arktodünaamilised liigid (a) — valdava areaalide dünaamikaga põhjasuunas, kusjuures areaalide põhjapiir ulatub põhjapolaarjooneni või ületab selle;

tetodünaamilised liigid (c) — valdava areaalide dünaamikaga lõunasuunas, kusjuures areaalide põhjapiir ei ulatu põhjapolaarjooneni. Neist omakorda eraldame

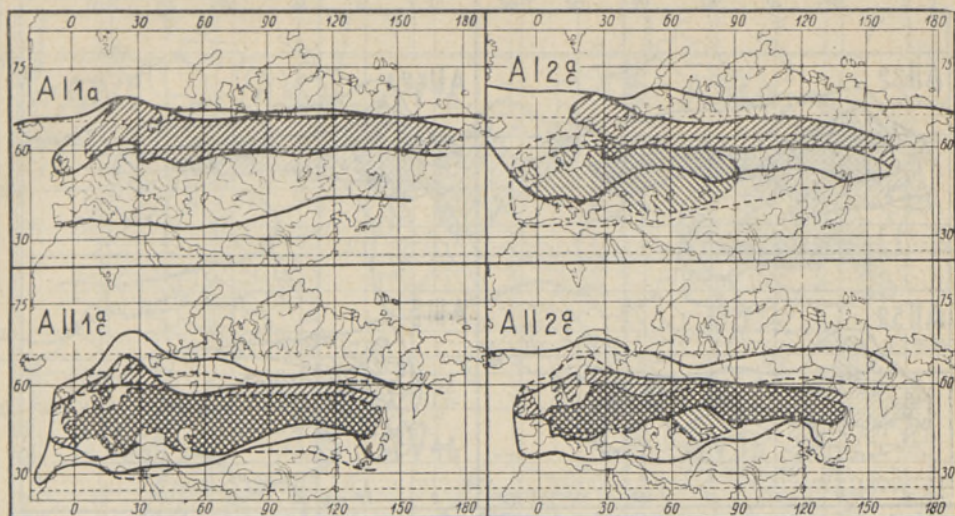
boreodünaamilised liigid (b) — valdava laiustsonaalse areaalide dünaamikaga, kusjuures areaalide lõunapiir ei ületa metsavöötme lõunapiiri.

Ülevaate fauna liigilisest koosseisust levikutüüpide järgi annab tabel 2.

Levikutüüpide liigiline osatähtsus (%-des) Eesti jooksiklaste faunas

Tabel 2

Tüüp ja alamtüüp	10—25%		Tüüp ja alamtüüp	6—8%		Tüüp ja alamtüüp	Alla 1%	
	Arv	%		Arv	%		Arv	%
A II	68	24,6	B I	23	8,3	A IV	2	0,7
A V	46	16,7	B IV	20	7,2	C	1	0,4
B II	35	12,7	A I	18	6,5			
B III	29	10,5	A III	17	6,2			
			B V	17	6,2			
Kokku:	178	64,5		95	34,4		3	1,1



Joon. 1. Borealse tüüpi (A) areaalid. Pidev joon piirab Eestis esinevate arktodünaamiliste (a), katkendjoon teto- (c) ja boreodünaamiliste (b) liikide maksimumareale ja tuumareale, kus esinevad kõik vastava rühma liigid. A I — holarktiline: 1 — tsirkumpolaarne, 2 — boreomontaanne; A II — transpalearktiline: 1 — Põhja-Aafrika-Euraasia, 2 — Euraasia. (Sama tingmärkide seletus esineb ka joon. 2—5.)

Рис. 1. Ареалы boreального типа (A). Линии ограничивают максимальные и центральные ареалы, где встречаются все виды данной группы. Сплошная линия — арктодинамические (a), пунктирная — teto- (c) и бореодинамические (b) виды. A I — Голарктический: 1 — Циркумпольный, 2 — Бореомонтанный; A II — Транспалеарктический: 1 — Северо-Африканско-Евразийский, 2 — Евразийский. (На рис. 2—5 использованы те же условные обозначения.)

Fig. 1. Ranges of subtypes and groups of the Boreal type (A). The range nuclei, where all the species belonging to the unit in question are represented, are shaded. Range maxima of arctodynamic species are enclosed in continuous lines, those of tethodynamic species in broken lines. A I — Holartic: 1 — circumpolar, 2 — boreomountainous; A II — Transpaleartic: 1 — N. Africa-Eurasian, 2 — Eurasian. (Conventional signs for figs 2—5 are the same.)



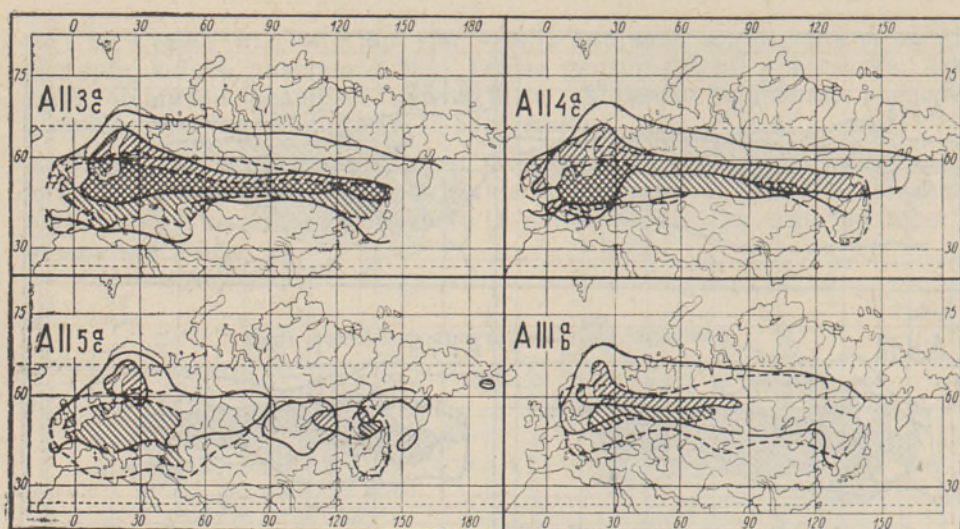
Arktodünaamiliste liikide tuumareaalid
Центральные ареалы арктодинамических видов
Nuclear areas of Arctodynamic species



Boreo- ja tetodünaamiliste liikide tuumareaalid
Центральные ареалы teto- и бореодинамических видов
Nuclear areas of Boreo- and Tethodynamic species

Fauna liigilise koosseisu põhifooni moodustavad nelja alamtüübi liigid. Valdavad alamtüübid A II ja A V 114 liigiga. Oige ühtlase osatähtsusega (6—8%) esinevad viie alamtüübi liigid. Amfiatlantilise ja transteetilise levikuga liikide tühine osatähtsus toonitab jooksiklaste põhilist päritolu palearktilisest valdkonnast.

191 liiki, kellel suurte areaalide põhiliselt laiustsonaalses dünaamikas ida-lääne-suund ületab kahekordselt lääne-ida-suuna (46:23%), moodustavad 69% faunast. 85 liigi (31%) Palearktise lääneosaga piirduvad areaalid omavad peamiselt pikkustsonaalset ja valdavalt lõuna-põhja-suunalist dünaamikat. Ligikaudu võrdselt esinevad 120 (43%)



Joon. 2. Boreaalne tüüp. A II — transpalearktiline: 3 — Eurokaukaasia-Siberi, 4 — Eurosiberi, 5 — amfiboreaalne; A III — Siberi-Balti.

Рис. 2. Бореальный тип. A II — Транспалеарктический: 3 — Еврокавказско-Сибирский, 4 — Евросибирский, 5 — Амфибореальный; A III — Сибирско-Балтийский.

Fig. 2. Boreal type. A II — Transpaleartic: 3 — Euro-Caucasian-Siberian, 4 — Euro-Siberian, 5 — Amphiboreal; A III — Sibero-Baltic.

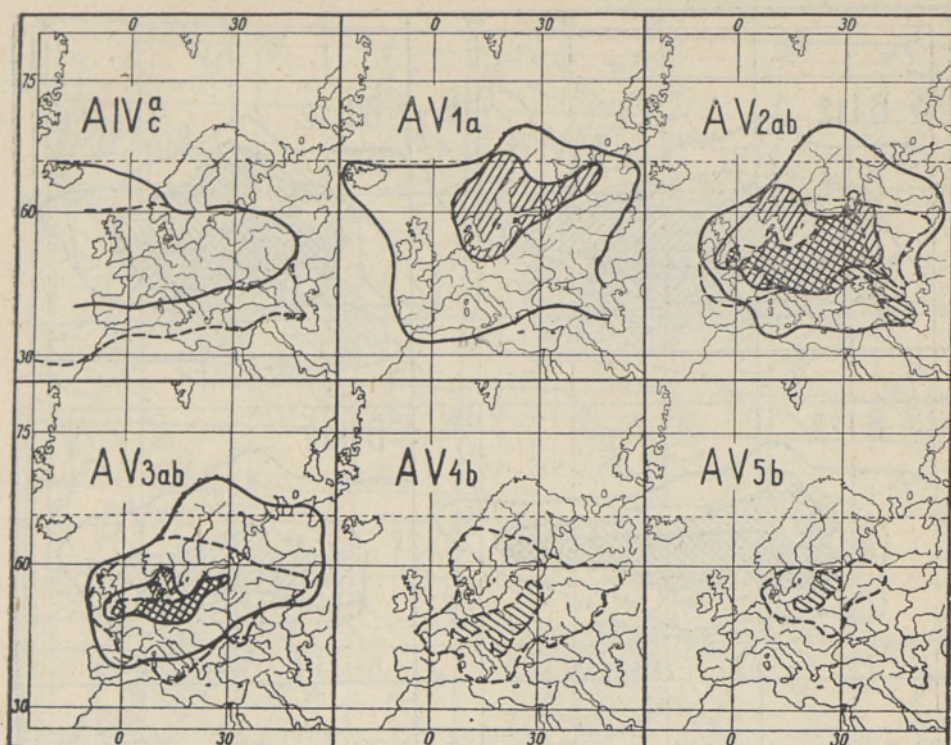
arkto- ja 116 (42%) tetodünaamilist liiki. Hindame esimesed üldiselt külmakindlateks, teised soojalembesemateks. Lokaalkoloriidiks on 40 boreodünaamilist liiki (14%) alamtüüpidest A III ning V.

Tüübis A domineerivad arktodünaamilised liigid tetodünaamiliste üle vahekorras 54:20%; boreodünaamilised liigid moodustavad 26%. Arktodünaamiliste liikide arv kasvab ja tetodünaamiliste oma väheneb päripidi areali suurusele, olles suurim alamtüübis A I (78%) ja väikseim alamtüübis A V (33%).

Tüübis B, vastupidi, on tetodünaamilisi liike arktodünaamilistest üle kahe korra enam (suhe 31:69%). Esimesed domineerivad alamtüüpidest B V (94%), B II (83%), B IV (75%) ja B I (57%). Ainult alamtüübis B III on arktodünaamilised liigid ülekaalus (suhe 59:41%). Esitatud näitajaid, mis kõige üldisemalt iseloomustavad Eesti ala ökoloogiliste tingimuste mõju liikide levikule, täiendavad liikide kohaliku leviku ja arvukuse andmed.

Eesti alal on oma leviku piiril või selle lähedal 36% A ja 45% B liikidest. Neist 61% langeb tüüpi A teto- ja boreodünaamilistele liikidele ja 13% arktodünaamilistele liikidele; 68% moodustavad tüüpi B tetodünaamilised liigid.

Kõige rohkem leidub oma levikupiiridele jõudvaid liike väikeste areaalidega alamtüüpidest B V (88%), B IV (75%), A III (60%) ja A V (54%). Kõige vähem on neid alamtüübis B III (7%). Iseloomustavalt valdavad leviku põhjapiiril olevad liigid. Liikide koguarvust leidub neid tüübis A 30% (60% tetodünaamilistest), tüübis B 45% (66% tetodünaamilistest). Kõige enam on neid alamtüübis B V (88%), B IV (60%) ja A V (50%). Hoopiski puuduvad nad alamtüübis A I. Järelikult on Eesti alal kriitilistes tingimustes eeskätt soojalembene läänepalearktiline element.



Joon. 3. Boreaalne tüüp. A IV — amfiatlantiline; A V — Euroopa: 1 — Põhja-Euroopa, 2 — Eurokaukaasia, 3 — Eurobriti, 4 — Kesk-Euroopa, 5 — Balti.

Рис. 3. Бореальный тип. А IV — Амфиатлантический; А V — Европейский: 1 — Северо-европейский, 2 — Еврокавказский, 3 — Евробританский, 4 — Средне-европейский, 5 — Балтийский.

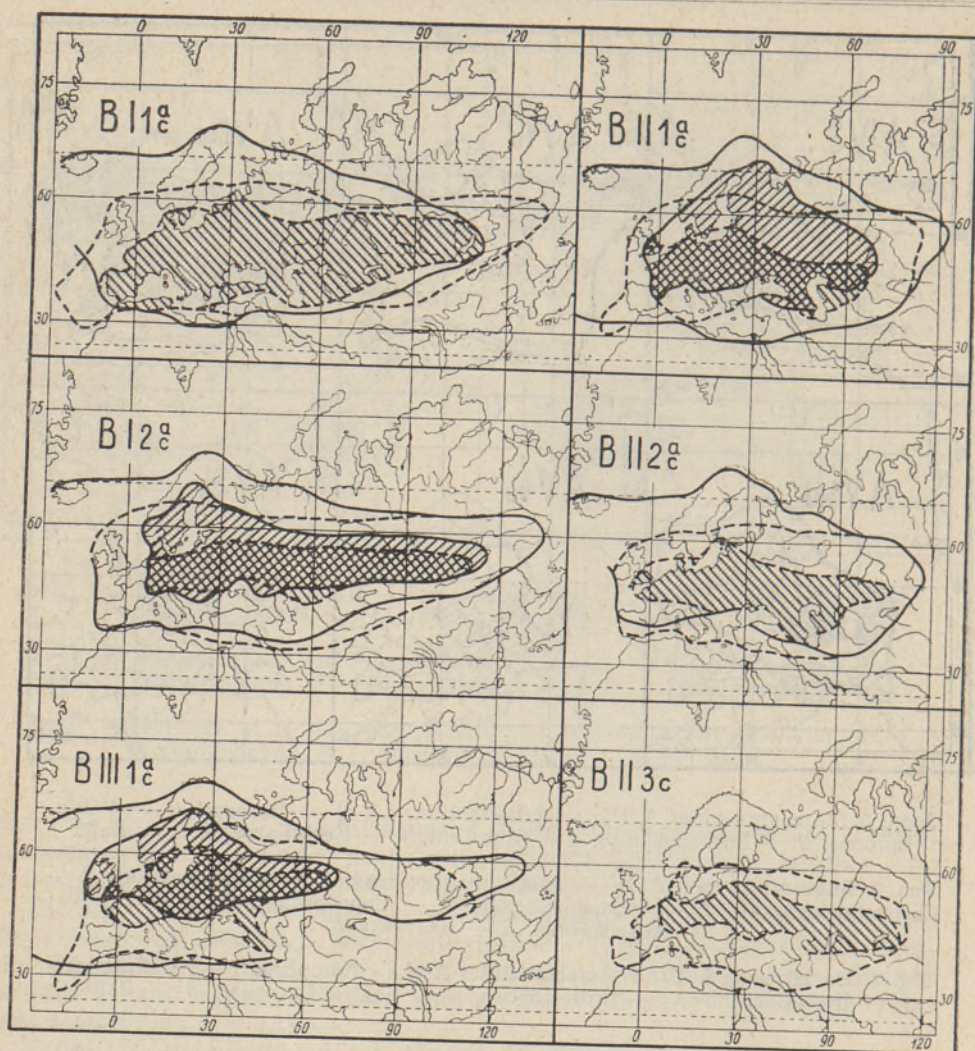
Fig. 3. Boreal type. A IV — Amphiatlantic; A V — European: 1 — N. European, 2 — Euro-Caucasian, 3 — Euro-British, 4 — Central-European, 5 — Baltic.

Jooksiklaste levik Eestis levikutüübi eri kategooriates
(% -des liikide koguarvust)

Tabel 3

Nr.	A	a	b+c	I	II	III	IV	V	B	a	c	I	II	III	IV	V
1	42	53	29	72	50	12	—	31	40	72	25	52	35	55	25	24
2	58	47	71	28	50	88	—	69	60	28	75	48	65	45	75	76
3	21	1	43	—	12	24	—	41	29	—	42	17	31	—	60	53
4	9	1	17	—	9	18	—	9	16	—	24	9	20	7	15	35
5	1	1	1	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—
6	2	4	—	17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	3	6	—	6	2	18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	12	11	13	6	2	12	—	30	1	3	—	—	3	—	—	—
9	151	81	70	18	68	17	2	46	124	39	85	23	35	29	20	17

1 — kogu territooriumil, 2 — kohati, 3 — põhjapiiril, 4 — põhjapiiri lähedal, 5 — idapiiril, 6 — läänepiiril, 7 — lõunapiiril, 8 — boreomontaansed (incl. boreoalpiinsed) liigid, 9 — liikide absoluutarv igas kategoorias.

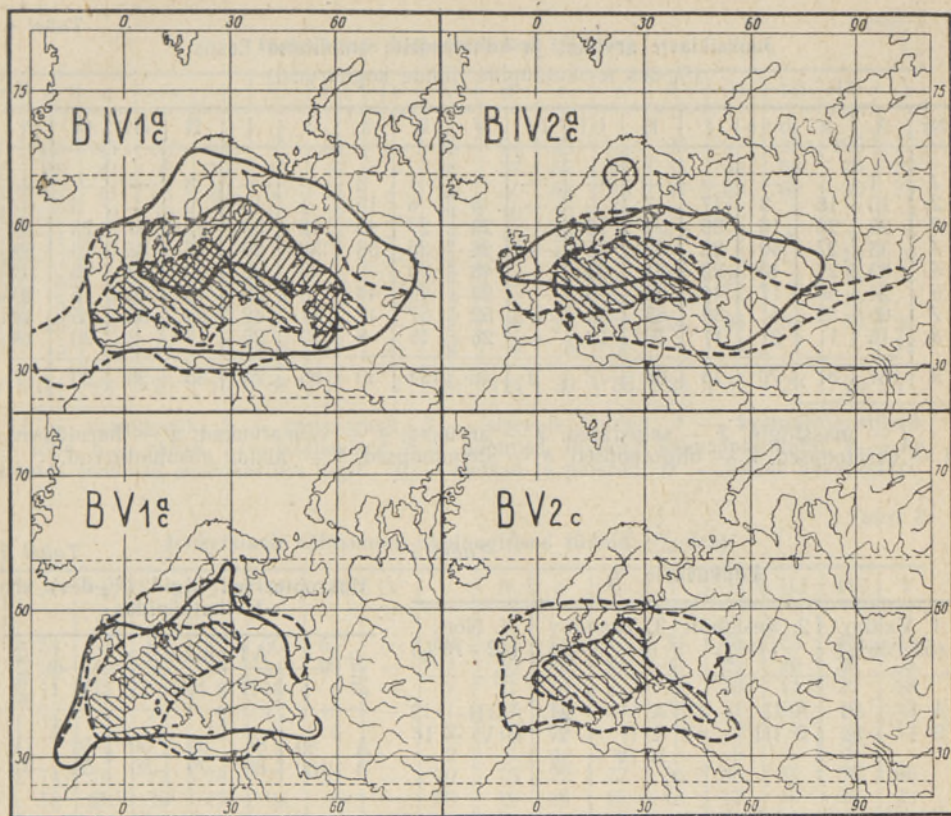


Joon. 4. Parateetilise tüüpi (B) areaalid. B I — Euraasia-Ida-Siberi: 1 — Põhja-Aafrika, 2 — Kesk-Aasia; B II — Euraasia-Lääne-Siberi: 1 — Põhja-Aafrika, 2 — Kesk-Aasia, 3 — Kesk-Euroopa; B III — Eurosiberi: 1 — Kaukaasia.

Рис. 4. Паратетический тип (B). B I — Евразийско-Восточносибирский: 1 — Северо-Африканский, 2 — Среднеазиатский; B II — Евразийско-Западносибирский: 1 — Северо-Африканский, 2 — Среднеазиатский, 3 — Среднеевропейский; B III — Евросибирийский: 1 — Кавказский.

Fig. 4. Parathetic type (B). B I — Eurasio-E. Siberian: 1 — N. African, 2 — Central-Asian; B II — Eurasio-W. Siberian: 1 — N. African, 2 — Central-Asian, 3 — Central-European; B III — Euro-Siberian: 1 — Caucasian.

Oma leviku lõuna-, lääne- ja idapiiril olevaid liike esineb ainult tüübis A 6% liikide koguarvust (11% arktodünaamilistest liikidest). Lõunapiiri saavutavad 18% A III, 6% A I ja 2% A II liikidest. Läänepiiril on 17% A I, idapiiril 4% A V liikidest. Samadest alamrühmadest on territooriumil levinud kohati ka boreomontaanseid ja boreoalpiinseid liike, kes moodustavad 12% tüüpi A ja 1% tüüpi B liikidest. Kõige enam on neid alamtüüpides A V (30%) ja A III (12%).



Joon. 5. Parateetiline tüüp. B IV — europontiline: 1 — Vahemere, 2 — Euroopa;
B V — euromediterraanne: 1 — Põhja-Aafrika, 2 — Euroopa.

Рис. 5. Паратетический тип. B IV — Европонтический: 1 — Средиземный,
2 — Европейский; B V — Евромедитерраанский: 1 — Северо-Африканский, 2 —
Европейский.

Fig. 5. Parathetic type. B IV — Europonitic: 1 — Mediterranean, 2 — European;
B V — Euro-Mediterranean: 1 — N. African, 2 — European.

Asjaolu, et paljud liigid on käsitletaval alal kriitilistes tingimustes, kajastub ka nende isendirikkuses ja kohanemiste amplituudis. Tugevate populatsioonidega liike on faunas ja kummaski levikutüübis 34% (45% A ja 67% B arktodünaamilistest liikidest ja 19% mõlema tüübi teto- ja boreodünaamilistest liikidest).

Liigi populatsioonitugevuse alusel, mida võib kasutada ühena eduka kohanemise näitest, liigestuvad alamtüübid nelja rühma (tab. 5).

Eurü-, oligo- ja stenotoopsete liikide arvukussuhted on mõlemas tüübis hästi kokkulangevad. Valdavad oligotoopsed kohanemised; eurütoopsed on ülekaalukalt arktodünaamilised, stenotoopsed — tetodünaamilised. Eurütoopsete liikide protsent on kõrgeim valdava ja keskmise edukusega alamtüüpides, viidates eurütoopsusele kui ühele edukuse eeldusele. Ökoloogiliselt vähem diferentseerunud on rohkearvuliste eurütoopsete ja vähearvuliste stenotoopsete liikidega alamtüübid A I ja eriti B III. Enam diferentseerunud on suhteliselt kõrge stenotoopsete liikide osatähtsusega A V, B I, B V ja B IV. Järelikult on eeskätt lääne-palearktiline element ökoloogiliselt vähem plastiline.

Tabel 4

Jooksiklaste arvukus ja kohanemiste amplituud Eestis
(%₀-des levikutüüpide liikide koguarvust)

Nr.	A	a	b+c	I	II	III	IV	V	B	a	c	I	II	III	IV	V
1	1	1	—	—	—	—	—	—	1	3	—	—	3	—	—	—
2	10	16	3	17	15	—	—	4	6	15	1	13	9	—	5	—
3	23	28	16	39	24	12	—	20	27	49	18	39	15	41	25	18
4	33	27	40	22	39	35	—	26	36	33	38	26	46	45	25	29
5	33	27	40	22	21	53	—	48	30	—	43	22	29	14	45	53
6	24	30	17	44	24	6	—	22	26	44	15	26	15	45	5	29
7	60	59	61	39	65	82	—	52	57	49	61	47	69	52	65	48
8	16	11	21	17	10	12	—	26	18	8	22	26	17	3	30	18
9	151	81	70	18	68	17	2	46	124	39	85	23	35	29	20	17

1 — massliigid, 2 — sagedased, 3 — arvukad, 4 — vähearvukad, 5 — haruldased, 6 — eürütoopsed, 7 — oligotoopsed, 8 — stenotoopsed, 9 — liikide absoluutarvud.

Tabel 5

Edukusaste, %

1. Valdav (52—56% ₀)	2. Keskmine (41% ₀)	3. Taanduv (24—30% ₀)	4. Nõrk (12—18% ₀)
A I — 56 B I — 52	A II — 41 B III — 41	A V — 24 B II — 27 B IV — 30	A III — 12 B V — 18

Tabel 6

Makropteersed liigid (%₀-des) eri levikutüüpides

Tüüp	Alamtüüp					Kokku
	I	II	III	IV	V	
A	89	84	82	50	50	74
B	100	89	79	80	59	83

Makropteersete liikide osatähtsus levikutüübis on otseselt proportsionaalne areaalide suurusega, mis ilmestab lennuvõime tähtsust areaali kujunemisel.

Fauna ökoloogilise diferentseerumise praegust seisu iseloomustavad täiendavalt kokkuvõtted liikide biotoobiseostest ja kohanemistest tähtsamatele ökoloogilistele teguritele (tabelid 7 ja 8). Avamaastiku liigid valdavad tüübis A 83% ja tüübis B 94% ulatuses, neist 26% asustab ka puistuid. Metsaliike on tüübis A 13%, s. o. üle kahe korra enam kui tüübis B (6%). Biotoopidest on esikohal sisevete kalda-alad, mida asustavad pooled liikidest; järgneb mererannik, mida asustab 38% tüübi A ja 57% tüübi B liikidest. Kõige «merelisemad» on alamtüübid B IV (75%) ja B III (68%), kõige vähem «mereline» on B V (29%). Rannikul on ülekaalus tüübi B arktodünaamilised ja tüübi A tetodünaamilised liigid. Metsaliike on suhteliselt enam alamtüüpides A V ning III ja B V, puistutele kohanenuid — alamtüüpides A I ning II ja B III.

Soo-omaseid liike on mõlemas tüübis 4% enam kui rabaomaseid. Kõige rohkem leidub neid alamtüüpides B III (48%), A III (30%) ja A V (26%), kõige vähem alamtüüpides A I (6%) ja B IV (10%). Tüübis A on soo-omaste arкто- ja tetodünaamiliste liikide osatähtsus ligikaudu võrdne, tüübis B on arktodünaamiliste liikide ülekaal soos kolme-, rabas viiekordne.

Kserofiilseid liike leidub tüübis B üle kahe korra enam kui tüübis A. Viimases jagunevad nad 2—7% piirides alamtüüpide vahel. Tüübis B on nad silmatorkavalt ohtrad: B IV (45%) ja B I ning II (à 26%). Kõige vähem esineb neid alamtüübis B III (6%). Kserofiilsed liigid on

Tabel 7

Jooksiklaste biotoobiseosed (%-des)

Nr.	A	a	b+c	I	II	III	IV	V	B	a	c	I	II	III	IV	V
1	83	85	80	94	92	82	—	70	94	90	95	96	97	93	100	77
2	38	39	39	50	37	47	—	33	57	69	52	52	54	68	75	29
3	52	43	63	50	50	65	—	50	50	64	45	47	60	68	30	29
4	13	9	19	6	16	12	—	11	16	10	19	17	35	3	15	—
5	11	10	11	—	6	24	—	15	13	23	7	13	6	37	—	6
6	7	7	6	6	4	6	—	11	9	20	4	4	6	17	10	6
7	6	4	3	6	3	6	—	7	15	—	21	17	20	3	15	—
8	3	4	3	6	3	6	—	2	7	5	7	9	6	3	15	—
9	26	36	14	46	30	18	—	17	26	36	22	26	26	38	10	24
10	13	12	14	6	9	18	—	22	6	8	5	—	3	7	—	18
11	151	81	70	18	68	17	2	46	124	39	85	23	35	29	20	17

1 — avamaastik, 2 — mererannik, 3 — sisevete kaldad, 4 — kultuurmaastikud, 5 — sood, 6 — rabad, 7 — paepealsed, 8 — nõmmed, liivikud, kruusapaljandid, 9 — ka puistutes esinevad avamaastiku liigid, 10 — metsad ja puistud, 11 — liikide absoluutarv.

Tabel 8

Jooksiklaste tähtsamad ökoloogilised tüübid (%-des)

Nr.	A	a	b+c	I	II	III	IV	V	B	a	c	I	II	III	IV	V
1	54	53	54	67	50	65	—	50	48	54	47	34	49	65	45	48
2	36	36	36	28	34	29	—	44	30	39	26	34	29	20	35	35
3	11	12	10	6	16	6	—	7	21	8	27	30	23	14	20	18
4	12	5	20	6	13	18	—	11	21	15	24	30	17	10	40	12
5	5	4	6	17	2	6	—	2	12	10	4	9	3	7	5	12
6	1	2	—	—	2	—	—	2	4	—	6	—	6	—	15	—
7	74	75	73	78	77	82	—	70	75	72	77	86	80	72	65	65
8	18	20	16	17	19	6	—	20	19	28	15	13	17	10	35	30
9	151	81	70	18	68	17	2	46	124	39	85	23	35	29	20	17

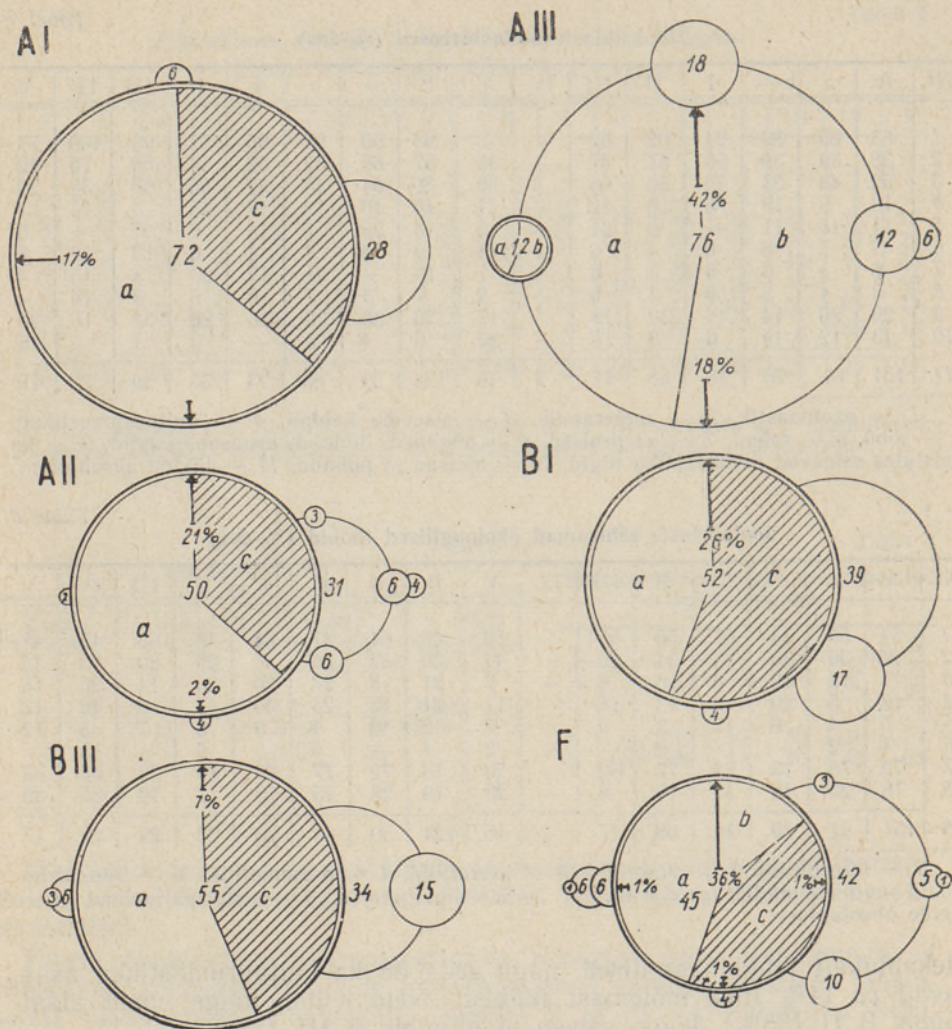
1 — hügrofiilid, 2 — mesofiilid, 3 — kserofiilid, 4 — psammofiilid, 5 — sünanatroobid, 6 — halobiondid ja halofiilid, 7 — kevadpaljunejad, 8 — sügispaljunejad, 9 — liikide absoluutarv.

ülekaalukalt tetodünaamilised, nagu seda on ka kultuurmaastikku asustavad ca 14% liike mõlemast tüübist. Neid leidub kõige enam alamtüübis B II (35%), kõige vähem alamtüübis B III (3%).

Nendele kohanimistele vastavad liikide suhted põhiliste miljöoteguritega ja liikide paljunemistsükliid. Valdavad hügro- ja mesofiilsed liigid — tüübis A 90%, tüübis B 78% ulatuses, kusjuures tüübis A on arko- ja tetodünaamiliste suhe võrdne, tüübis B valitseb aga arko- ja tetodünaamiliste ülekaal. Hügrofiilid moodustavad üle poole mõlema tüübi liikidest, kõige enam on neid alamtüüpides A I (67%), A III ja B III (à 65%), kõige vähem alamtüübis B I (34%). Mesofiile esineb faunas 1/3 liikidest, kõige enam alamtüüpides A V (44%) ja B IV ning V (à 35%), kõige vähem alamtüübis B III (20%).

Et enamik kserofiile meie tingimustes on ühtlasi psammofiilid, korrespondeerub viimaste jaotus varem esitatuga üldjoontes hästi. Psammofiilid esinevad tüübis A neljakordses ja tüübis B kahekordses ülekaalus tetodünaamilistena. Ainult alamtüübis A III on neid kolm korda enam kui kserofiile.

Sünanatroope on tüübis B üle kahe korra enam kui tüübis A, esimeses ülekaalukalt arko-, teises tetodünaamilised. Alamtüüpides kõigub nende osatähtsus 2—17% piirides, rikkaimad on A I (17%) ja B V (12%), mis kinnitab sünanatroopide päritolu eeskätt kriitilistes tingimustes olevate liikide seast.



Joon. 6. Levikutüüpide graafilised kujutused (%-des vastava alamtüübi või kogu fauna liikide koguarvust). Kahekordse servaga ring tähistab kogu Eesti alale ühiseid liike, vektorid selles — oma leviku piiril olevate liikide protsenti; *a*, *b* ja *c* näitavad arкто-, boreo- ja tetodünaamiliste liikide osa; ringid vasakul — ülekaalukalt territooriumi lääneosas, ainult lääneosas ja ainult läänesaartel esinevaid liike; ringid paremal — läänesaartel mitteesinevaid, peamiselt mandri idaosas ja ainult idaosas esinevaid liike; ringid all (kahekordse servaga ringi küljes) — Saaremaal ja mandri lõunaosas esinevaid liike (ühiekordse servaga ringi küljes) — ainult mandri kaguosas esinevaid liike; arvud ringides tähistavad vastava rühma liikide protsenti vaadeldava üksuse liikide koguarvust. Ilmakaared nagu kaartidel. Peamiselt idasuunas liigestunud liigilise koosseisuga alamtüübid: A I, A II, A III, B I, B III; F — kogu jooksiklaste fauna.

Рис. 6. Графики типов распространения (в процентах видового состава). Двойной круг — виды, общие для всей территории Эстонии, векторы в нем — процент видов на границе распространения; *a*, *b* и *c* — соответственно процент аркто-, boreo- и тетодинамических видов; круги слева — виды, распространенные преимущественно на западе территории, только на западе, только на западных островах; круги справа — виды, отсутствующие на западных островах, встречающиеся преимущественно на востоке территории, только на востоке; круги снизу: под двойным кругом — виды, встречающиеся на о. Саарemaal и на юге материковой части, под простым кругом — виды, встречающиеся в юго-восточной части

Halobionte ja halofiile sisaldab tüüp B neli korda enam kui tüüp A. Nad on eranditult tetodünaamilised. A II ning V annavad kumbki 2% halofiile. Tüüp B sisaldab halobionte ja halofiile ligikaudu võrdselt — alamtüübis B II 6% ja B IV 15%.

Paljunemistsüklite laadilt valdavad mõlemas tüübis kevadpaljunejad (75% piirides). Tavaliselt on neid rohkem suurte areaalidega alamtüüpides (B I 86%, A III 82%), vähem (65—70%) läänepalearktilistes alamtüüpides A V, B IV ning V. Sügispaljunejaid on kõige enam alamtüübis B IV (35%). Regionaalsed erinevused Eesti territooriumi asustamisel jooksiklaste poolt selguvad tabelist 9.

Tabel 9

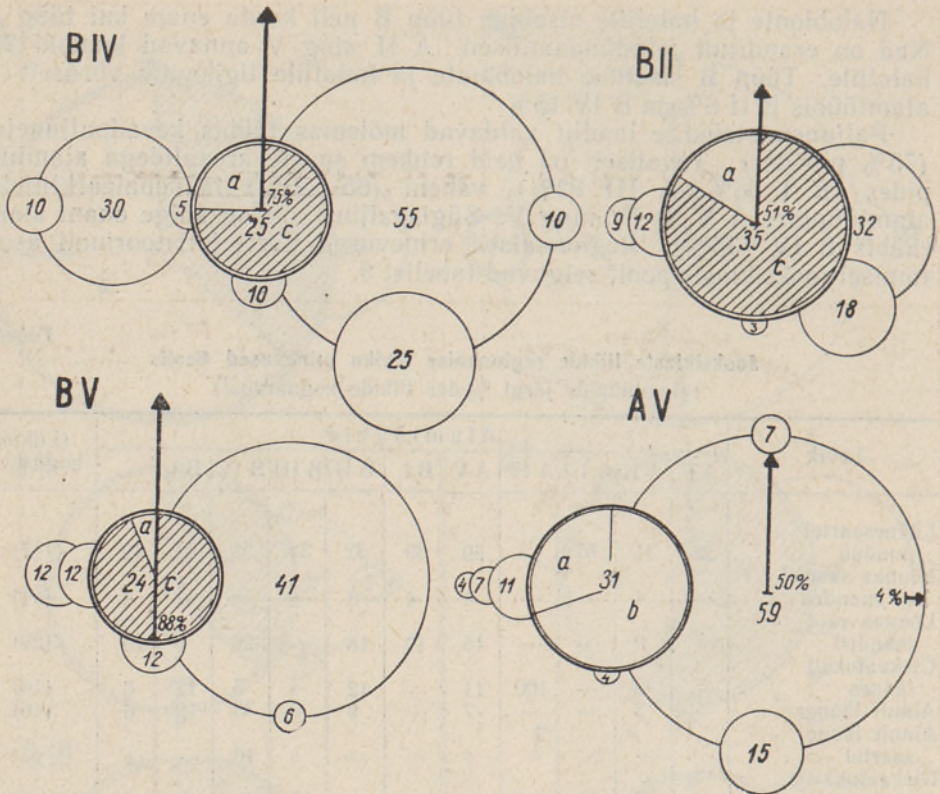
Jooksiklaste liikide regionaalse leviku erinevused Eestis
(alamtüüpide järgi %-des liikide koguarvust)

Levik	Alamtüübid											(Liikide koguarv)
	A I	A II	A III	A IV	A V	B I	B II	B III	B IV	B V		
Läänesaartel puudub	28	31	76	—	59	39	32	34	55	41	42	(117)
Lõunas saartel + mandril	—	4	—	—	4	4	3	—	10	12	4	(11)
Lõunas vaid mandril	—	9	—	—	15	17	18	—	25	6	10	(29)
Ulekaalukalt läänes	—	—	—	100	11	—	12	6	5	12	6	(16)
Ainult läänes	—	2	—	—	7	—	9	3	30	12	6	(16)
Ainult läänesaartel	—	—	—	—	4	—	—	—	10	—	1	(4)
Ulekaalukalt idas	—	6	12	—	—	—	—	15	10	—	5	(13)
Ainult idas	—	4	6	—	—	—	—	—	—	—	1	(4)
Ainult põhjas	6	2	18	—	7	—	—	—	—	—	3	(8)

Kogu fauna liigilise koosseisu diferentseerumine toimub Eesti alal põhiliselt ida-lääne- ja põhja-lõuna-suunas. 42% liikide puudumist läänesaartel võib seletada peale ökoloogiliste tegurite ka Madal-Eesti geoloogilise noorusega. Territooriumi lääne- ja loodealasil asustavad 36 liiki, samuti ka ainult Saaremaal esinevad 4 liiki (*Dyschirius chalcus* Er., *Bembidion tenellum* Er., *B. obtusum* Serv., *Amara convexiuscula* Marsh.)

материка; цифры в кругах — проценты видового состава данной фауны. Страны света как на картах. Подтипы с дифференциацией видового состава преимущественно в восточном направлении: A I, A II, A III, B I, B III; F — вся фауна.

Fig. 6. Diagrams illustrating the fauna as a whole and the distribution of the subtypes (percentages of the total number of species). Double circles indicate species common to the whole area, the vectors enclosed show the numbers of species attaining the extreme limits of their range; a, b, c represent the respective proportions of the arcto-, boreo- and tethodynamic species; circles to the left — species occurring mainly in the west, only in the west, only in the Western Archipelago; circles to the right — species absent from the Western Archipelago, species occurring mainly in the eastern part of the mainland, only in the eastern part; circles beneath (attached to double circle) — species occurring on Saaremaa island and the southern part of the mainland (attached to single circle) — species occurring only in the south and south-eastern part of the mainland. The figures enclosed express percentages of the total number of species belonging to the subtype in question. Points of the compass as shown on maps. Subtypes with predominant eastern element: A I, A II, A III, B I, B III; F — the entire fauna.



Joon. 7. Peamiselt läänesuunas liigestunud liigilise koosseisuga alamtüübid: A V, B II, B IV, B V. (Tingmärkide seletust vt. joon. 6.)

Рис. 7. Подтипы с дифференциацией видового состава преимущественно в западном направлении: A V, B II, B IV, B V. (Остальные условные обозначения те же, что на рис. 6.)

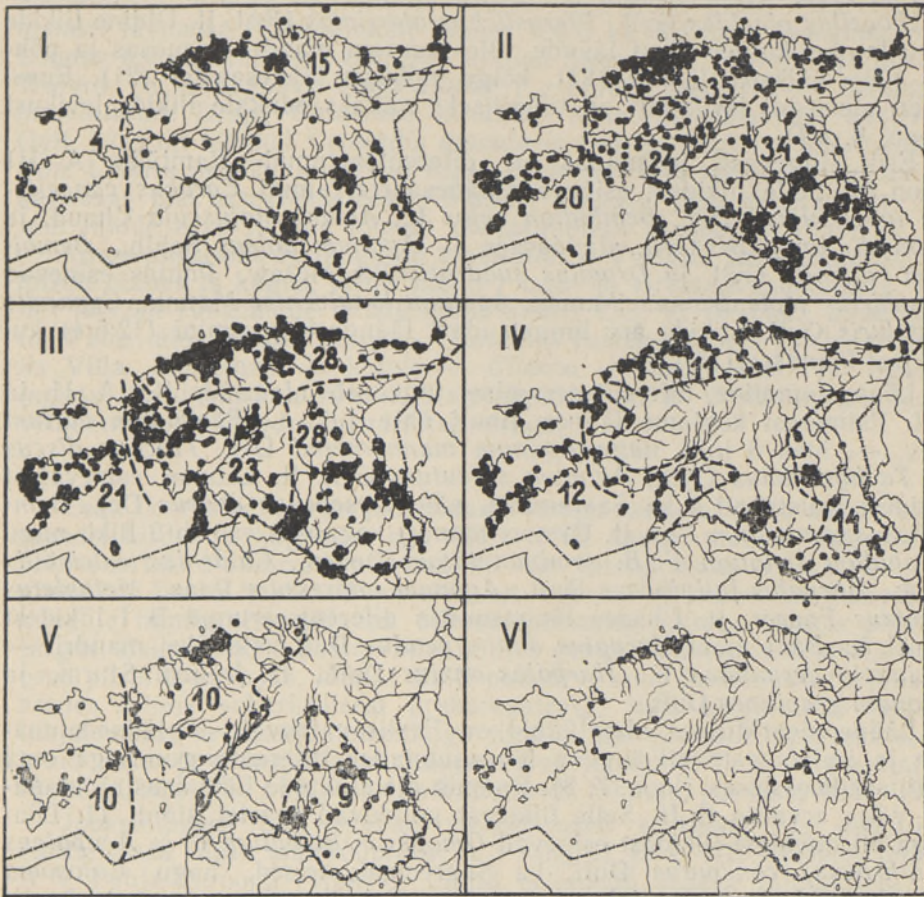
Fig. 7. Subtypes with predominant western element: A V, B II, B IV, B V. (Conventional signs as for fig. 6.)

kuuluvad põhiliselt läänepalearktilistesse alamtüüpidesse A IV ning V ja B IV ning V.

Territooriumi idaosaga piirduvad 17 liiki, tüüpilisem neist on *Agonum mannerheimi* Dej.

Valdavalt põhjas asuvast 8 liigist on arvukam ainult *Nebria gyllenhalii* Schönh., mis asustab glindi jalameid.

Lõunas esinevast 40 liigist asustab 11 liiki, nagu *Dyschirius aeneus* Dej., *Omophron limbatum* F., *Bembidion argenteolum* Ahr., *Harpalus distinguendus* Duft., *Acupalpus consputus* Duft., *Agonum lugens* Duft. jt., peale mandri lõunaosa ka Saaremaad. 29 liiki asustavad mandri lõuna- ja eeskätt kaguosa nõrkade populatsioonidega või juhuslike külalistena, nagu *Calosoma sycophanta* L., *Carabus intricatus* L., *Bembidion punctulatum* Drap., *B. nitidulum* Marsh., *Chlaenius quadrisulcatus* Payk., *Panagaeus bipustulatus* F., *Harpalus frölichii* Sturm., *Amara cursitans* Zimm., *Agonum impressum* Panz. jt. Osa neist, nagu *Elaphrus aureus* Müll., *Dyschirius laeviusculus* Ptz., *Bembidion semipunctatum* Donovan., *Chlaenius nitidulus* Schr. jt., levivad vaid Gauja ja Emajõe orus. Jooksiklaste levikut Eesti alal illustreerib joon. 8.



Joon 8. Näiteid liikide levikust Eestis. Punktid tähistavad leiukohti, araabia numbrid liikide arvu katkendjoonega piiratud alal: I — Siberi-Balti element (A III), II — Euroopa element (A V), III — Eurosiberi element (B III), IV — europontiline element (B IV), V — euromediterraanne element (B V), VI — *Pterostichus vernalis* Panz. leiud Eestis.

Рис. 8. Примеры распространения видов на территории Эстонии. Точками обозначены места находок, арабскими цифрами — количество видов на ограниченных пунктиром частях территории: I — Сибирско-Балтийский элемент (A III), II — Европейский элемент (A V), III — Евросибирский элемент (B III), IV — Европонтический элемент (B IV), V — Евромедитерранный элемент (B V), VI — *Pterostichus vernalis* Panz. — находки в Эстонии.

Fig. 8. Distribution patterns of the *Carabidae* in Estonia. The figures enclosed in dotted lines indicate the number of species represented in the given area: I — the Sibero-Baltic element (A III), II — the European element (A V), III — the Euro-Siberian element (B III), IV — the Europtonic element (B IV), V — the Euro-Mediterranean element (B V), VI — *Pterostichus vernalis* Panz.

Kõige ühtlasemalt asustavad ala alamtüüpide A I ja B III liigid valdavalt liikide koosseisu idasuunalise diferentseerumisega. A I liikidest puuduvad läänesaartel 5: *Miscodera arctica* Payk., *Pelophila borealis* Payk., *Trichocellus cognatus* Gyll., *Amara brunnea* Gyll., *A. erratica* Duft. B III liikidest puuduvad läänesaartel 10, kellest ainuüksi läänes esineb 2 liiki: *Dyschirius lüdersi* H. Wagn., *Badister dilatatus* Chaud. Ülekaalukalt idas esineb 6 liiki, nagu *Bembidion dentellum* Thunb., *Trechus micros* Hbst.,

Trichocellus placidus Gyll., *Pterostichus aterrimus* Hbst. jt. Üldine liikide arvu langus kulgeb idast läände, olles suurem mandri kaguosas ja põhjas (28), väiksem läänes (23), kõige väiksem läänesaartel (21). Euro-siberi elemendi levikupilt on tüüpiliseks näiteks edukate liikide levikust (joon. 8, III).

Eriti tugevasti idasuunas on diferentseerunud alamtüüp A III (joon. 6). Selle liikidest esinevad läänesaartel ainult *Carabus cancellatus tuberculatus* Dej., *Bembidion velox* L., *Amara majuscula* Chaud. ja *Cymindis angularis* Gyll., ala idaosas — *Agonum dolens* Sahlb., *Bembidion ruficollis* Gyll. ja *Dromius quadraticollis* Moraw. Põhjas esinevad *Dyschirius septentrionum* Munst., *Agonum longiventre* Mannh., *Cymindis angularis* Gyll. Liikide arv langeb idast läände tugevamini (12:6:4) kui põhjast lõunasse (15:12).

Lõunasuunaline diferentseerumine tugevneb alamtüüpides A II ja B I. Esimesest kohtame läänes ainult ühte liiki — *Bembidion varium* Oliv. —, idas 8 liiki, nagu *Agonum mannerheimi* Dej., *Trechus discus* F., *Tachys nanus* Gyll., *Agonum versutum* Gyll. jt. Lõunas esinevatest liikidest asustavad 4 ka Saaremaad, näit. *Dyschirius deneus* Dej., *Bembidion argenteolum* Ahr. jt. Üksnes mandri kaguosas esineb 9 liiki, nagu *Bembidion striatum* F., *B. semipunctatum* Donovan., *Chlaenius sulcicollis* Payk., *Harpalus fuliginosus* Duft., *Agonum impressum* Panz., *Metabletus foveatus* Fourc. jt. Üksnes lõunasuunas diferentseerunud B I liikidest esineb ka Saaremaal *Harpalus distinguendus* Duft., ainuüksi mandril — *Cicindela germanica* L., *Harpalus anxius* Duft., *H. frölichi* Sturm. ja *Agonum gracilipes* Duft.

Läänepalearktilised alamtüübid on Eestis valdavalt ida-lääne-suunalise ja iseloomustavalt tugeva lõunasuunalise diferentseerumisega oma liigilises koosseisus (joon. 7, 8). Enamik alamtüüpide liike asustab mandrit, välja arvatud B II. Selle liikidest puuduvad saartel ainult 11. Lõunaga piirduvatest liikidest esinevad *Omophron limbatum* F. ja *Acupalpus (Anthracus) consputus* Duft. ka Saaremaal; teised, nagu *Calosoma sycophanta* L. ja *Pterostichus punctulatus* Schall., esinevad mandri kaguosas. Läänes levivatest liikidest on iseloomulikud *Bembidion fumigatum* Duft., *B. minimum* F., massiline *B. bipunctatum* L. ja *Demetrius monostigma* Sam.

A V liikidest puuduvad saartel 27. *Bembidion tenellum* Er. ja *B. obtusum* Serv. esinevad ainult Saaremaal. Mandri lääneosas esineb *B. humerale* Sturm. Peamiselt loodes esinevad *B. monticola* Sturm., *B. nigricorne* Gyll. ja *Amara quenseli silvicola* Zimm. *B. nigricorne* Gyll., *B. stephensi* Crotch. ja *Acupalpus interstitialis* Rtt. esinevad ainult põhjas. Lõunas levinud 7 liigist esinevad *Dyschirius impunctipennis* Daws. ja *Dromius longiceps* Dej. ka Saaremaal, teised mandri lõunaosas. Liike on arvukamalt põhjaranniku loodeosas ja mandri kaguosas. Madal-Eesti ja läänesaared on liigivaesemad (joon. 8, II). Omapärase rühma moodustavad 4 eeskätt Balti mere lõunarannikul levinud liiki, kes meil esinevad oma leviku põhjapiiril. Neist *Carabus violaceus wolffi* Dej. ja *C. menetriesi* Humm. asustavad metsaliikidena kogu territooriumi, *Dyschirius neresheimeri* Wagn. ja *Badister meridionalis* Puel. avamaastikuliikidena ainult mandriosa. Analoogiliselt paljude teiste liikidega (Haberman, 1960, lk. 640) käsitleme neid Balti alal intensiivse kohanemise ja jook-siklastena.

Alamtüüpidest kõige enam on lääne- ja lõunasuunas liigestunud B IV, kelle liikidest 45% esineb läänes, 35% lõunas. Ainuüksi Saaremaalt tunneme halofiile *Dyschirius chalceus* Er. ja *Amara convexiuscula* Marsh. *Dyschirius salinus* Schaum., *Dromius nigriiventris* Thoms., *Microlestes*

minutulus Coeze ja *M. maurus* Sturm. asustavad peale Saaremaa ka mandri lääneosa. Ülekaalukalt läänes levib ka *Agonum marginatum* L. Lõunas levinud liikidest esinevad ühtlasi Saaremaal *Notiophilus pusillus* Waterh. ja *Panagaeus bipustulatus* F., ainult mandril — *Bembidion punctulatum* Drap., *Chlaenius nitidulus* Schr. ja *Masoreus wetterhali* Gyll. Idas on levinud *Cymindis macularis* Dej. ja *Badister unipustulatus* Bon. Läänes ja põhjas levivad liigid peamiselt piki mererannikut, mandri kaguosas piki siseveesüsteeme. Mandri keskosa jääb asustamata. Suurem liikide arvu langus toimub põhjarannikul idasuunas (joon. 8, IV).

Kõige piiratuma levikuga on alamtüübi B V liigid. Need esinevad peamiselt läänes ja kagus, jättes mandri kesk- ja kirdeosa asustamata. Läänes levivad rabaomane *Bradycellus similis* Dej. ja *Dromius quadrinotatus* Panz., ülekaalukalt läänes — *Calathus fuscipes* Goeze ja *Oodes gracilis* Villa, Saaremaal ja kagus — *Clivina collaris* Hbst. ja *Agonum lugens* Duft. Ainsana kõigest alamtüüpidest on B V liikide arv läänes veidi suurem, võrreldes mandri kaguosaga.

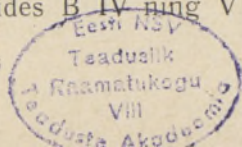
*

Eesti boreaalse ilmega jooksiklaste fauna vanus ei ületa 15 000 aastat mandri kirde- ja kaguosas ega 6500—3700 aastat mandri loodeosas ja läänesaartel. Puuduvad andmed nii ala interglatsiaalide kui ka hilisglatsiaali fauna kohta. Mannerjääd alt vabanenud maastiku taasvallutamine ja immigratsioonifauna diferentseerumine toimus kolmes põhilises järgus. Esimese 5000 aasta vältel, alates gotiglatsiaalist, millal ala loodeosas püsis mannerjääd, lõunas Balti paisjärv, kuni Joldiamere lõppfaasini, arenes kliima subarktilisest preboreaalseks. Neis tingimustes kujunes lubjalembese arktilise taimestikuga tundra, kus perioodi lõpul esines piljatud kase- ja männisalusid. Läänesaared ja Madal-Eesti olid sellal üleujutatud, mistõttu nad pole tundraperioodi läbinud (Orviku, 1956, 1960).

Jooksiklastest olid edukad stenotermised arktilised ja heliofiilsed eurütermised liigid alamtüüpidest A I ning II ja B III, vähemal määral A V Põhja-Euroopa rühmast. Liigid eelistasid pideva taimkatteta avamaastikke, nagu mererannikut, sisevete kaldaid, paepealseid, liivikuid ja kivikuid. Perioodi kestel toimus arktiliste ja boreaalpiinsete liikide tugev elimineerumine, taganemine põhjasuunas ja asendumine eurütermsete arhipalearktiliste liikidega. Inglismaal kestis see ümmarguselt 1600 aastat (Pearson, 1962, 1963). Eesti alal kujunes fauna põhikontingent.

Järgmise 5000 aasta vältel arenes boreaalne kliima üle Antsülusjärve ja praegusest Balti merest soolasema Litoriinamere ajajärgu atlantilise kliima optimumini. Toimus metsastumine. Kasele ja männile lisanduvad laialehised metsad ja pärast Litoriinamere maksimumi algab kuuse sissetung idast. Merest tõusid läänesaared. Perioodi iseloomustab termofiilsete liikide osatähtsuse tõus. Kaasaegse fauna tetodünaamilised liigid moodustavad järgmise rea: B V (94%), B II (83%), B IV (75%), B I (57%). Neist tuleb eeldada euroopantilise ja Eurasia elemendi optimumi kuival ja soojal boreaalsel ning euromediterraanse elemendi optimumi rõskel ja soojal atlantilisel kliimaperioodil. Optimumis olid sel ajal ka halobiondid. Perioodi vältel saavutas fauna liigiline koosseis maksimumi, eeskätt läänepalearktiliste elementide arvel.

Viimase 3000 aasta jooksul toimus kliima taandareng üle subborealse subatlantiliseks ühes mahkja Limnea- ja kaasaegse Müüamere kujunemisega. Taandusid ka tamme-segametsad, kuusk muutus valdavaks ja taimkattes tekkisid inimese töö tõttu olulised muutused. Neis tingimustes toimunud soojalembeste liikide taandumist kinnitab osaarealide ahenemine eeskätt alamtüüpidest B IV ning V ja kaudselt ka see fakt, et



käesoleval sajandil pole enam leitud kirjanduses mainitud 5 ja kogudes talletatud 10 liiki, nagu *Cicindela germanica* L., *Bembidion octomaculatum* Goeze, *Chlaenius vestitus* Payk., *Ch. quadrisulcatus* Payk., *Harpalus anxius* Duft., *Agonum viridicupreum* Goeze, *Masoreus wetterhali* Gyll., *Brachynus crepitans* L. jt. Siia lisanduvad ainsa leiukohaga ja ühe isendina esinevad 8 relikitse iseloomuga liiki: *Carabus intricatus* L., *Bembidion fumigatum* Duft., *B. obtusum* Serv., *Dyschirius chaldeus* Er., *Trechus obtusus* Er., *Badister dilatatus* Chaud., *Harpalus rufitarsis* Duft. ja *Acupalpus dubius* Schilsky.

Mõningal määral on tõusnud boreodünaamiliste liikide osatähtsus ülekaalukalt läänest alamtüübis A V (67%), vähem idast alamtüübis A III (53%).

Kahel viimasel perioodil on fauna kujunemisel olnud kriitiliseks teguriks ka ala metsastumine, eriti subboreaalsel kliimaperioodil, millal metsastusid ka rabad ja osa soid. Toimus valdavate avamaastiku liikide elupaikade tugev piiramine. Et säärased biotoobid säilisid eeskätt mere ja siseveete kallastel, ülekaalukalt läänes ning kagus ja inimesest enam asustatud aladel, kajastub hästi 26 liigi kaasaegses levikus (joon. 8, VI), kellel Eestis on kaks osaareaali.

Metsa-, soo- ja rabaomaste valdavalt arktodünaamiliste liikide levik käsitletaval ajal kujunes põhiliselt atlantilisel kliimaperioodil, sünant-roopsete liikide levik — alates subboreaalsest perioodist.

Ala pärastjääegne asustamine toimus kolmest peamisest suunast. Suurima panuse andsid Arhipalearktise kontinentaalsed refuugiumid, kust liigid saabusid kirde- ja idasuunast, levides ülekaalukalt piki põhjarannikut. Mediterraanse suurrefuugiumi idaosast saabusid kagu- ja edela-suunast piki siseveesüsteeme ja mererannikut eeskätt tetodünaamilised liigid. Nad asustavad ülekaalukalt mandri kaguosa, lääne- ja looderannikut ning läänesaari. Atlantilistest asüülidest pärinevad vähesed edelaasuunas saabunud halobiondid ja amfiatlantilised liigid. Valdavateks immigratsiooniteedeks olid esimesel perioodil ida- ja kirdesuund, teisel ja kolmandal — kagu- ja loodesuund.

Kaasaegne jooksiklaste fauna iseloomustab Eestit siirdealana Lääne- ja Ida-Palearktise vahel, kusjuures ülekaal on läänepalearktilistel, maritiimsematel liikidel, võrreldes idapalearktiliste, kontinentaalsemate liikidega (54:46%). Faunas nõrgalt esindatud boreomontaanne element ja halobiondid, seejärel ka euromediterraanne ja europontiline element praegusel ajal taanduvad. Progressiivne on halofiilne avamaastikku eelistav liigirühm Väinamere rannikul ja mandri looderannikul. Areaali laiendavad ka Siberi-Balti ja Euroopa levikutüübi boreodünaamilised liigid, peamiselt põhjaranniku aladel.

Vastavalt on kaasaegne fauna ida-lääne-suunas enam liigestunud kui põhja-lõuna-suunas. Liigivaesem on geoloogiliselt noorem Madal-Eesti, liigirikkam — vanem mandri kaguosa. Suurimaks levikutõkkeks on Vahe-Eesti eeskätt kuusega metsastunud piirkond.

Esitatud materjalid kõnelevad kokkuvõttena järgmist:

1. Regionaalselt piiratud ala fauna analüüsimiseks on kõige edukamaks meetodiks liigilise koosseisu areaalide süstematiseerimine zoograafilise tagamaa tüüpidega ühes nende ajaloolise ja ökoloogilise kvantitatiivse hindamisega.

2. Meetod toob välja eraldatud tüüpide areaalide dünaamika omapära, seda tingivad tegurid, liikide interpreteeritud suhted ja osatähtsuse fauna ajaloolisel kujunemisel.

3. Fauna geneesi põhitegurite analüüs tõstab esile biosfääri kohaliku ülesehituse ja iseregulatsiooni seaduspärasused, mis on kandvaks eelduseks uuritud ala maastike kujundamise ja loodusrikkuste ekspuaterimise teaduslike aluste väljatöötamisel.

LISA

EESTI JOOSIKLASTE NIMESTIK

(zoogeograafiliste tagamaade järgi)

A. Boreaalne tüüp

- a. arktodünaamiline
b. boreodünaamiline
c. tetodünaamiline

I. HOLARKTILINE

1. Tsirkumpolaarne

1. *Loricera pilicornis* F.
2. *Pelophila borealis* Payk.
3. *Notiophilus aquaticus* L.
4. *Blethisa multipunctata* L.
5. *Elaphrus riparius* L.
6. *Clivina fessor* L.
7. *Bembidion quadrimaculatum* L.
8. *Trichocellus cognatus* Gyll.
9. *Amara apricaria* Payk.

2. Boreomontaanne

- | | |
|--------------------------------------|---|
| 1. <i>Nebria gyllenhalii</i> Schönh. | c. 1. <i>Bembidion properans</i> Steph. |
| 2. <i>Miscodera arctica</i> Payk. | 2. <i>B. ustulatum</i> L. |
| 3. <i>Trechus rubens</i> F. | 3. <i>Badister bipustulatus</i> F. |
| 4. <i>Amara erratica</i> Duft. | 4. <i>Platynus obscurus</i> Hbst. |
| 5. <i>Am. brunnea</i> Gyll. | |

II. TRANSPALEARKTILINE

1. Põhja-Aafrika-Euraasia

- | | |
|-------------------------------------|-------------------------------------|
| 1. <i>Dyschirius globosus</i> Hbst. | c. 1. <i>Bembidion varium</i> Oliv. |
| 2. <i>Tachys nanus</i> Gyll. | 2. <i>B. semipunctatum</i> Donovan. |
| 3. <i>Harpalus pubescens</i> Müll. | 3. <i>B. articulatum</i> Panz. |
| 4. <i>Lebia crux-minor</i> L. | 4. <i>Panagaeus crux-major</i> L. |
| | 5. <i>Chlaenius tristis</i> Schall. |
| | 6. <i>Badister peltatus</i> Panz. |
| | 7. <i>Harpalus griseus</i> Panz. |
| | 8. <i>H. tardus</i> Panz. |
| | 9. <i>Amara similata</i> Gyll. |

2. Euraasia

- | | |
|--------------------------------------|--------------------------------------|
| 1. <i>Cicindela silvatica</i> L. | c. 1. <i>Dyschirius nitidus</i> Dej. |
| 2. <i>Carabus granulatus</i> L. | 2. <i>Bembidion striatum</i> F. |
| 3. <i>C. glabratus</i> Payk. | 3. <i>Harpalus calceatus</i> Duft. |
| 4. <i>Elaphrus uliginosus</i> F. | 4. <i>Amara nitida</i> Sturm. |
| 5. <i>Bembidion lampros</i> Hbst. | 5. <i>Am. sprete</i> Dej. |
| 6. <i>Amara communis</i> Panz. | 6. <i>Am. consularis</i> Duft. |
| 7. <i>Am. lunicollis</i> Schiödt. | 7. <i>Agonum impressum</i> Panz. |
| 8. <i>Pterostichus lepidus</i> Leske | |
| 9. <i>P. niger</i> Schall. | |
| 10. <i>P. nigrita</i> F. | |
| 11. <i>P. strenuus</i> Panz. | |
| 12. <i>Agonum sexpunctatum</i> L. | |
| 13. <i>Ag. assimile</i> Payk. | |
| 14. <i>Ag. micans</i> Nicol. | |
| 15. <i>Synuchus nivalis</i> Panz. | |

3. Eurokaukaasia

- | | |
|--|---------------------------------------|
| 1. <i>Elaphrus cupreus</i> Duft. | c. 1. <i>Dyschirius aeneus</i> Dej. |
| 2. <i>Bembidion obliquum</i> Sturm. | 2. <i>Metabletus foveatus</i> Fourcr. |
| 3. <i>Pterostichus coerulescens</i> L. | |
| 4. <i>P. oblongopunctatus</i> F. | |
| 5. <i>P. vulgaris</i> L. | |
| 6. <i>Agonum viduum</i> Panz. | |
| 7. <i>Ag. moestum</i> Duft. | |
| 8. <i>Ag. versutum</i> Gyll. | |
| 9. <i>Ag. thoreyi</i> Dej. | |
| 10. <i>Harpalus fuliginosus</i> Duft. | |
| 11. <i>Amara ovata</i> F. | |
| 12. <i>Am. municipalis</i> Duft. | |
| 13. <i>Am. praetermissa</i> C. R. Sahlb. | |
| 14. <i>Metabletus truncatellus</i> L. | |

4. Eurosiberi

- | | |
|------------------------------------|---------------------------------------|
| 1. <i>Bembidion litorale</i> Oliv. | c. 1. <i>Nebria livida</i> L. |
| 2. <i>Amara plebeja</i> Gyll. | 2. <i>Bembidion argenteolum</i> Ahr. |
| 3. <i>Am. tibialis</i> Payk. | 3. <i>Trechus discus</i> F. |
| 4. <i>Agonum gracile</i> Gyll. | 4. <i>Chlaenius sulcicollis</i> Payk. |
| 5. <i>Cymindis vaporariorum</i> L. | |

5. Amfiboreaalne

- | | |
|------------------------------------|-------------------------------------|
| 1. <i>Cicindela maritima</i> Dej. | c. 1. <i>Carabus arvensis</i> Hbst. |
| 2. <i>Bembidion saxatile</i> Gyll. | 2. <i>Calosoma inquisitor</i> L. |
| 3. <i>Amara littorea</i> Thoms. | 3. <i>Odacantha melanura</i> L. |
| 4. <i>Agonum livens</i> Gyll. | |
| 5. <i>Ag. mannerheimi</i> Dej. | |

III. SIBERI-BALTI

- | | |
|---|--|
| 1. <i>Trachypachys zetterstedti</i> Gyll. | b. 1. <i>Carabus cancellatus</i> Ill. |
| 2. <i>Dyschirius septentrionum</i> Munst. | ssp. <i>tuberculatus</i> Dej. |
| 3. <i>Bembidion velox</i> L. | 2. <i>Bembidion ruficolle</i> Gyll. |
| 4. <i>B. transparens</i> Gebl. | 3. <i>Chlaenius quadrisulcatus</i> Payk. |
| 5. <i>Chlaenius costulatus</i> Motsch. | 4. <i>Dichirotrichus rufithorax</i> C. R. Sahlb. |
| 6. <i>Harpalus winkleri</i> Schaub. | 5. <i>Amara majuscula</i> Chaud. |
| 7. <i>Agonum munsteri</i> Hellén. | 6. <i>Agonum krynicki</i> Sperk. |
| 8. <i>Ag. dolens</i> C. R. Sahlb. | 7. <i>Ag. longiventre</i> Mannh. |
| | 8. <i>Dromius quadraticollis</i> Moraw. |
| | 9. <i>Cymindis angularis</i> Gyll. |

IV. AMFIATLANTILINE

- | | |
|--|-------------------------------------|
| 1. <i>Pristonychus terricola</i> Hbst. | c. 1. <i>Agonum ruficorné</i> Goeze |
|--|-------------------------------------|

V. EUROOPA

1. Põhja-Euroopa

1. *Notiophilus biguttatus* F.
2. *Trechus obtusus* Er.
3. *Patrobus assimilis* Chaud.
4. *P. atrorufus* Ström.
5. *Amara quenseli* Schönh.
ssp. *silvicola* Zimm.

2. Eurokaukaasia

- | | |
|---|---|
| 1. <i>Leistus ferrugineus</i> L. | b. 1. <i>Bembidion monticola</i> Sturm. |
| 2. <i>Notiophilus germyini</i> Fauv. | 2. <i>Acupalpus dubius</i> Schilsky |
| 3. <i>Bembidion nitidulum</i> Marsh. | 3. <i>Pterostichus angustatus</i> Duft. |
| 4. <i>Harpalus quadripunctatus</i> Dej. | 4. <i>Dromius longiceps</i> Dej. |

3. Eurobriiti

- | | |
|--|--|
| <ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Cychnus caraboides</i> L.
ssp. <i>rostratus</i> L. 2. <i>Carabus nitens</i> L. 3. <i>C. glabratus</i> Payk. 4. <i>Dyschirius angustatus</i> Ahr. 5. <i>Bembidion nigricorne</i> Gyll. 6. <i>Trechus rivularis</i> Gyll. | <ol style="list-style-type: none"> b. 1. <i>Carabus intricatus</i> L. 2. <i>C. nemoralis</i> Müll. 3. <i>Dyschirius impunctipennis</i> Daws. 4. <i>Bembidion stephensi</i> Crotch. 5. <i>B. illigeri</i> Net. 6. <i>B. obtusum</i> Serv. 7. <i>B. quinquestriatum</i> Gyll. 8. <i>Badister lacertosus</i> Sturm. 9. <i>Harpalus luteicornis</i> Duft. 10. <i>Pterostichus aethiops</i> Panz. |
|--|--|

4. Kesk-Euroopa

- | |
|---|
| <ol style="list-style-type: none"> b. 1. <i>Carabus coriaceus</i> L. 2. <i>C. hortensis</i> L. 3. <i>Leistus piceus</i> Fröl. 4. <i>Elaphrus aureus</i> Müll. 5. <i>Dyschirius laeviusculus</i> Ptz. 6. <i>Bembidion pygmaeum</i> F. 7. <i>B. azurescens</i> Wagn. 8. <i>B. tenellum</i> Er. 9. <i>B. humerale</i> Sturm. 10. <i>Acupalpus interstitialis</i> Rtt. 11. <i>Amara cursitans</i> Zimm. 12. <i>Dromius marginellus</i> F. 13. <i>D. fenestratus</i> F. |
|---|

5. Balti

- | |
|--|
| <ol style="list-style-type: none"> b. 1. <i>Carabus violaceus</i> L.
ssp. <i>wolffi</i> Dej. 2. <i>C. menetriesi</i> Humm. 3. <i>Dyschirius neresheimeri</i> Wagn. 4. <i>Badister meridionalis</i> Puel. |
|--|

B. Parateetilise tüüpi

a. arktodünaamiline

c. tetodünaamiline

I. EURAASIA-IDA-SIBERI

1. Põhja-Aafrika

- | | |
|---|--|
| <ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Cicindela campestris</i> L. 2. <i>Calathus melanocephalus</i> L. | <ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Harpalus anxius</i> Duft. 2. <i>H. distinguendus</i> Duft. 3. <i>Amara aenea</i> Deg. 4. <i>Pterostichus vernalis</i> Panz. |
|---|--|

2. Euraasia

- | | |
|--|--|
| <ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Dyschirius politus</i> Dej. 2. <i>Asaphidion pallipes</i> Duft. 3. <i>Bembidion femoratum</i> Sturm. 4. <i>B. schüppeli</i> Dej. 5. <i>B. doris</i> Panz. 6. <i>Harpalus aeneus</i> F. 7. <i>Amara ingenua</i> Duft. 8. <i>Pterostichus diligens</i> Sturm. | <ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Cicindela hybrida</i> L. 2. <i>C. germanica</i> L. 3. <i>Chlaenius nigricornis</i> F. 4. <i>Harpalus smaragdinus</i> Duft. 5. <i>H. frölichii</i> Sturm. 6. <i>Amara famelica</i> Zimm. 7. <i>Pterostichus cupreus</i> L. 8. <i>P. gracilis</i> Dej. 9. <i>Agonum gracilipes</i> Duft. |
|--|--|

II. EURAASIA-LÄÄNE-SIBERI

1. Põhja-Aafrika

- | | |
|---------------------------------------|---------------------------------------|
| 1. <i>Dyschirius thoracicus</i> Rossi | 1. <i>Calosoma sycophanta</i> L. |
| 2. <i>Bembidion bipunctatum</i> L. | 2. <i>Omophron limbatum</i> F. |
| 3. <i>Dromius sigma</i> Rossi | 3. <i>Asaphidion flavipes</i> L. |
| | 4. <i>Bembidion fumigatum</i> Duft. |
| | 5. <i>B. assimile</i> Gyll. |
| | 6. <i>B. minimum</i> F. |
| | 7. <i>B. octomaculatum</i> Goeze |
| | 8. <i>Harpalus seladon</i> Schaub. |
| | 9. <i>Stenolophus mixtus</i> Hbst. |
| | 10. <i>Acupalpus dorsalis</i> F. |
| | 11. <i>Anisodactylus binotatus</i> F. |
| | 12. <i>Agonum dorsale</i> Pont. |
| | 13. <i>Lebia cyanocephala</i> L. |
| | 14. <i>Brachynus crepitans</i> L. |

2. Euraasia

- | | |
|---|---|
| 1. <i>Bembidion guttula</i> F. | 1. <i>Brosicus cephalotes</i> L. |
| 2. <i>Harpalus latus</i> L. | 2. <i>Bembidion biguttatum</i> F. |
| 3. <i>Calathus erratus</i> C. R. Sahlb. | 3. <i>Licinus depressus</i> Payk. |
| | 4. <i>Harpalus punctatulus</i> Duft. |
| | 5. <i>H. rubripes</i> Duft. |
| | 6. <i>Acupalpus consputus</i> Duft. |
| | 7. <i>Amara equestris</i> Duft. |
| | 8. <i>Pterostichus anthracinus</i> Ill. |
| | 9. <i>Calathus ambiguus</i> Payk. |
| | 10. <i>Demetrias monostigma</i> Sam. |
| | 11. <i>Lebia chlorocephala</i> Hoffm. |

3. Kesk-Euroopa

1. *Carabus convexus* F.
2. *Harpalus hirtipes* Panz.
3. *Pterostichus punctulatus* Schall.
4. *Agonum viridicupreum* Goeze

III. EUROSIBERI

1. Eurokaukaasia

- | | |
|---------------------------------------|--|
| 1. <i>Notiophilus palustris</i> Duft. | 1. <i>Bembidion dentellum</i> Thunb. |
| 2. <i>Bembidion rupestre</i> L. | 2. <i>B. unicolor</i> Chaud. |
| 3. <i>Bradycellus collaris</i> Payk. | 3. <i>Trechus micros</i> Hbst. |
| 4. <i>Trichocellus placidus</i> Gyll. | 4. <i>Badister dilatatus</i> Chaud. |
| 5. <i>Amara eurynota</i> Panz. | 5. <i>Harpalus puncticollis</i> Payk. |
| 6. <i>Am. familiaris</i> Duft. | 6. <i>Amara curta</i> Dej. |
| 7. <i>Am. fulva</i> Deg. | 7. <i>Acupalpus flavicollis</i> Sturm. |
| 8. <i>Pterostichus minor</i> Gyll. | |
| 9. <i>Calathus micropterus</i> Duft. | |
| 10. <i>Agonum mülleri</i> Hbst. | |
| 11. <i>Ag. piceum</i> L. | |
| 12. <i>Ag. fuliginosum</i> Panz. | |

2. Euroopa

- | | |
|---------------------------------------|--|
| 1. <i>Leistus rufescens</i> F. | 1. <i>Bembidion polonicum</i> J. Müll. |
| 2. <i>Dyschirius lüdersi</i> H. Wagn. | 2. <i>B. gilvipes</i> Sturm. |
| 3. <i>Trechus secalis</i> Payk. | 3. <i>Oodes heliopioides</i> F. |
| 4. <i>Agonum ericeti</i> Panz. | 4. <i>Amara injima</i> Duft. |
| 5. <i>Dromius agilis</i> F. | 5. <i>Pterostichus aterrimus</i> Hbst. |

IV. EUROPONTILINE

1. Vahemere

- | | |
|--|---------------------------------------|
| 1. <i>Trechus quadristriatus</i> Schr. | 1. <i>Dyschirius salinus</i> Schaum. |
| 2. <i>Amara bifrons</i> Gyll. | 2. <i>Bembidion punctulatum</i> Drap. |
| 3. <i>Am. aulica</i> Panz. | 3. <i>Chlaenius nitidulus</i> Schr. |
| | 4. <i>Harpalus azureus</i> F. |
| | 5. <i>Agonum marginatum</i> L. |
| | 6. <i>Masoreus wetterhali</i> Gyll. |
| | 7. <i>Dromius nigriventris</i> Thoms. |
| | 8. <i>Microlestes maurus</i> Sturm. |

2. Euroopa

- | | |
|-------------------------------------|--|
| 1. <i>Dyschirius obscurus</i> Gyll. | 1. <i>Calosoma auropunctatum</i> Hbst. |
| 2. <i>Cymindis macularis</i> Dej. | 2. <i>Notiophilus pusillus</i> Waterh. |
| | 3. <i>Dyschirius chalceus</i> Er. |
| | 4. <i>Panagaeus bipustulatus</i> F. |
| | 5. <i>Badister unipustulatus</i> Bon. |
| | 6. <i>Amara convexiuscula</i> Marsh. |
| | 7. <i>Microlestes minutulus</i> Goeze |

V. EUROMEDITERRAANNE

1. Põhja-Aafrika

- | | |
|--------------------------------------|--|
| 1. <i>Sphodrus leucophthalmus</i> L. | 1. <i>Bradycellus harpalinus</i> Serv. |
| | 2. <i>Br. similis</i> Dej. |
| | 3. <i>Harpalus rufitarsis</i> Duft. |
| | 4. <i>Calathus fuscipes</i> Goeze |
| | 5. <i>C. mollis</i> Marsh. |
| | 6. <i>Agonum lugens</i> Duft. |
| | 7. <i>Dromius linearis</i> Oliv. |
| | 8. <i>Dr. quadrinotatus</i> Panz. |

2. Euroopa

- | |
|---------------------------------------|
| 1. <i>Clivina collaris</i> Hbst. |
| 2. <i>Oodes gracilis</i> Villa |
| 3. <i>Badister sodalis</i> Duft. |
| 4. <i>Acupalpus meridianus</i> L. |
| 5. <i>Amara lucida</i> Duft. |
| 6. <i>Stomis pumicatus</i> Panz. |
| 7. <i>Olisthopus rotundatus</i> Payk. |
| 8. <i>Dromius quadrinotatus</i> Panz. |

KIRJANDUS

- Arnoldi K. V., 1957. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций. (On the theory of the areal in connection with the ecology and origin of populations.) Зоол. ж., 36(11) : 1609—1629.
- Haberman H., 1960. Die Salz- und Pseudosalzkäfer der Küstenzone von Estland. Verhandl. XI Intern. Kongr. Entomol., 1 : 460—476.
- Orviku K., 1956. Стратиграфическая схема антропогенных четвертичных отложений территории Эстонской ССР. ENSV TA Geoloogia Instituudi tööd, I.
- Orviku K., 1960. Eesti geoloogilisest arengust antropogeenis. Eesti Loodus, 3 (1) : 3.
- Pearson R. G., 1962. The Coleoptera from a late-glacial deposit at St. Bees, West Cumberland. J. Animal Ecol., 31 : 129—150.
- Pearson R. G., 1963. Coleopteran associations in the British Isles during the Late Quaternary Period. Biol. Rev., 38 : 334—363.

X. ХАБЕРМАН

ЭКОЛОГО-ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ ЖУЖЕЛИЦ (COLEOPTERA, CARABIDAE) ЭСТОНИИ

Резюме

На основе сравнительно-исторического анализа ареалов 276 видов эстонских жужелиц выделяются два основных типа ареалов — **бореальный (А)** и **паратетический (В)**, каждый из которых подразделяется на пять подтипов (рис. 1—5). Соответственно доминирующей динамике ареалов в каждой группе определяются морозостойкие **арктодинамические** и **термофильные тетодинамические** виды. От последних отделяется группа **бореодинамических** видов.

Приводятся количество и процент видов, входящих в каждый тип и подтип, а также экологический анализ их биоценотических и климатических связей, относительное обилие, распространение и пр. (табл. 1—9).

Методом количественного анализа определяются основные различия типов ареалов, их типичные биогеографические и экологические черты, а также основные направления развития ареалов и зависящее от этого распределение соответствующих видовых популяций на территории Эстонии в прошлом и в настоящее время.

Транспалеарктический, Европейский, Евразийско-Западносибирский и Евросибирский подтипы охватывают большинство видов фауны (65%). Евразийско-Восточносибирский, Европонтический, Голарктический, Сибирско-Балтийский и Евромедитерранский подтипы представлены в пределах 6—8%. Слабее всего представлен Транстетический и Амфитлантический элементы (1%). Для 69% видов свойственна широтнозональная динамика ареалов, для 31% — долготнозональная с юга на север. Соответственно снижению количества видов на территории Эстонии подтипы ареалов группируются на: 1) подтипы с обширными ареалами со спадом в западном направлении, 2) подтипы с ограниченными ареалами со спадом в восточном направлении (рис. 6, 7).

36% видов бореального и 65% паратетического типа достигают границ распространения на нашей территории. Большинство из них — тето- и бореодинамические виды, достигающие здесь северной границы своего распространения. Виды, достигающие южных, западных и восточных границ, встречаются только в бореальном типе в пределах 6%.

34% преимущественно арктодинамических видов имеют сильные популяции. В пределах 80—90% общего видового состава преобладают виды открытого ландшафта. Половина видов заселяет побережье внутренних водоемов и морское побережье. Евросибирский, Сибирско-Балтийский и Европейский подтипы богаты видами низинных и верховых болот (48—26%). Лесные виды встречаются в бореальном типе вдвое чаще, чем в паратетическом.

Наиболее преуспевающим, экологически пластичным, евривалентным элементом являются восточно-палеарктические арктодинамические виды. Западно-палеарктический элемент является менее преуспевающим, экологически более стеновалентен и богаче тетодинамическими видами. Центральные районы материковой части Эстонии не заселены видами Европонтического и Евромедитерранного подтипов (рис. 8).

Постгляциальный возраст эстонской иммиграционной фауны датируется в пределах 15 000—3 700 лет. В ее образовании отличаются три основных этапа.

В течение первого периода — от готиглациала до заключительной стадии Иольдиевого моря — решающее значение в формировании фауны имели архипалеарктические континентальные убежища. Волна иммигрантов из этих убежищ пришла в Эстонию с востока и северо-востока. Костяк фауны образовался из арктодинамических видов Голарктического, Транспалеарктического, Евразийско-Сибирского и Европейского подтипов. Период характеризуется решительной элиминацией арктических и бореоальпийских видов.

Во втором периоде — от Анцилова озера до Литоринового моря — произошло поднятие западной части материка и архипелага из моря. В условиях атлантического климатического оптимума произошло облесение территории. Основная масса тетодинамических видов средиземноморского рефугиума пришла на территорию Эстонии с юго-запада и юго-востока. Фауна обогащалась видами Европейско-Средиземноморского, Европонтического и Евразийско-Восточносибирского подтипов и достигла максимальной численности видов. Оптимум Евразийского и Европонтического элемента совпадает с бореальным, Европейско-Средиземноморского — с атлантическим климатическим периодом. Распространились также преимущественно арктодинамические виды лесов и болот. Облесение существенно сократило количество биотопов открытого ландшафта. Еловые леса средней Эстонии до настоящего времени остались основной

преградой распространения многих видов, имеющих на территории два частичных ареала (рис. 8, VI).

Последний период, насчитывающий приблизительно 3 000 лет, обусловил редукцию количества тетодинамических видов и их отступление в южном направлении. Слабо представленные виды Европейско-Средиземноморского и Европонтического подтипа, а также бореомонтанный и галобионтный элемент в настоящее время регрессируют. Галофильные виды прогрессируют на побережье проливов и на северо-западном побережье материка. Бореодинамические виды прогрессируют в северной прибрежной зоне.

Современное состояние фауны характеризует Эстонию как переходную зону между Западной и Восточной Палеарктикой. Хотя количество западнопалеарктических видов (54%) превышает число восточнопалеарктических (46%), именно последние образуют количественное ядро фауны и являются наиболее приспособленными и к местным условиям.

Представленные материалы обобщаются в виде трех положений:

1. Наиболее целесообразным методом анализа фауны регионально ограниченной территории является систематизация ареалов видового состава как типов зоогеографического тыла с последующей количественной экологической и исторической интерпретацией.
2. Названный метод позволяет выделить характерные черты динамики ареалов полученных типов, факторы, их обуславливающие, а также взаимоотношения и удельное значение видового состава типов в историческом сложении состава фауны.
3. Анализ основных факторов генезиса фауны подчеркивает закономерности местной саморегуляции и построения биосферы, знание которых является необходимой предпосылкой при разработке научных основ преобразования ландшафтов и эксплуатации природных ресурсов.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
29/VIII 1964

H. HABERMAN

AN ECOLOGICAL AND ZOOGEOGRAPHICAL ANALYSIS OF THE ESTONIAN FAUNA OF *CARABIDAE* (COLEOPTERA)

Summary

One of the main problems with which modern biology is concerned is the structure of the biosphere and the factors governing its self-regulation. But if we are to get anything like substantial results in this field, vast quantities of data on the basic relations of the bionts and their communities must be generalised. The chief obstacle here, apart from diversity of principles, is the fragmentary nature of the basic materials, which is due in its turn to differences in approach. Thus we have at the outset an element of confusion vitiating all the essential aspects of the work.

The standardisation of both subject-matter and treatment would not only lend greater force to the biogeographical generalisations formulated, but would also create more favourable conditions for collaboration on an international scale.

The prime prerequisite for unification of the methods used in the biogeographical study of a given restricted region is the comprehensive quantitative analysis of all the indicators for the group under investigation. This alone will enable us to draw deeply founded conclusions purged of the subjectivity of the individual investigator.

The primary materials on which analysis must be based are the distribution data and their generalisation in a system of units. Yet, as is well known, it is precisely here that hypotheses are most rife and the greatest anarchy prevails in both general postulates and methods of treatment. For this reason, in approaching the subject of the Estonian *Carabidae*, the author has preferred to aim at a systematisation and quantitative appreciation of the ranges, treating them as types of zoogeographical hinterland.

On the basis of a comparative and historical analysis of the ranges of the 276 species of Estonian *Carabidae*, two main types of ranges — **Boreal** (A) and **Paratethical** (B) are distinguished, each with five subtypes, which may be divided into groups of species possessing specific ranges (figs 1—5). In accordance with the prevailing dynamics of the range, the cold-resisting arctodynamic and the thermophilous tethodynamic species are distinguished in each group. Among

the latter we may distinguish in their turn the boreodynamic species, of which the southern boundary does not exceed that of the forested zone.

Thus by determining the number of the species belonging to each range type we get a criterion with the aid of which we may estimate the relative position of a given species or species group in the relations of the fauna as a whole with its environment. In this way we build up a general picture of the distribution of the *Carabidae* in Estonia.

An ecological interpretation of the range types is supplied in the form of tables presenting data on the numbers of species, adaptation amplitudes and success, biotope relations, the chief ecological types, the proportions of macropteran species, and certain peculiarities of regional distribution (tables 1—9).

Thus we use quantitative analysis to discover the cardinal differences between range types and subtypes, to single out their distinctive biogeographical and ecological features and to elucidate the significant trends underlying the general evolution of the range patterns and the approximate distribution, both past and present, of the species represented.

The Transpalearctic, European, Eurasio-W. Siberian and Euro-Siberian subtypes cover the majority of the species (65%). The Eurasio-E. Siberian, Europonctic, Holarctic, Sibero-Baltic and Euro-Mediterranean subtypes account for 6—8% of the total. Lower Estonia, which is geologically younger, is poorer in species, while the SE part of the mainland is correspondingly richer. 42% of the species are absent from the Western Archipelago.

69% of the species show a tendency to latitudinal (E—W), 31% to longitudinal (S—N) dynamics. According to the fall in the number of species, the range subtypes may be divided into: 1) wide-range subtypes decreasing E—W, 2) narrow-range subtypes decreasing W—E (figs 6, 7).

36% of the Boreal and 65% of the Paratethic type species attain limits of their range in Estonian territory. The majority of these are tetho- and boreodynamic species, which reach their northern boundary. Species attaining range limits in the S, W and E are to be found only in the Boreal type.

34% of the species have flourishing populations. These include 45% of the arctodynamic species in the Boreal and 77% in the Paratethic type, but only 19% of the boreo- and tethodynamic species. Species of the open countryside predominate, with 80—90% of the total fauna. About half the species prefer the shores of the inland waters. Next in importance is the coastal area. The Euro-Siberian, Sibero-Baltic and European subtypes are rich (48—26%) in fen and bog species. The forest species are more than twice as numerous in the Boreal as in the Paratethic type.

On the whole the most successful, ecologically plastic and euryvalent element is the East-Palearctic group, and the arctodynamic species in general. The West-Palearctic element is less successful, more stenivalent and richer in tethodynamic species. Most evenly distributed over the whole area are the species of the Holarctic and Euro-Siberian subtypes. The central part of the mainland has no Europonctic or Euro-Mediterranean element (fig. 8).

The post-glacial age of the Estonian immigration fauna ranges from 15,000 to 3,700 years according to the locality. An analysis of the fauna reveals three basic stages in its evolution.

During the first stage from the Gothiglacial to the concluding phase of the Yoldian Sea it was the continental refuges of the Archipalaearctic which made the largest contribution to the formation of the fauna. This wave of immigration reached Estonia from the E and NE. The bulk of the fauna was composed of the arctodynamic species of the Holarctic, Transpalearctic, Euro-Siberian and European subtypes. This period was characterised by the wholesale elimination of the arctic and boreo-alpine species.

In the second period, the stage of the Ancylus Lake and the Littorina, the western part of the mainland and the archipelago emerged from the sea. In the conditions of the Atlantic climatic optimum the area was overgrown by forest. The vast bulk of the tethodynamic species, which moved in from the SE and SW, arrived from the Mediterranean Refuge. The fauna was enriched mainly by the species from the Euro-Mediterranean, Europonctic and Eurasio-E. Siberian subtypes. The variety of species now attained its maximum. The optimum for the Eurasian and Europonctic elements should be assigned to the Boreal, and that of the Euro-Mediterranean to the Atlantic climatic period. This stage was also marked by the expansion of the predominantly arctodynamic species of the forests, fens and bogs. Afforestation drastically curtailed the habitats of the open countryside species. The predominantly spruce forest belt of Intermediate Estonia has remained to the present day the chief obstacle to expansion, splitting the ranges of many species into two detached part-ranges (fig. 8, IV).

The last period of about 3,000 years witnessed the steady reduction of the tethodynamic species and their retreat southwards. At the present time the weakly represented Euro-Mediterranean, Europonctic and boreomontanic elements, also the halobionts, are declining. The halophilous species are expanding in the region of the Väinameri (Little Sound) and the NW coast. The boreodynamic species are making steady progress in the northern coastal zone.

The present composition of the fauna shows Estonia to be a transitional area between the Western and Eastern Palearctics. Although the number of West-Palearctic species is slightly larger (in a ratio of 54:46%), it is the East-Palearctic element which both constitutes the quantitative majority of the fauna and evinces superior adaptability.

*

The materials presented may be summarised as follows.

1. The most acceptable method of analysing a regional fauna is that of systematising the ranges as types of zoogeographical hinterland, combined with a quantitative survey of ecological and historical factors.

2. This method brings out the characteristic trends in the range dynamics, the circumstances by which these are controlled, the interrelations of the species and their role in the evolution of the fauna as a whole.

3. An analysis of the basic factors governing the genesis of the fauna helps to explain the local structure of the biosphere and the mechanism of its self-regulation. These in their turn are essential components of any attempt to work out a scientific project for the modification of different landscapes and the exploitation of their natural resources.

*Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,
Institute of Zoology and Botany*

Received
Aug. 29th, 1964